

UNIVERSIDAD SIMON BOLIVAR



COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DEL CAIMAN DEL ORINOCO
(*Crocodylus intermedius*) EN CAUTIVERIO

Tesis Doctoral presentada a la Universidad Simón Bolívar

por

Salvador Colvée

como requisito parcial para optar al título de

Doctor en Ciencias Biológicas

Realizado con la asesoría de

Prof. EMILIO HERRERA

Noviembre, 1999

Esta Tesis de Doctorado ha sido aprobada en nombre de la Universidad Simón Bolívar por el siguiente jurado examinador

NOMBRE	FIRMA
Guillermo Barreto ----- Presidente	
Dr. Emilio Herrera ----- Principal	
Dr. Luis Levin ----- Principal	
Dr. José Ayarzagüena ----- Principal	
Dr. Andrés Eloy Seijas ----- Principal	

DEDICATORIA

A mi esposa Alanah, mi hija Helena, mis padres y mis hermanos

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio no hubiera sido posible sin la ayuda y el apoyo incondicional del Ingeniero Pedro Asuaje, Gerente de la Agropecuaria Puerto Miranda y muy buen amigo.

Quiero agradecer a mis padres y hermanos los cuales me han apoyado durante toda mi vida y por los cuales he logrado esta y todas mis otras metas planteadas.

Un agradecimiento a Alanah, mi esposa, por todo el apoyo y la paciencia brindadas durante la realización de este trabajo.

A mi compañera de Postgrado Mónica López por toda la ayuda prestada durante la carrera así como su amistad incondicional y desprendida.

A mi profesor tutor Emilio Herrera por su asesoría durante el Doctorado.

A mis compañera de universidad Mariana Muñoz por su amistad e interés en mi trabajo.

A los demás miembros de la Agropecuaria Puerto Miranda como son Franklin y El Morocho, los cuales me enseñaron y ayudaron a manejar a ésta y otras especies de reptil en cautiverio y en la naturaleza.

A pancho Rellety y Angel Brito por su ayuda en el manejo y captura de los caimanes adultos durante el periodo que duró este estudio.

A mi profesor y amigo Luis Levin de la Universidad Central de Venezuela quien me apoyo y asesoró en todo momento.

A los dueños de la Agropecuaria Puerto Miranda por permitirme realizar en ella este estudio.

RESUMEN:

Durante el período Agosto 1997 – Junio 1999, se estudió el comportamiento reproductivo del caimán del Orinoco en cautiverio (Agropecuaria Pto. Miranda) incluyéndose los aspectos de territorialidad reproductiva, cortejo, copula y nidificación, así como también evaluándose las características de las nidadas y los neonatos.

El establecimiento de territorios y cortejo se presentó entre los meses de septiembre y diciembre; la cópula entre octubre y noviembre; la nidificación entre enero y febrero (coincidiendo con el comienzo de la estación seca) y la eclosión de las nidadas entre abril y mayo.

La territorialidad y cortejo se encontraron íntimamente relacionadas, utilizándose claves de comunicación acústicas, visuales y táctiles y presentándose variaciones en lo que a intensidad y frecuencia se refiere de acuerdo a los rangos jerárquicos de cada sexo y de acuerdo a la estación analizada.

Las hembras mas grandes no resultaron siempre las mas fecundas, siendo las únicas correlaciones significativas encontradas las relativas al tamaño y peso de las nidadas así como el tamaño y peso de los huevos, aun cuando se observaron diferencias individuales marcadas para algunas de las hembras entre ambas estaciones analizadas. Por otra parte, el presente estudio no dio soporte alguno a la idea de los balances entre el tamaño de la nidada y los huevos.

Los porcentajes totales e individuales de fertilidad aumentaron en la segunda estación.

No se observó una correlación significativa entre el tamaño de las hembras y la fertilidad de éstas en ninguna de las estaciones analizadas.

El tamaño de las crías al nacer varió muy poco entre ambas estaciones, mientras que el peso de estas varió marcadamente, incrementando en la segunda.

El tamaño y peso de la hembra no estuvo correlacionado significativamente con el de las crías en ninguna estación reproductiva.

Los machos de mayor tamaño no resultaron como generadores de crías mas grandes y pesadas.

El peso de los huevos y el de las crías no se encontraron correlacionadas en ninguna estación.

El caimán del Orinoco presentó un marcado cuidado parental, sobre todo en el caso de las hembras.

INDICE GENERAL

	Páginas
Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Resumen	v
Indice General	vi
Indice de Tablas	x
Indice de Figuras	xvi
CAPITULO I.- INTRODUCCION	1
CAPITULO II.- JUSTIFICACION DEL TRABAJO	27
CAPITULO III.- OBJETIVOS	30
CAPITULO IV.- DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	32
CAPITULO V.- METODOLOGIA	35
5.1 Estudio de los aspectos reproductivos del caimán del Orinoco	35
5.1.1 Caimanes adultos	35
5.1.2 Lagunas de reproducción y distribución de caimanes reproductores	38
5.1.3 Estudio del comportamiento reproductivo del Caimán del Orinoco en las laguna de reproducción	45
5.1.4 Aspectos del comportamiento a ser analizados en las lagunas de los caimanes reproductores	51
5.2 Aspectos reproductivos a ser analizados en el laboratorio	63

5.3	Incubación artificial y neonatos	56
5.3.1	Incubadora	57
5.3.2	Eclosión de los huevos, medición y marcaje de los neonatos	59
5.4	Análisis de los resultados obtenidos	60
CAPITULO VI - RESULTADOS		62
6.1	Implementación de los muestreos observacionales	62
6.2	Correlación existente entre el tamaño y peso corporal	64
6.3	Dimorfismo sexual	66
6.4	Madurez sexual	68
6.5	Territorialidad y cortejo	71
6.6	Aspectos territoriales y rangos jerárquicos	82
6.7	Aspectos del cortejo	96
6.8	Evaluación de aspectos relacionados con la cópula del caimán del Orinoco en Puerto Miranda	125
6.9	Evaluación de aspectos relacionados con el período de gestación del caimán del Orinoco en Puerto Miranda	135
6.10	Evaluación de aspectos relacionados con el período de anidación del caimán del Orinoco en Puerto Miranda	137
6.11	Cuido parental de los nidos y huevos	184
CAPITULO VII.- DISCUSION		193
7.1.	Muestreos observacionales	197
7.2.	Tamaño corporal de machos y hembras de caimán Del Orinoco en Puerto Miranda	198
7.3.	Dimorfismo sexual presentado por machos y hembras	

	de caimán del Orinoco en Puerto Miranda	201
7.4.	Madurez sexual presentado por machos y hembras de caimán del Orinoco en Puerto Miranda	204
7.5.	Territorialidad y cortejo	207
	7.5.1. Interacciones territoriales y rangos jerárquicos	209
	7.5.2. Interacciones de cortejo	219
	7.5.3. Despliegues y claves utilizadas para establecer territorios reproductivos y cortejo	227
7.6.	Cópula	236
	7.6.1. Interacciones de cópula en ambas estaciones	238
	7.6.2. Duración de los eventos de cópula	241
7.7.	Período de anidación	242
	7.7.1. Cronología de eventos de anidación	242
	7.7.2. Competencia por zonas de anidación	249
	7.7.3. Preferencia por zonas de anidación	251
	7.7.4. Construcción del nido	253
	7.7.5. Características del nido	256
	7.7.6. Características de las nidadas	260
	7.7.7. Frecuencia reproductiva	270
7.8.	Período de incubación	276
	7.8.1. Viabilidad y fertilidad de los huevos	280
7.9.	Período de eclosión	285
7.10.	Características de los neonatos	286
7.11.	Cuido parental de las nidadas	292
	CAPITULO VIII.- CONCLUSIONES	296
	CAPITULO IX.- RECOMENDACIONES	301

INDICE DE TABLAS

Tabla N° 1.1. Distribución geográfica de los Crocodylidae	1
Tabla N° 1.2. Tamaños poblacionales de <i>Crocodylus intermedius</i> y calidad de hábitat	17
Tabla N° 1.3. Estadísticas de producción y liberación de <i>Crocodylus intermedius</i> a partir de los distintos centros de reproducción involucrados en esta actividad	22
Tabla N° 5.1. Identificación y medidas de los caimanes Adultos. Estaciones 1997 – 1998 / 1998 - 1999	36
Tabla N° 5.2. Distribución de los caimanes adultos reproductores durante la primer estación reproductiva (1997 – 1998)	42
Tabla N° 5.3. Distribución de los caimanes adultos reproductores durante la primer estación (1998 – 1999)	43
Tabla N° 5.4. Número de nidos por laguna. Estaciones 1997-1998y 1998 – 1999	45
Tabla N° 6.1. Horas invertidas por tipo de muestreo	62
Tabla N° 6.2. Características morfométricas de machos de caimán del Orinoco presentes en Puerto Miranda	64
Tabla N° 6.3. Características morfométricas de las hembras de caimán del Orinoco presentes en Puerto Miranda	65
Tabla N° 6.4. Clasificación de comportamientos de territorialidad reproductiva y cortejo	71
Tabla N° 6.5. Cronología de eventos territoriales por mes y por estación	83
Tabla N° 6.6. Matriz de dominancia de las interacciones territoriales macho-macho (Lagunas 5-7-8). Primera estación reproductiva (1997-1998)	85
Tabla N° 6.7. Frecuencia (N°) y % de interacciones territoriales ganadas o perdidas por cada macho	87

Tabla N° 6.8. Despliegues territoriales por macho (Lagunas 1 y 3- 4). Primera Estación Reproductiva (1997-1998)	88
Tabla N° 6.9. Despliegues territoriales por macho (Lagunas 1, 3 - 4, 5 y 6). Segunda Estación Reproductiva (1998-1999)	88
Tabla N° 6.10. Matriz de dominancia que muestra las interacciones territoriales macho-macho (Lagunas 7-8). Segunda Estación Reproductiva (1998-1999)	89
Tabla N° 6.11. Matriz de dominancia que muestra las interacciones territoriales hembra - hembra (Lagunas 5-7-8). Estación Reproductiva 1997-1998	91
Tabla N° 6.12. Frecuencia (N°) y % de interacciones territoriales ganadas o perdidas por cada hembra en la primera estación analizada (1997-1998)	92
Tabla N° 6.13. Despliegues territoriales por hembra (Lagunas 1 y 3- 4). Primera estación reproductiva (1997-1998)	94
Tabla N° 6.14. Despliegues territoriales por hembra (Lagunas 1, 3 - 4, 5 y 6). Segunda estación reproductiva (1998-1999)	96
Tabla N° 6.15. Cronología de eventos de cortejo por mes y por estación	97
Tabla N° 6.16. Interacciones de cortejo iniciadas por los machos Lagunas 5-7-8. Primera estación reproductiva (1997 - 1998)	98
Tabla N° 6.17. Agrupamiento de las interacciones según tamaño de machos y hembras	100
Tabla N° 6.18. Tabla de fracciones generada	100
Tabla N° 6.19. Prueba de preferencias de cortejo	101
Tabla N° 6.20. Interacciones de cortejo iniciadas por los machos Lagunas 1 y 3-4. Primera estación reproductiva (1997 - 1998)	101
Tabla N° 6.21. Interacciones de cortejo iniciadas por los Machos. Lagunas 1, 3-4, 5 y 6. Segunda estación reproductiva (1998 - 1999)	102
Tabla N° 6.22. Interacciones de cortejo iniciadas por los machos	103

Lagunas 7-8. Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	
Tabla N° 6.23. Interacciones de cortejo iniciadas por las hembras Lagunas 5-7-8. Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	104
Tabla N° 6.24. Agrupamiento de las interacciones según tamaño de machos y hembras	105
Tabla N° 6.25. Prueba de preferencias de cortejo	106
Tabla N° 6.26. Interacciones de cortejo iniciadas por las Hembras. Lagunas 1, 3-4, 5 y 6. Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	107
Tabla N° 6.27. Interacciones de cortejo iniciadas por las hembras Lagunas 7-8. Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	108
Tabla N° 6.28. Claves de cortejo realizadas por el total de los machos. Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	110
Tabla N° 6.29. Claves de cortejo realizadas por los machos Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	112
Tabla N° 6.30. Claves de cortejo realizadas por las hembras Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	116
Tabla N° 6.31. Claves de cortejo realizadas por las hembras Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	118
Tabla N° 6.32. Frecuencia (N°) y tipo de despliegues de cortejo y territorialidad realizados por los machos dominantes y subordinados en ambas estaciones	121
Tabla N° 6.33. Frecuencia (N°) y tipo de despliegues de cortejo y territorialidad realizados por las hembras dominantes y subordinadas en ambas estaciones	123
Tabla N° 6.34. Cronología de eventos de cópula por mes y por estación	125
Tabla N° 6.35. Registro de cópulas entre machos y hembras Primera estación reproductiva (1997-1998)	127
Tabla N° 6.36. Agrupamiento de las interacciones según tamaño de machos y hembras	128

Tabla N° 6.37. Prueba de preferencias de cortejo	128
Tabla N° 6.38. Registro de cópulas entre machos y hembras Segunda estación reproductiva (1998-1999)	130
Tabla N° 6.39 Registro de duración de las cópulas en ambas estaciones analizadas	132
Tabla N° 6.40. Registro de duración de las cópulas en ambas estaciones analizadas	133
Tabla N° 6.41. Cronología de eventos de anidación por hembra (ambas estaciones)	137
Tabla N° 6.42. Interacciones competencia por zonas de nidificación hembra – hembra. Lagunas 5-6-7-8. Estación reproductiva 1997 – 1998	140
Tabla N° 6.43. Interacciones competencia por zonas de nidificación hembra – hembra. Lagunas 1,3-4,5,6 y 7- 8 Estación reproductiva 1998 – 1999	142
Tabla N° 6.44. Preferencia de zonas de nidificación por las Hembras. Lagunas 5-7-8. Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	143
Tabla N° 6.45. Preferencia de zonas de nidificación por las Hembras. Lagunas 1,3-4,5,6 y 7-8. Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	144
Tabla N° 6.46. N° de visitas al nido previas a la nidificación Lagunas 5-7-8. Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	146
Tabla N° 6.47. N° de visitas al nido previas a la nidificación Lagunas 1,3-4,5,6,7-8. Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	147
Tabla N° 6.48. Características de los nidos. Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	150
Tabla N° 6.49. Características de los nidos Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	151

Tabla N° 6.50. Características de cada una de las hembras y sus correspondientes nidadas	153
Tabla N° 6.51. Duración del período de incubación (días) en ambas estaciones	170
Tabla N° 6.52. Relación comparativa entre los índices de Fertilidad y tasas de eclosión de las hembras en ambas estaciones	171
Tabla N° 6.53. Relación comparativa entre las características de las hembras y sus crías en ambas estaciones	173
Tabla N° 6.54. Relación de tamaño y peso entre cuatro (4) machos y sus crías. Segunda Est. Reproductiva (1998-1999)	182
Tabla N° 6.55. Defensa de las nidadas por parte de las hembras en relación a los colectores de huevos (humanos)	186
Tabla N° 6.56. Defensa de las nidadas por parte de los machos en relación a los colectores de huevos (humanos)	188
Tabla N° 6.57. Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia los machos. Lagunas 5-7-8 Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	189
Tabla N° 6.58. Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia los machos Segunda estación reproductiva (1997 – 1998)	190
Tabla N° 6.59. Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia otras hembras. Sistema de lagunas 5-7-8 Primera estación reproductiva (1997 – 1998)	190
Tabla N° 6.60. Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia otras hembras. Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)	191
Tabla N° 7.1. Diferencias geográficas en la época de anidación de <i>Caiman crocodilus</i>	246
Tabla N° 7.2. Época de anidación de algunas especies de crocodílicos	248
Tabla N° 7.3. Características de las nidadas de algunas	

especies de crocodílidos	253
Tabla N° 7.4. Dimesniones de los nidos de crocodílidos	256
Tabla N° 7.5. Datos relativos al tamaño de la nidada, los huevos y su peso versus el tamaño de la hembra para diversas especies de crocodílidos	263
Tabla N° 7.6. Reportes relativos al tamaño de la nidada De <i>Crocodylus intermedius</i> en Venezuela y Colombia	264
Tabla N° 7.7. Reportes relativos a la masa de los huevos de <i>Crocodylus intermedius</i> en Venezuela	265
Tabla N° 7.8. Correlaciones obtenidas a partir de las Características de las nidadas	266
Tabla N° 7.9. Historia de nidificación de la hembra 1 En Puerto Miranda	273
Tabla N° 7.10. Duración del período de incubación para <i>Crocodylus intermedius</i> en diversas localidades	277

INDICE DE FIGURAS

Figura N° 4.1. Ubicación del área de estudio	33
Figura N° 5.1. Sistema de lagunas ubicadas en la Agropecuaria Puerto Miranda	39
Figura N° 5.2. Incubadora	58
Figura N° 6.1. Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo desarrolladas por los machos en la primera estación reproductiva	111
Figura N° 6.2. Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo desarrolladas por los machos Segunda estación reproductiva (1998-1999)	114
Figura N° 6.3. Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo desarrolladas por las hembras Primera estación reproductiva (1998-1999)	117
Figura N° 6.4. Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo desarrolladas por las hembras Segunda estación reproductiva (1998-1999)	120
Figura N° 6.5. Frecuencia de intervalos vs duración de la cópula para ambas estaciones reproductivas	134
Figura N° 6.6. Correlación entre L.T Hembra (cm) vs	151

Profundidad fondo nido (cm). Primera estación reproductiva (1997-1998)	
Figura N° 6.7. Correlación entre L.T Hembra (cm) vs Profundidad fondo nido (cm). Segunda estación reproductiva (1998-1999)	152
Figura N° 6.8. Correlación entre L.T Hembra (cm) vs Tamaño de la nidada (N° de huevos) Primera estación reproductiva (1997-1998)	154
Figura N° 6.9. Correlación entre L.T Hembra (cm) vs Tamaño de la nidada (N° de huevos) Segunda estación reproductiva (1998-1999)	155
Figura N° 6.10. Correlación entre L.T Hembra (cm) vs L.T promedio de los huevos(cm.) Primera estación reproductiva (1997-1998)	156
Figura N° 6.11. Correlación entre L.T Hembra (cm) vs L.T promedio de los huevos(cm.) Segunda estación reproductiva (1998-1999)	157
Figura N° 6.12. Correlación entre Peso de la Hembra (gr) vs Peso de la nidada (gr). Primera estación reproductiva (1997-1998)	158
Figura N° 6.13. Correlación entre Peso de la Hembra (gr) vs Peso de la nidada (gr) Segunda estación reproductiva (1998-1999)	159

Figura N° 6.14. Correlación entre Peso de la Hembra (gr) vs Peso promedio de los huevos (gr) Primera estación reproductiva (1997-1998)	161
Figura N° 6.15. Correlación entre Peso de la Hembra (gr) vs Peso promedio huevos (gr) Segunda estación reproductiva (1998-1999)	161
Figura N° 6.16. Correlación entre Tamaño de nidada (N° de huevos) vs L.Total promedio Huevos (cm) Primera estación reproductiva (1997-1998)	162
Figura N° 6.17. Correlación entre Tamaño de nidada (N° de huevos) vs L.Total promedio Huevos (cm) Segunda estación reproductiva	163
Figura N° 6.18. Correlación entre Tamaño de Nidada (N° huevos) vs Peso Nidada (gr.) Primera estación reproductiva (1997-1998)	164
Figura N° 6.19. Correlación entre Tamaño de Nidada (N° huevos) vs Peso Nidada (gr.) Segunda estación reproductiva	165
Figura N° 6.20. Correlación entre Peso promedio de huevos (gr.) vs Tamaño de nidada (N° de huevos) Primera estación reproductiva (1997-1998)	166
Figura N° 6.21. Correlación entre Peso promedio de huevos	167

(gr.) vs Tamaño de nidada (N° de huevos)

Segunda estación reproductiva (1998-1999)

Figura N° 6.22. Correlación entre Peso promedio de los huevos (gr.) vs L.Total promedio de los Huevos (cm) 187

Primera estación reproductiva (1997-1998)

Figura N° 6.23. Correlación entre Peso promedio de los huevos (gr.) vs L.Total promedio Huevos (cm) 169

Segunda estación reproductiva (1998-1999)

Figura N° 6.24. Correlación entre L.T de Hembra (cm) vs L.Total promedio de Crías (cm) 174

Primera estación reproductiva (1997-1998)

Figura N° 6.25. Correlación entre L.T de Hembra (cm) vs L.Total promedio de Crías (cm) 176

Segunda estación reproductiva (1998-1999)

Figura N° 6.26. Correlación entre Peso de Hembra (gr) vs Peso promedio de Crías (gr) 178

Primera estación reproductiva (1997-1998)

Figura N° 6.27. Correlación entre Peso de Hembra (gr) vs Peso promedio de Crías (gr) 178

Segunda estación reproductiva (1998-1999)

Figura N° 6.28. Correlación entre L.T promedio Crías (cm) vs Peso promedio Crías (gr) 179

Primera estación reproductiva (1997-1998)

CAPITULO I: INTRODUCCION:

Los miembros de la familia Crocodylidae (cocodrilos, aligatores y caimanes) constituyen el último remanente de la gran edad de los reptiles, habiendo sido contemporáneos con varias especies de dinosaurios, lo cual permite catalogarlos como un grupo sumamente exitoso, aun cuando han presentado muy pocos cambios morfológicos y fisiológicos durante su evolución. Esta ha sido una de las razones por las cuales este grupo ha sido, junto al de los lagartos, uno de los más estudiados entre los reptiles (Brazaitis, 1973; Taplin, y Grigg, 1989; Tarsitano et al., 1989; Wermuth, 1983; Whestone y Martin, 1979; Whestone y Martin, 1981).

Durante su historia evolutiva, la cual ha durado aproximadamente de 245 a 265 millones de años (era Mesozoica), han ocupado una gran variedad de hábitats, abarcando estos las zonas tropicales y subtropicales de los continentes América, Asia, Africa y Oceanía.

En la tabla N°1.1, se muestran las 23 especies pertenecientes a la Familia Crocodylidae y su distribución geográfica.

Tabla N° 1.1
Distribución geográfica de los Crocodylidae

Nombre Vulgar	Nombre Científico	Distribución
Subfamilia Crocodylinae		
Caimán de la Costa	<i>Crocodylus acutus</i>	EE.UU a Venezuela, Mexico y Peru
Falso gavial	<i>Crocodylus cataphractus</i>	Africa Occidental
Caimán del Orinoco	<i>Crocodylus intermedius</i>	Venezuela y Colombia
Cocodrilo de Johnson	<i>Crocodylus johnsoni</i>	Australia
Cocodrilo filipino	<i>Crocodylus mindorensis</i>	Filipinas
Cocodrilo mejicano	<i>Crocodylus moreletti</i>	Mejico, Belice y Guatemala
Cocodrilo del Nilo	<i>Crocodylus niloticus</i>	Africa
Cocodrilo de Nueva	<i>Crocodylus novaguineae</i>	Nueva Guinea

Guinea		
Mugger	<i>Crocodylus palustris</i>	India, Ceilan
Cocodrilo de agua salada	<i>Crocodylus porosus</i>	India y Australia
Cocodrilo cubano	<i>Crocodylus rhombifer</i>	Cuba
Cocodrilo siames	<i>Crocodylus siamensis</i>	Sudeste de Asia
Cocodrilo enano	<i>Ostealaemus tetraspis</i>	Senegal a Congo
Falso Gavial	<i>Tomistoma schlegelii</i>	Borneo, Sumatra y Malasia
Subfamilia Alligatorinae		
Aligator	<i>Alligator mississippiensis</i>	EE.UU
Aligator chino	<i>Alligator sinensis</i>	China
Baba	<i>Caiman crocodilus</i>	Mejico a Brasil
Yacare	<i>Caiman latirostris</i>	Brasil, Bolivia y Argentina
Yacare	<i>Caiman yacare</i>	Sudeste de Suramerica
Caiman negro	<i>Melanosuchus niger</i>	Hoya del Amazonas
Babo morichalero	<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	Amazonas y Guayana
Babo negro	<i>Paleosuchus trigonatus</i>	Amazonas y Guayana
Subfamilia Gavialinae		
Gavial	<i>Gavialis gangeticus</i>	India, Nepal, bangladesh y Pakistan

Fuente: (Brazaitis, 1993; De Voss, 1982; Greer, 1070)

Además de ser vistos como amenazas por la mayor parte de las poblaciones humanas, estos reptiles han sido perseguidos y cazados tanto por miedo, como por considerársele un recurso comercial y alimentario en los continentes de América, África, Asia y Oceanía (Tarsitano et al., 1989; Jenkins, 1987).

Debido a esta persecución y explotación irracional (por el valor de su piel), así como a la intervención de sus hábitats naturales, sufridas por la mayoría de las 23 especies de crocodílidos existentes hoy día, casi todas presentan bajas densidades poblacionales, y es por esta razón que, desde la década de los setenta, vienen realizándose diversos estudios biológicos y ecológicos, así como implementándose programas de conservación con la intención de ayudar a la preservación de dichas especies en sus diferentes áreas de distribución. Es en estos estudios y a través de los programas de

conservación que se ha podido conocer un poco más acerca del grupo de los crocódilidos, su comportamiento, estado poblacional y aspectos biológicos y ecológicos (FAO, 1993; Godshalk, 1982; Joanen y McNease, 1981a; Rodríguez y Rojas, 1995).

De todos los estudios realizados sobre estos reptiles, y en particular de los aspectos comportamentales, el reproductivo probablemente ha sido el más ampliamente analizado. La mayoría de esos estudios han sido llevados a cabo en el sub - continente norteamericano con el aligador (*Alligator mississippiensis*), y en los continentes de Africa y Oceanía con el cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*) y el cocodrilo indo - pacífico (*Crocodylus porosus*) respectivamente, mientras que en el sub - continente suramericano, la baba (*Caiman crocodilus*) ha sido la especie más estudiada (Joanen y McNease, 1971; Ferguson y Joanen, 1982; Garrick y Garrick, 1978; Webb, 1977b).

Estos estudios han evidenciado que son muchos los aspectos y factores que influyen y determinan el comportamiento reproductivo de los crocódilidos. Entre los más importantes podrían mencionarse el dimorfismo y la madurez sexual, el cortejo y la cópula, la nidificación y el cuidado parental (Cott, 1961; Garrick y Lang, 1977; Thorbjarnarson, 1996; Ayarzagüena, 1988), estando implícitos entre ellos, los períodos de gestación, incubación y eclosión de los huevos.

La mayoría de las especies del grupo de los Crocodylidae presentan hábitos gregarios, lo cual podría inducir a pensar que pueden ser considerados como especies "sociales". Contrario a esto, dicha sociabilidad nunca ha sido probada como tal en ninguna de las especies y aun cuando han sido muchos los estudios que han hecho mención a dicho comportamiento de gregarismo, no se han encontrado evidencias de que estos reptiles presenten un comportamiento social como tal, entendiéndose como sociabilidad al

conjunto de comportamientos presentado por un grupo, en los cuales se mantienen relaciones estables en el tiempo y presencia de rangos jerárquicos entre los componentes de dicho grupo. (Lang, 1976a; Krebs y Davies, 1993).

Así pues, aun cuando en varias especies de crocodílidos, se observan grandes congregaciones de individuos alimentándose o asoleándose en los cuerpos de agua en los que habitan, esto solo ocurre durante un período del año, el cual no abarca la estación reproductiva, y es aquí donde radica la diferencia presentada en el comportamiento de estos animales y el de sociabilidad descrito en el párrafo anterior (Hines, 1968; Joanen y McNease, 1975a; Whitaker y Whitaker, 1984).

Durante la estación reproductiva, la cual por lo general se da paralelamente a la época de lluvias, los machos de la mayoría de las especies se vuelven más agresivos al intentar establecer los territorios reproductivos y conseguir un número variable de hembras, lo cual viene determinado por la edad, tamaño, peso y agresividad del animal (Ayarzagüena, 1983; Garrick & Lang, 1977; Thorbjarnarson, 1991). Es en este momento cuando el gregarismo se ve interrumpido gradualmente y comienzan las peleas entre los machos y entre las hembras (aunque en menor grado), siendo en algunas especies tan intensas y frecuentes que son varios los animales que mueren durante dicha estación, sobre todo los machos sub-adultos y adultos jóvenes (Cotinho y Campos, 1996; IUCN, 1994c; Whitaker y Basu, 1980).

Aparte del grupo de los machos adultos dominantes, durante el período reproductivo se presentan varias categorías que se encuentran igualmente determinadas por el sexo, edad y tamaño de los animales y entre las cuales por lo general se observan niveles de competencia menores que entre los

machos adultos (Bluweiss et al., 1978; Joanen y McNease, 1975; Mohd y Stuebing, 1996; Whitaker y Basu, 1980).

Al estar el comportamiento gregario supeditado a la época no reproductiva, no puede catalogarse a estas especies como sociales, debido a que no existen relaciones estables ni rangos fijos en el tiempo entre los componentes del grupo. Por otra parte, existen una serie de comportamientos desplegados por la mayoría de las especies de crocodílidos que sugieren cierto grado de cohesión grupal como por ejemplo el cuidado parental en forma comunal desarrollado por las hembras de algunas especies, así como las llamadas de alarma (Cott, 1961; Staton, 1978; Garrick, 1974; Gorzula, 1985; Hunt, 1975; Mohd y Stuebing, 1996) desarrolladas e implementadas entre las crías y a las cuales, por lo general acuden o responden los adultos (estén o no emparentados).

Cuando llega la época de reproducción y comienzan las peleas entre los diferentes componentes de las poblaciones de crocodílidos, se pone de manifiesto el efecto que ejerce en éstas el tamaño de los animales, observándose que por lo general, existen diferencias de tamaño entre los machos y las hembras (Ayarzagüena, 1983; Thorbjarnarson, 1996), siendo los primeros mucho mayores y pesados que las segundas (Mikelski y Trilmich, 1997; Stamps et al., 1997). Un ejemplo de esto es la diferencia existente entre los machos (210 cm) de baba (*Caiman crocodilus*) y las hembras (140 cm) (Ayarzagüena, 1983); así como también la existente en aligátor norteamericano (*Alligator mississippiensis*), donde los machos alcanzan hasta los 5 metros y las hembras no sobrepasan los 2 ½ metros (Janzen, 1993; Garrick, 1975b; Stamps y Krishnan, 1997; Shine, 1988).

Asociado con el tamaño de los machos y las hembras de cada especie, se encuentra el proceso de madurez sexual (Sinervo y Doughty, 1996). En los

crocodílidos, por lo general, el tamaño reproductivo o madurez sexual, se adquiere a una determinada talla y/o edad (Ayarzagüena, 1983; Whitaker y Basu, 1980; IUCN, 1994a). Como la tasa de crecimiento es variable, dependiendo de la abundancia de alimento, temperatura, etc., hay una diferencia en la rapidez a la cual los individuos alcanzan la madurez sexual (Garrick, 1995; Ross, 1989).

Los dos aspectos reproductivos antes descritos (dimorfismo y la madurez sexual), están directamente relacionados con el comportamiento de cortejo y nidificación de las diferentes especies de cocodrilos, caimanes y aligatores. La mayoría de las especies presentan un sistema de apareamiento poligínico, en el cual un solo macho es capaz de aparearse con varias hembras, lo cual dependerá de su condición de dominante y de las densidades poblacionales en lo que a sexos se refiere (Cott, 1961; Thorbjarnarson, 1996; Whitaker y Basu, 1980; Waitkuwait, 1989; Whitaker y Whitaker, 1984).

Las proporciones de sexo y la estructura grupal (densidades poblacionales y gregarismo) de la especie en grupos reproductivos son importantes a la hora de analizar los comportamientos de cortejo y apareamiento. Por ejemplo, en la naturaleza, las proporciones de machos y hembras de *Crocodylus niloticus* en Africa son usualmente de 1 macho por 20 hembras (Cott, 1961), mientras que en el caso de especies como *Crocodylus palustris* (mugger) son de 1 macho por 2 a 4 hembras (Whitaker y Whitaker, 1984). Las dos especies antes mencionadas pueden ser consideradas como gregarias, lo que implica que en un área determinada, existen más hembras por macho que en el caso de especies como *Paleosuchus trigonatus* (Sur América) y *Oetealaemus tetraspis* (Africa), las cuales presentan hábitos solitarios (Magnusson, 1989; Magnuson y Lima, 1991; Waitkuwait, 1989), y donde la proporción de individuos de ambos sexos en sus poblaciones son menores.

Independientemente del sistema reproductivo presentado por las distintas especies de crocódilidos, la mayoría de los resultados provenientes de estudios observacionales sugieren que aunque existen algunas excepciones (sobre todo a nivel interespecífico), el cortejo en estos reptiles es muy similar entre las especies pertenecientes a las tres sub - familias. Dicho cortejo incluye una serie de actividades que pueden considerarse estereotipadas y que se suceden en una u otra secuencia, dependiendo de la especie o del individuo (Joanen y McNease, 1991; Medem, 1981; Ayarzagüena, 1983; Thorbjarnarson, 1991).

Así pues, se ven involucradas claves visuales como el levantamiento de las colas y cabezas a la vez que se inflan los cuerpos; claves acústicas como son el golpeo de la superficie del agua con las mandíbulas abiertas (headslapping) y las vibraciones de los músculos dorsales y laterales del cuerpo (Garrick y Herzog, 1978; Vliet, 1989; Garrick, 1975b); claves olfatorias como la liberación de secreciones provenientes de glándulas ubicadas en la mandíbula inferior y claves táctiles como el roce de las mandíbulas, patas y otras partes del cuerpo utilizando el hocico (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a y 1993 b).

Por lo general, una vez finalizado el período de cortejo, ocurre la cópula, la cual se realiza siempre en el agua, y en la que tanto la hembra como el macho, pueden colocarse encima de la pareja, torciendo posteriormente la cola de forma de oponer las cloacas y permitir el apareamiento, el cual puede durar entre 30 segundos y 15 minutos, dependiendo de la especie y en muchos casos presentándose diferencias individuales entre animales de la misma especie (Ferguson, 1985; Garrick, 1975b; IUCN, 1994a; IUCN, 1995c).

El período de gestación varía entre 1,5 a 3 meses, dependiendo de la especie. Finalizado este período, las hembras comienzan a buscar y delimitar su posible zona de anidación. El proceso de selección de la zona de nidificación depende en la mayoría de los casos, de la disponibilidad de éstas (Thorbjarnarson, 1989; Cott, 1961; Ouboter y Nanhoe, 1987), así como también del rango jerárquico de las hembras y del tipo de nido utilizado (Cott, 1961; Deitz y Hines, 1980; Medem, 1981; Joanen, 1969).

Los Crocodylidae presentan dos patrones básicos de anidación: anidar en bancos y playas de arena (implementado por la mayoría de las especies de las subfamilias Crocodilinae y Gavialinae) o construir nidos de material vegetal y lodo como lo hacen casi todas las especies pertenecientes a la subfamilia Aligatorinae, aun cuando existen excepciones en cada caso (Lutz y Dumbar – Cooper, 1984; Thorbjarnarson, 1996; Seymour y Ackerman, 1980; Ouboter y Nanhoe, 1987).

La construcción del nido precede a la puesta de los huevos por varias semanas, por lo que muchas especies, antes de encontrar el sitio correcto para la construcción del nido final, pasan varios días excavando en arena o construyendo nidos de material vegetal (según la especie) que pueden ser catalogados como tentativos o falsos nidos (Ayarzagüena, 1983; Cott, 1961; Whitaker y Basu, 1980). Ambos tipos de nido son construidos con las patas traseras.

Los nidos varían de tamaño y forma dependiendo de la especie y por lo general, el tamaño se encuentra asociado directamente a la talla presentada por las hembras, donde las de mayor tamaño construirán (si son de material vegetal) o excavarán (si son en la arena), los nidos más grandes o más profundos (Thorbjarnarson, 1996; Deitz y Hines, 1980; Ferguson, 1985).

Independientemente del tipo de nido utilizado por las diferentes especies de cocodrilos, el proceso de la puesta es muy similar (Thorbjarnarson, 1996; Campbell, 1972). Durante esta actividad, las hembras se colocan sobre la cámara del nido que alojará los huevos y en posición de alerta, abriendo por lo general la boca y con las extremidades posteriores hacia atrás y pegadas a ambos lados de la cola. Una vez tomada la posición de puesta, la hembra comienza a realizar movimientos de contracción del abdomen en forma irregular, levantando levemente la zona pélvica a medida que cada uno de los huevos recorren el canal pélvico (Jacobsen y Kushlan, 1986). Al principio, las contracciones se producen cada 30 segundos aproximadamente, mientras que a medida que avanza el proceso de puesta, se distancian en el tiempo hasta presentarse cada 75 segundos o más, hasta que el último huevo es desovado en el nido. En algunos casos, las hembras ponen una tanda de huevos, los cubren con el material del nido y encima de ésta ponen el resto de los huevos, cubriendo el nido totalmente al terminar (Staton y Dixon, 1977; Joanen, 1969; Gorzula, 1978). En otros casos, ponen todos los huevos a la vez y los cubren, colocando posteriormente su vientre sobre el tope del nido, de forma de aplanar y darle consistencia suficiente, posiblemente para dificultar la depredación.

El número de huevos puesto en cada nido depende de la especie, del tamaño de la hembra y de la edad de ésta, variando desde 5 hasta 100 (Thorbjarnarson, 1996; Joanen y McNease, 1975a). Por lo general los huevos son un poco más grandes que los de una gallina, aunque pueden variar de tamaño (Magnusson y Lima, 1991; Thorbjarnarson, 1991; Webb et al., 1977d), midiendo entre 6 cm de longitud y 4 cm de diámetro para especies de bajo porte (*Ostealaemus* y *Paleosuchus*) o de 11 cm de longitud y 7 de diámetro para especies de gran tamaño como *Crocodylus porosus* o *Crocodylus niloticus* (Janzen, 1993; Parker y Begon, 1986; Peters, 1983; Brockelman, 1975; Greer, 1975; Joanen y McNease, 1982; IUCN, 1994c,

Cott, 1961; Messel et al, 1982; Magnusson, 1989). Presentan una coloración variable y son de contextura muy fuerte (cáscara).

Finalizada la época de anidación y una vez puestos los huevos en los nidos, comienza el período de incubación de estos, el cual varía entre 45 y 100 días, dependiendo de la especie (Webb et al., 1987b; Ferguson, 1987; Joanen y McNease, 1982; Thorbjarnarson, 1996).

Cuando las crías están listas para salir del huevo, comienzan a vocalizar, llamando a la madre, la cual acude rápidamente, dado que, por lo general se encuentra en las cercanías del nido (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a; Gorzula, 1978). Una vez frente a este, la hembra comienza a desenterrar los huevos utilizando sus patas delanteras y la boca, mientras que con las patas traseras, aparta la arena sacada o el material vegetal dependiendo del tipo de nido. Este proceso puede llevar entre 1 y 5 horas durante, las cuales, la hembra descansa por ciertos intervalos de tiempo (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 b; Whitaker, 1987; Taplin, 1987; Whitaker y Whitaker, 1984).

Una vez desenterradas, muchas de las crías salen por sí solas, gracias a una proyección de las escamas rostrales, las cuales les permiten hacer una incisión en la cáscara del huevo. Por otra parte, otras necesitan que la madre rompa (con la boca) los huevos en los que se encuentran, tome a las crías en su boca y las transporte al agua; por lo general a una zona con vegetación ribereña donde puedan guarecerse (Deitz y Hines, 1980; Joanen, 1969; Joanen y McNease, 1975a). Durante este proceso, las hembras pueden realizar hasta 8 viajes al agua dependiendo del número de crías. Una vez están todas las crías en el agua, la hembra se coloca muy cerca de éstas y las vigila constantemente (Joanen y McNease, 1975a; Whitaker y Whitaker, 1984).

Esta constituye la última etapa en el comportamiento reproductivo de los crocodylidos y se caracteriza por la protección de las crías (cuido parental) por parte de la hembra durante un período variable entre los 30 días y los 10 meses (Ayarzagüena, 1983; Thorbjarnarson y Hernández, 1993 b). Existen ciertas diferencias en relación a la intensidad con la cual las hembras defienden a sus crías, siendo las pertenecientes a la subfamilia Crocodylinae, las más agresivas (Ouboter y Nanhoe, 1987; Cott, 1961; Gorzula y Rendop, 1979; IUCN, 1994; Lance, 1989). Cabe acotar que dichas diferencias en cuanto a la intensidad de la defensa del nido por parte de la hembra depende igualmente del posible depredador del nido o de las crías, reportándose una defensa más marcada cuando se trata de mamíferos, aves y reptiles que para el caso de los humanos (Gorzula, 1985; Ayarzagüena, 1983).

Una vez descritos en forma general, los principales aspectos de la reproducción de los Crocodylidae, a continuación se realiza una breve descripción específica de la biología reproductiva del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*), especie de cocodrilo objeto de este estudio. Esta información introductoria referente a la especie proviene de varios estudios y reportes realizados hasta el momento por diferentes autores que han analizado el comportamiento de la especie tanto en cautiverio como en sus hábitats naturales (Thorbjarnarson, 1989; Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a y b; Thorbjarnarson y Rodríguez, 1992; Ayarzagüena, 1988; Ramo et al, 1992).

El género *Crocodylus* está conformado por 12 especies muy relacionadas entre sí las cuales ocupan un amplio ámbito geográfico (América, Asia, África y Oceanía) y variedad de hábitats (selvas, llanos, piedemontes, etc.). Los

cocodrilos pertenecientes a este género varían entre los 2.4 m (*Crocodylus siamensis*) y los 6 m de longitud (*Crocodylus porosus*).

El caimán del Orinoco es la única especie de crocodílido en el mundo que presenta una distribución contenida en una cuenca hidrográfica (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a). En el pasado, sus poblaciones se extendían a lo largo de la cuenca del río Orinoco, entre Colombia y Venezuela (Arteaga et al., 1993), ocupando principalmente ríos de gran cauce y aguas turbias. Sin embargo, hoy en día sólo se encuentra en forma de pequeñas poblaciones aisladas y distribuidas fundamentalmente en hábitats marginales como caños tributarios, etc. En Venezuela, su distribución durante los años 1940 - 1950 era todavía amplia (Medem, 1983); abarcaba las tierras bajas y la cuenca del río Orinoco, fundamentalmente a lo largo de los llanos y sabanas inundables pero extendiéndose además hacia áreas boscosas del sur del país y hábitats adecuados en el piedemonte andino (Godshalk, 1982; FUDENA, 1985; Thorbjarnarson, 1989). En la actualidad esta especie está restringida a menos de 15 subpoblaciones dispersas en su área de distribución original (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a).

El microhábitat utilizado por esta especie, por lo general está determinado por las siguientes características (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a y 1993 b):

- Densidad y tipo de vegetación acuática riberina
- Características físicas de las riberas
- Profundidad y gradiente de corrientes del agua
- Grado de oleaje
- Presencia de zonas para asolearse y nidificar
- Densidad y diversidad de presas

- Ausencia de depredadores

Así pues, esta especie, por lo general habita ecosistemas ribereños asociados a cursos de agua de gran tamaño (ríos y caños) propios de los llanos. Estivan en huecos o “solapas” durante la época de sequía en la que los niveles de agua bajan marcadamente, siendo excavadas estas en las riberas y presentando dimensiones de hasta 7 – 8 metros de longitud. Por lo general, una porción del hueco o cama se encuentra a nivel del agua. En otros casos, pueden desplazarse tierra adentro para desovar, buscar presas o trasladarse de un cuerpo de agua a otro (Thorbjarnarson y Arteaga, 1995).

Aun cuando esta especie de caimán prefiere habitar en zonas de agua dulce como ríos, caños y lagunas, se han obtenido reportes que indican su presencia en islas como Trinidad, la cual se encuentra aproximadamente a 150 km. de la costa norte de Venezuela, lo que podría indicar que esta especie tolera los ambientes salobres (FUDENA, 1994; Medem, 1983). Se piensa que estos individuos llegaron a la isla durante cambios de marea o en balsas naturales (vegetación flotante).

El caimán del Orinoco es una especie relativamente grande, encontrando su promedio en 4 m para los machos adultos y 2,5 metros para las hembras adultas, aunque se tienen reportes de machos de hasta seis metros de longitud (Wermuth, 1953; Thorbjarnarson, 1989; Godshalk, 1982).

Presentan una cabeza alargada con un hocico elongado ligeramente curvado hacia arriba, aproximadamente 2,8 veces más largo que ancho al nivel de los ojos y cinco veces más largo que ancho al nivel de las narinas (Wermuth, 1953). El nombre específico *intermedius* se debe a lo elongado del hocico, el cual tiene un ancho intermedio entre el de la mayoría de los hocicos de los Crocodylinae y el de Gavialinae. Dicho hocico parece constituir una

adaptación al tipo de alimento principal de la especie como son los peces (Wermuth, 1953).

La mandíbula superior presenta la fórmula dentaria 5 + 13 a 14 y la inferior 15 a 16. Presentan una sínfisis mandibular extendida hacia atrás a nivel del sexto u octavo par de dientes, la cual se extiende a nivel del 5° ó 6° diente mandibular, en la mayoría de los Crocodylinae, así como también tiene una concavidad típica en el hocico, a nivel anterior de las órbitas. El cuello presenta de cuatro a seis elevaciones post-occipitales usualmente distribuidas formando un cuadrado. El dorso está cubierto de escamas dorsales separadas de la nuca y distribuidas en 16 - 17 filas transversales y 4 - 6 filas longitudinales. La cola presenta quillas conformadas por las escamas dorsales que corren paralelas a la raíz de la cola. Las dos mitades de la cresta caudal se unen a nivel de la 17 o 18^{ava} placa caudal (FUDENA, 1994; Wermuth, 1953).

Su coloración es variable, dependiendo de la zona en la que habite. Se han descrito tres tipos de colores diferentes para esta especie de caimán: cuerpo verde - grisáceo con manchas dorsales negras (Mariposo); amarillento con manchas oscuras (Amarillo) y negruzco uniforme (Negro). La segunda coloración es la más común en la especie (FUDENA, 1994). Aunque la variación de pigmentación está asociada con la distribución geográfica, se sabe que en cautiverio, la coloración del individuo cambia durante largos períodos de tiempo (FUDENA, 1994, Medem, 1983).

Aunque en la literatura existente sobre esta especie no se tienen reportes publicados y específicos en cuanto a su dieta, se conoce que en condiciones naturales, los individuos juveniles se alimentan por lo general de pequeños peces e invertebrados (indicado esto por la forma alargada de su hocico),

mientras que los adultos comen varias especies de vertebrados acuáticos, incluyendo peces, aves, reptiles, anfibios y mamíferos pequeños y medianos.

A principios de este siglo, esta especie era una de las más características de la fauna silvestre de los llanos de Venezuela y Colombia, pero a partir de 1930 y debido a la explotación comercial irracional de su cotizada piel fue virtualmente eliminada de esos ecosistemas (Medem, 1981; Franz et al., 1985; Godshalk, 1982). Entre 1929 y 1934, Venezuela exportó cerca de 730.500 Kilogramos de piel seca de caimán cada año. Esta explotación desmedida e incontrolada de la especie fue la que casi la llevo a la extinción (FUDENA, 1994; Seijas, 1994a).

En 1950, la caza de caimanes comienza a disminuir, ya que el descenso de las poblaciones de caimanes en los ríos llaneros generó una baja rentabilidad de esa actividad, por lo que desde 1960 comienzan a ser pocos los cazadores de caimanes del Orinoco que se encontraban activos (FUDENA, 1993 y 1994).

Actualmente, el caimán del Orinoco está virtualmente extinto en Colombia, mientras que en Venezuela existen algunas poblaciones aisladas, compuestas por pocos individuos (Ramo et. al, 1992; Ayarzagüena, 1988, Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a y Seijas, 1994a y 1994b). Estos relictos poblacionales se localizan en algunos casos, en zonas donde el impacto antrópico ha sido mínimo, algunas de las cuales están bajo protección oficial como es el caso del río Capanaparo y caño Guariquito en el Estado Apure (FUDENA, 1994), o en zonas donde la intervención antrópica ha sido marcada como en el río Cojedes (Seijas, 1998).

Luego de haber sido objeto de esa fuerte explotación comercial, los caimanes que han sobrevivido son vistos como una amenaza por los

pobladores locales, por lo cual actualmente son acosados y cazados. Por otra parte, el comercio de caimanes juveniles para su venta como mascotas, es otra práctica que atenta contra la supervivencia de la especie. Existen además, otros factores asociados a la expansión de las actividades humanas, como la destrucción de los ambientes naturales y la muerte accidental de caimanes en redes de pesca que influyen en la baja poblacional del caimán del Orinoco en Venezuela y retardan la recuperación de la especie (FUDENA, 1994).

A mediados de 1970, la Fundación para la Defensa de la Naturaleza (FUDENA) en asociación con el WWF – World Wide Fund for Nature y otras asociaciones gubernamentales y no gubernamentales comenzaron a diseñar proyectos relacionados con la recuperación de la especie. Estos proyectos incluyeron estudios y censos poblacionales, cría en cautiverio, protección de hábitats, así como programas de reintroducción de caimanes criados en cautiverio (Thorbjarnarson et al., 1992; Singh, 1987; Webb y Anthony, 1987a).

En esta década (90), se han adelantado censos poblacionales de caimanes del Orinoco en los ríos Capanaparo (Thorbjarnarson, 1992), Cojedes (Seijas, 1994) y otras localidades como Caño Rabanal y río Manapire (Estado Guárico); río Cinaruco (Estado Apure) y en el Embalse Tucupido ubicado en el Estado Portuguesa (Seijas, 1994).

Los estudios realizados en esas áreas de distribución natural del caimán del Orinoco antes citadas, reportan bajos niveles poblacionales, lo que coloca a esta especie en una situación verdaderamente crítica. En ningún lugar de los llanos venezolanos se ha evidenciado una recuperación natural de las poblaciones silvestres, mientras que las poblaciones de babas (*Caiman crocodilus*) incrementan rápidamente lo que resulta en un aumento de la

competencia por las zonas de alimentación y refugio para los caimanes, limitándose así su recuperación natural (FUDENA, 1994).

Por otra parte, el Grupo de Poblaciones Silvestres Amenazadas (entre las que se cuenta el caimán del Orinoco), elaboró en 1996 una lista de las localidades donde se sabe que existen poblaciones del caimán del Orinoco, estimando su tamaño poblacional y definiendo los factores que principalmente inciden sobre las poblaciones de estos.

En la tabla N°1.2, se muestran, según un "Ejercicio de estimación" realizado por el Grupo de Especialistas de Crocodylidos de Venezuela, los tamaños poblacionales de *Crocodylus intermedius* y la calidad del hábitat en cada una de las localidades donde se ha determinado que existe la especie actualmente (PROFAUNA - FUDENA, 1996).

Tabla N° 1.2
Tamaños poblacionales de *Crocodylus intermedius* y calidad de hábitat

Localidad (Ríos)	Tamaño poblacional (N° de individuos)	Calidad del hábitat
Cojedes	540	A
Capanaparo	500 (+ 576 liberados entre 1991 y 1993)	O
Guarítico	514	O
Mocapra	108	A
Anaro	10 – 20	O
Caparo	< 10	O
Cinaruco	< 10	A
Pao	< 10	M
Caño Igüez	< 10	O
Manapire	< 10	A
Portuguesa	< 10	A
Caura	< 10	A
Tiznados	< 10	A
Guárico – Rabanal	< 10	A
Orituco	< 10	A
Tinaco	30 – 40	A
Tucupido	20	M
Camatágu	< 10	M

Matiyure	5	M
Total	2413	

Fuente: PROFAUNA - FUDENA (1996)

Legenda:

0 = Óptimo

A = Adecuado

M = Marginal

Como puede observarse en la tabla anterior, a pesar de los esfuerzos de conservación, el caimán del Orinoco presenta pequeñas poblaciones en la actualidad, por lo que son pocas las zonas en las cuales esta especie de cocodrilo habita hoy día sin ser perseguida por el hombre.

- Cría en cautiverio y reintroducción:

Hoy en día, en varios países del mundo que cuentan con especies de caimanes y cocodrilos que se encuentran amenazados, se han implementado programas de cría en cautiverio bajo la modalidad de zoológicos y granjas de reproducción. Estos programas se basan en la obtención de huevos a partir de animales adultos, así como también en la recolección de los mismos en nidadas silvestres. Posteriormente, las crías se mantienen en cautiverio para realizar las repoblaciones una vez que los juveniles alcancen un tamaño promedio que les asegure una mayor probabilidad de supervivencia en sus medios naturales (David, 1994; Gorzula, 1987; IUCN, 1991, 1994b, 1995a, 1995b, 1995c; Jenkins, 1993; Joanen y McNease, 1980b; De Voss, 1982).

Además de la reintroducción al medio natural de animales criados en cautiverio. Estos programas apuntan a la obtención de información en relación a las condiciones óptimas requeridas por los caimanes adultos para su reproducción en cautiverio. Muchas especies de caimanes y cocodrilos que han sido criados en cautiverio han aumentado sus poblaciones significativamente por medio de la implementación de programas de zootecnia

y liberación. Este es el caso del aligador norteamericano (*Alligator mississippiensis*), el cual, para mediados de los años sesenta, se encontraba amenazado en los Estados Unidos y por medio de la implementación de programas de zootecnia y liberación, las poblaciones silvestres han llegado a un punto de desarrollo tal que han colonizado zonas (pantanos y marismas) en las que habían desaparecido. La efectiva cría en cautiverio de esta especie permitió su recuperación a tal punto que existe en este momento una industria peletera que trabaja con estos animales, así como también, son explotados con fines culinarios en los Estados Unidos (FUDENA, 1994).

En Venezuela, la cría en cautiverio del caimán del Orinoco comenzó en 1970 pero no fue sino hasta 1980 cuando los esfuerzos comenzaron a tener resultados satisfactorios. Los primeros de estos resultados fueron obtenidos en la Hacienda Paraíso (Represa de Camatagua, Estado Aragua).

El programa de reintroducción de juveniles en sus áreas naturales comenzó en 1990, cuando 30 ejemplares procedentes de cuatro centros de cría de caimanes, fueron liberados en diferentes ríos y caños de los llanos venezolanos (FUDENA, 1994).

Después de la baja sufrida por las poblaciones del caimán del Orinoco entre los años treinta y sesenta, los primeros estudios realizados con intención de estimar el estado poblacional de esta especie fueron los de Godshalk y Sosa (1978 - 1982) con el apoyo de la Fundación para la Defensa de la Naturaleza (FUDENA). Con base en entrevistas realizadas a pobladores y censos en los principales ríos y caños de los llanos, como el Orinoco, Meta, Cinaruco, Capanaparo y Portuguesa, se estimó que para 1978, había 273 caimanes adultos en aproximadamente 3.500 km. del curso de estos ríos.

Posteriormente, en la década de los ochenta, se realizaron estudios poblacionales con base en vuelos aéreos y censos nocturnos para determinar el incremento o la disminución en las poblaciones del caimán del Orinoco (Ramo y Busto, 1986; Franz y col, 1985). Estos estudios permitieron detectar una disminución (número de caimanes) en dichas poblaciones. Thorbjarnarson y Hernández (1992), realizaron censos aéreos y conteos nocturnos en bote abarcando varios estados de la región de los llanos venezolanos entre los que se cuentan: Guárico, Apure, Aragua, Portuguesa y Bolívar. Este trabajo confirmó por una parte, la reducción de las poblaciones silvestres de la especie en el país, y por otra que la población relativamente más abundante se localizaba en el río Capanaparo (Estado Apure). Ayarzagüena (1988), realizó una serie de censos aéreos en la cuenca alta del río Portuguesa, principalmente en los ríos Cojedes y Sarare, donde reportó otra población importante severamente amenazada por la contaminación y destrucción de su hábitat natural.

Por otra parte, FUDENA, desde 1970 ha venido realizando trabajos de conservación del caimán del Orinoco que involucran la recaudación de fondos y colaboración de entes nacionales e internacionales. Entre los organismos nacionales se cuenta con la ayuda de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales, la Universidad Ezequiel Zamora, el MARNR, INPARQUES y varios hatos conservacionistas que ceden sus instalaciones para el desarrollo de planes de cría y liberación de juveniles y adultos de caimán con el propósito de favorecer la reproducción de estos tanto en medios naturales como medios artificiales (zoocriaderos). Entre las organizaciones internacionales están: La Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI), la Wildlife Conservation Society (WCS), el World Wildlife Fund (WWF - USA), el World Wide Fund for Nature (WWF), la National Geographic Society y el Smithsonian Institution. Todas estas organizaciones han contribuido con el Grupo de Especialistas de Cocodrilos

de Venezuela (GECV) coordinados por FUDENA desde 1984 (FUDENA, 1994).

Actualmente, en Venezuela existen cuatro centros que mantienen y reproducen caimanes del Orinoco con fines de repoblación, estos son: Hato Masaguaral, Hato El Frío, Estación Biológica de la Universidad Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ) y Agropecuaria Puerto Miranda. Estos centros han servido, en gran parte, para mantener ejemplares capturados o nacidos de nidadas silvestres recolectadas en varios ríos y caños del país, así como animales criados en cautiverio.

Posteriormente al período de estudios y cría en cautiverio, en abril de 1990, FUDENA, conjuntamente con Hato Masaguaral y UNELLEZ entre otros, iniciaron el Programa de Reintroducción y Repoblamiento de caimanes del Orinoco criados en cautiverio a su medio natural, habiéndose liberado hasta marzo de 1996 aproximadamente 1240 animales en seis localidades diferentes (FUDENA, 1994). Hasta la fecha en el caño Guaritico se han recapturado 16 ejemplares de los liberados, los cuales habían crecido notablemente y se encontraban en buen estado. Por otra parte, en el río Capanaparo (Estado Apure), se realizó un estudio de radio - telemetría con ocho caimanes liberados, los cuales se desplazaron en un rango de 10 kilómetros río arriba y abajo (Thorbjarnarson, 1992). Se pudo observar que su comportamiento cambió en este tiempo, de animales dóciles en el zoológico a ariscos cuando se encontraban en estado silvestre, habiéndose adaptado muy bien a las condiciones naturales.

Gracias a los esfuerzos antes descritos y realizados durante los últimos 20 años para ayudar a la preservación del caimán del Orinoco, sus poblaciones han aumentado, siendo la creación de nuevos reservorios naturales, por lo general asociados a cuerpos de agua como ríos y lagunas, los programas de

conservación y la tolerancia del hombre hacia los caimanes, las claves de dicho ligero aumento poblacional (Fudena, 1994). En la Tabla N° 1.3 se presenta un resumen de los individuos de caimán del Orinoco que han sido liberados de los diferentes hatos conservacionistas en los que se han logrado reproducir a los adultos desde 1990 hasta 1994.

Tabla N° 1.3

Estadísticas de producción y liberación de *Crocodylus intermedius* a partir de los distintos centros de reproducción involucrados en esta actividad

Año	N° de Caimanes	Centros de reproducción y número de caimanes producidos	Zona de liberación y número de caimanes liberados
1990	30	Masaguaral (16) UNELLEZ (14)	Macanillal (26) Mucurita (4)
1991	53	Masaguaral (39) UNELLEZ (6) El Frío (8)	Macanillal (53)
1991	12	Masaguaral	Capanaparo (12)
1992	78	Masaguaral (55) UNELLEZ (6) El Frío (17)	Macanillal (59) Guarítico (19)
1992	364	Masaguaral (353) Puerto Miranda (11)	Capanaparo (364)
1992	18	UNELLEZ (18)	Tucupido (18)
1993	159	Masaguaral (102) UNELLEZ (45) El Frío (9) Puerto Miranda (3)	Macanillal (9) Guarítico (150)
1993	200	Masaguaral (102) Puerto Miranda (200)	Capanaparo (200)
1993	4	Masaguaral (4)	Matiyure (4)
1994	148	Masaguaral (89) UNELLEZ (21) Puerto Miranda (38)	Guarítico (18) Mocapra (30)
Totales 1990 = 30 1991 = 65 1992 = 460 1993 = 363 1994 = 148	1066	Masaguaral = 870 UNELLEZ = 110 El Frío = 34- Puerto Miranda 52	WR = 438 Caño Macanillal = 147 Caño Guarítico = 287 Caño Mucuritas = 4 Parques Nacionales = 606 Santos Luzardo(Río Capanaparo) = 576 Aguaro - Guariquito(Río Mocapra) = 30 Otros = 22

Fuente:FUDENA, 1994.

- Problemas de conservación

Aun cuando se realizan importantes intentos de conservación de ésta y otras especies de Crocodylidos, estos reptiles son animales difíciles de proteger

dada sus condiciones de gran depredador, siendo vistos como amenazas o especies de subsistencia (consumo y comercio) para las poblaciones locales donde habitan.

En este sentido, los programas de conservación del caimán del Orinoco confrontan aun hoy día una serie de problemas, como son los que se describen a continuación:

a) La alteración y destrucción del hábitat es significativa en Venezuela, debido principalmente al incremento y expansión de la agricultura y ganadería, lo cual propicia la intervención de áreas naturales originalmente utilizadas como refugio y zona de reproducción y alimentación por la especie.

Como ejemplos se tienen a la modificación del sistema fluvial de Cojedes - Sarare, en el cual se han realizado canalizaciones para riego de las zonas agrícolas (Ayarzagüena, 1988) y el que se presenta en los ríos Guárico y Portuguesa, los cuales se ven afectados por los fertilizantes y plaguicidas que acarrear los sistemas de drenajes artificiales que se encuentran en las plantaciones cercanas, creando un alto nivel de contaminación en las aguas y suelos de ambos ríos.

Un impacto similar es el creado en el estado Bolívar con las operaciones de minería que tanto mal han causado a las poblaciones del caimán del Orinoco y fauna en general, dados los altos grados de contaminación, que acarrear estas operaciones (FUDENA, 1994).

b) La recolección de los huevos con propósitos de subsistencia por parte de las poblaciones humanas, representa hoy en día un impacto significativo sobre las poblaciones de caimanes, debido a lo reducidas de éstas. Esta

práctica ha sido reportada en el río Capanaparo, el río Cojedes y los ríos Caura y Manapire (FUDENA, 1994).

c) La captura ilegal de neonatos para la venta a turistas y coleccionistas se ha visto incrementada recientemente (FUDENA, 1994). En ciertas zonas del río Capanaparo, los neonatos son buscados por los indígenas y los criollos locales. El comercio ilegal de estos animales como mascotas ya se encontraba presente antes de los años setenta, pero ha incrementado notablemente en los últimos años por la dificultad para encontrar la especie, intensificándose las capturas, sobre todo en el estado Apure (FUDENA, 1994).

d) Aun cuando la cacería masiva de caimanes tanto juveniles como adultos se ha visto reducida a partir de las matanzas realizadas entre los años 30 y 60, puesto que ya no quedan grandes poblaciones de caimanes que explotar, todavía existen cazadores en los estados en cuyos caños y ríos aún habita el caimán del Orinoco. Muchos de estos cazadores saben donde encontrarlos para cazarlos y vender sus pieles a comerciantes furtivos. Además de las matanzas de cocodrilos con fines comerciales, estos son muertos por otras causas como son las de considerarse una amenaza para las comunidades locales, como trofeos deportivos, por supuestas propiedades medicinales atribuidas a ciertas partes del cuerpo y como carne de subsistencia (FUDENA, 1994).

Otra causa de amenaza contra la especie la constituye las muertes accidentales de los caimanes, las cuales se deben por lo general a la colocación de redes de pesca en caños y ríos como son los chinchorros que se encuentran prohibidos y son utilizados ilegal y furtivamente, especialmente durante la estación seca. Se estima que esta acción ha tenido un fuerte impacto, debido a que por lo general los pescadores matan a los

animales que son atrapados en las redes para evitar la destrucción de las mismas y en los casos en los que son individuos juveniles, son extraídos vivos de las redes para posteriormente venderlos.

e) Existen factores o elementos naturales que producen bajas en dichas poblaciones de caimanes como son las altas densidades de babas (*Caiman crocodilus*), dado que aumentan la competencia por el espacio y alimento y depredan a los juveniles de caimanes (FUDENA, 1994).

En el pasado, la posible partición de los nichos y exclusión de depredación de los caimanes juveniles por las babas posiblemente se haya debido a la diferencia entre los hábitats que explotaban, ya que los caimanes prefieren los ríos y caños principales mientras que las babas habitan pequeños cuerpos de agua como lagunas y préstamos artificiales, así como caños tributarios de pequeña envergadura. Con la intervención de las zonas habitadas por el caimán del Orinoco y su caza indiscriminada, los individuos de esta especie han tenido que migrar hacia las zonas habitadas por las babas donde los caimanes neonatos son presa fácil de estas últimas. Esta competencia entre las dos especies se da también a otros niveles o tallas (juveniles), por espacio, territorio y alimento, donde las babas son las más favorecidas gracias a su alto número poblacional (FUDENA, 1994).

Al igual que las babas, el caimán de la Costa representa una competencia para el caimán del Orinoco en las zonas costeras de Venezuela donde coexisten ambas especies. Dicha competencia probablemente ocurre mayormente a nivel de territorio y zonas de alimentación, aun cuando el efecto pudiera ser mucho menos marcado, dadas las bajas densidades poblacionales de ambas especies.

f) La limitada y restringida participación en los programas de conservación de los entes gubernamentales en Venezuela, la poca coordinación institucional y cooperación entre éstos, así como la falta de interés en participar en la recuperación de la especie por la población venezolana han contribuido a la baja recuperación de la especie hasta el momento, aun cuando se han realizado labores de conservación notorias en varias zonas de los llanos de Venezuela.

i) El dragado de fondos fluviales y la canalización de ríos con el fin de obtener productos petroleros producen alteraciones y cambios en la calidad del agua de los caños y ríos habitados por *Crocodylus intermedius*.

Como puede observarse, son varias las actividades desarrolladas por el hombre que afectan directa (destrucción del caimán) o indirectamente (alteración o destrucción de sus hábitats o presas naturales) al caimán del Orinoco y aun cuando entes gubernamentales y no gubernamentales, así como hatos conservacionistas y diversos científicos y grupos ecologistas se encuentran estudiando las posibilidades de su recuperación poblacional, esta constituye una ardua tarea para tan reducido número de personas e instituciones. Es por esta razón que son necesarios estudios relativos a diversos aspectos biológicos o ecológicos de especies amenazadas de extinción por el hombre, como es el caso del caimán del Orinoco, lo cual permite incrementar en lo posible su conocimiento y optimizar el proceso de recuperación de dicha especie.

CAPITULO II: JUSTIFICACION DEL TRABAJO

Son muchos los estudios realizados en relación con los diversos aspectos reproductivos de aves y mamíferos en nuestro país. Esto no ocurre con los reptiles, por lo que este grupo permanece prácticamente desconocido en este aspecto.

Entre el grupo de los reptiles, los cocodrilos y caimanes presentan una gran ventaja para el estudio de su comportamiento reproductivo ya que son animales que se adaptan bien al cautiverio y actúan de forma natural si se les dota de la infraestructura y condiciones necesarias para este fin (Singh, 1987; Foggin, 1987; Reptiles, 1997).

En general, la dificultad de la cría de animales silvestres en cautiverio radica en que no es fácil reconstruir el medio original de donde son extraídos por lo que se necesitan conocimientos técnicos (hábitos y patrones comportamentales del animal), tiempo y recursos económicos. Igualmente, variables como la zona de cría y el alimento a ser suministrado deben ser analizados con detenimiento.

Así pues, la idea de la zoocría de especies silvestres se basa en suministrar al animal las condiciones óptimas para permitir su reproducción y a su vez mantener el manejo adecuado de la especie. Aunque en nuestro país no se han realizado muchos estudios sobre la zoocría de especies silvestres, en cuanto a los reptiles, existen algunos estudios previos (Castaño y Rugeles, 1980; Ferguson, 1990; Velasco y Ayarzagüena, 1995) con otras especies de reptiles como son los morrocoyes (*Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata*), las iguanas (*Iguana iguana*) y babas (*Caiman crocodilus*), en los cuales han sido analizadas algunas de las variables físico - naturales como

son la temperatura de mantenimiento del animal, la temperatura de eclosión de los huevos (Deeming y Fergusson, 1989; Chabreck y Joanen, 1979), el sustrato requerido para las zonas de deposición de los huevos (nido), el alimento a ser suministrado (Chabreck y Joanen, 1979) y la cantidad de animales que deben ser colocados en cada laguna reproductiva dependiendo de la especie (Sinba, 1987; Webb et al., 1982), su tamaño y el espacio disponible.

Debido a que el caimán del Orinoco ha sufrido las bajas poblacionales a las que se hizo referencia en la parte introductoria de este trabajo y por estar catalogado como una de las 12 especies de fauna más amenazadas en el mundo actualmente (Rodríguez y Rojas – Suarez, 1995), en Venezuela se han llevado a cabo desde 1970 y por varios biólogos y ecólogos (J. Trorbjarnarson; J. Ayarzagüena; A. Seijas, etc.), diversos estudios con el objetivo de evaluar diferentes aspectos biológicos de la especie (en cautiverio y en la naturaleza), con la intención de conocer más acerca del caimán del Orinoco y su estado poblacional año tras año.

El estudio en cautiverio de los aspectos reproductivos del caimán del Orinoco en la Agropecuaria Puerto Miranda (Estado Apure), fue realizado comparando el comportamiento de los caimanes de acuerdo a la distribución espacial (agregados o no), incluyendo aspectos de competencia por acceso a parejas. Los comportamientos de cortejo y cópula, así como el análisis del proceso completo de anidación y características de las nidadas, permitió aumentar el conocimiento que se tiene actualmente acerca del comportamiento reproductivo de dicho reptil y la optimización de su reproducción en zocriaderos, objetivos que son indispensables para alcanzar un mayor número de crías por estación reproductiva, lo que pudiera traducirse en una mayor probabilidad de recuperación de la especie, cuando las crías sean reintroducidas (en proyectos posteriores) a sus hábitats

originales, una vez hayan alcanzado el tamaño necesario para su liberación (aproximadamente 1 – 1,2 metros de longitud).

Así pues, los datos arrojados por este estudio en relación con los aspectos comportamentales de la reproducción del caimán del Orinoco, podrían traer beneficios para esta especie que actualmente se encuentra bajo una grave amenaza de extinción.

CAPITULO III: OBJETIVOS

• **Objetivo General**

Ampliar los conocimientos sobre varios aspectos del comportamiento reproductivo y nidificación del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en cautiverio, a fin de optimizar su cría con fines de repoblación y/o comerciales.

• **Objetivos Específicos**

- 1) Estudiar y analizar (en cautiverio), los comportamientos de segregación que sugieran territorialidad reproductiva tanto para machos como para hembras.
- 2) Estudiar los comportamientos de cortejo y cópula desarrollados por los machos y hembras de caimán del Orinoco en cautiverio.
- 3) Estudiar el proceso de nidificación, etapa que incluye los siguientes pasos:
 - Selección de la zona de anidación por parte de las hembras, evaluando la competencia de estas según su nivel jerárquico en el grupo.
 - Construcción del nido, evaluando el tamaño, profundidad y forma de construcción, así como el tiempo invertido en el proceso.
 - Puesta de los huevos, midiendo el tiempo invertido en la puesta, así como el número, largo, ancho y peso de los huevos.
 - Análisis de la relación existente entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la nidada y tamaño / peso de los huevos.

- Análisis de la relación entre tamaño y peso de los huevos y los neonatos
 - Análisis de la relación entre el tamaño de las hembras y el de los neonatos engendrados por estos.
 - Análisis de la relación entre el tamaño de los machos y el de los neonatos engendrados por estos.
- 4) Evaluar el cuidado parental desarrollado por las diferentes hembras sobre las nidadas durante el inicio del período de incubación (12 a 24 horas posteriores a la puesta), analizando los patrones de reacción de éstas y si lo realizan en forma individual o colectiva. Evaluar como responden las hembras al acercamiento de posibles depredadores (hembras y machos de caimán), humanos, así como a matos de agua y garzas muy comunes en las lagunas de reproducción.
- 5) Evaluar el proceso de eclosión (incubadora artificial). Analizar los índices de fertilidad de los huevos y de natalidad y mortalidad de los neonatos al nacer y determinar si existen correlaciones entre las dimensiones de las hembras y el número (nidada), tamaño y peso de los huevos y neonatos en ambas estaciones reproductivas.
- 6) Comparar el comportamiento reproductivo presentado por los caimanes (machos y hembras) al ser sometidos a dos condiciones distintas de distribución espacial (agrupados o por tríos y parejas), así como el efecto de dicha distribución en su éxito reproductivo.

CAPITULO IV: DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

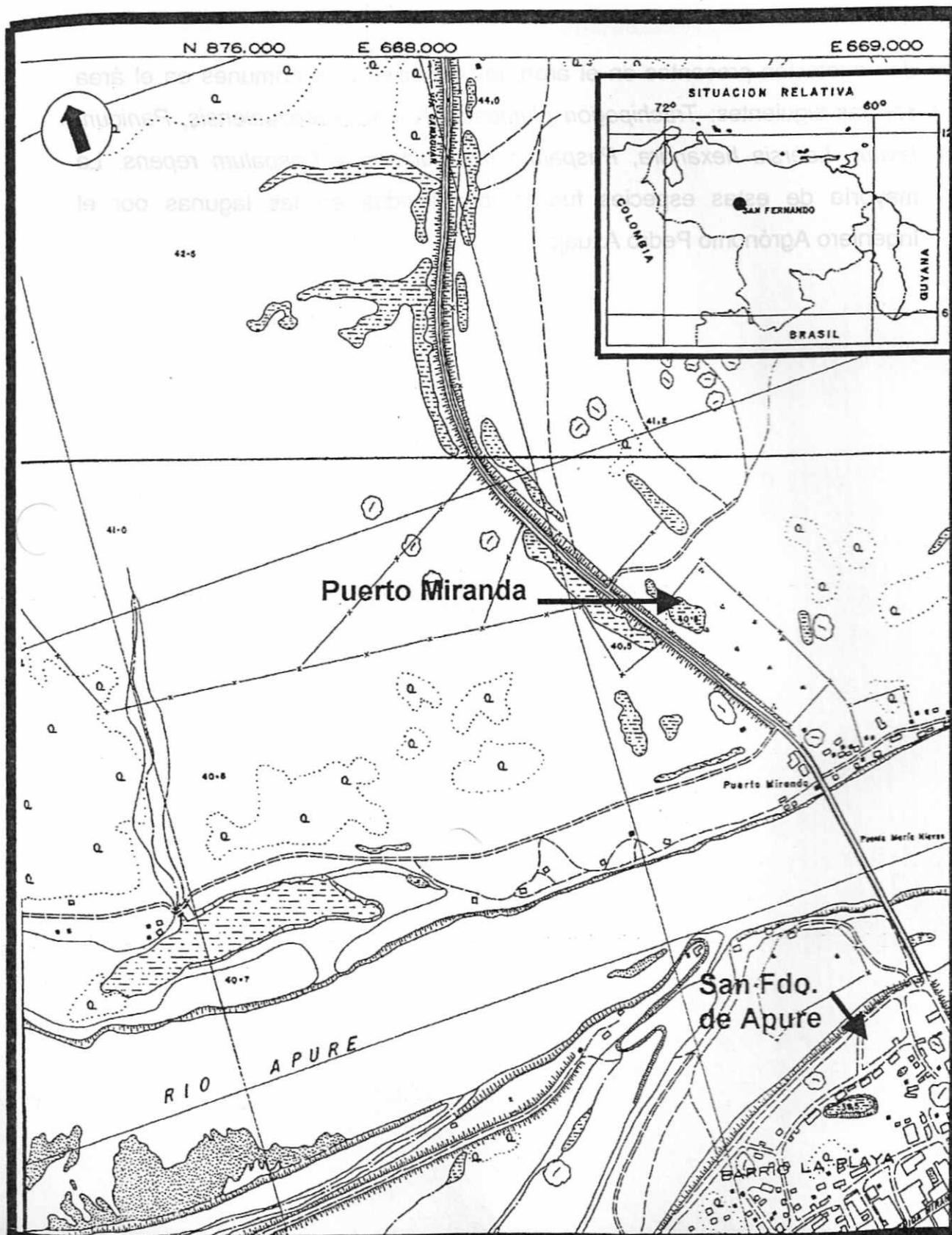
El área de estudio, ubicada en el sistema de Llanos Guárico – Apure, la constituye la Agropecuaria Puerto Miranda, ubicada en el Municipio Camaguán perteneciente al Distrito Miranda del Estado Guárico. La Agropecuaria se encuentra a aproximadamente 261 Km. de la capital del Estado Guárico y a 130 km. de Calabozo muy cerca del límite entre los estados Guárico y Apure, aproximadamente a 1000 m de San Fernando de Apure (N 7° 55'03" / E 67° 28'30"). En la figura N° 4.1 se muestra la ubicación del área de estudio.

Aun cuando los estudios fueron realizados en condición de cautiverio, es oportuno describir las condiciones climáticas y de vegetación imperantes en el área, ya que las lagunas en las que se encuentran alojados los caimanes objeto de estudio, son resultado de la intervención de zonas naturales, creando una condición de semi – cautiverio (Ver Foto N° 1 en el Anexo Fotográfico).

El clima se caracteriza por una elevada temperatura, casi constante (27° – 29°C), así como una marcada estacionalidad en las precipitaciones, estableciéndose una estación de lluvia entre los meses de mayo – septiembre y una de sequía entre los meses de noviembre - marzo, siendo octubre y abril, meses de transición entre ambas estaciones (PDVSA, 1992).

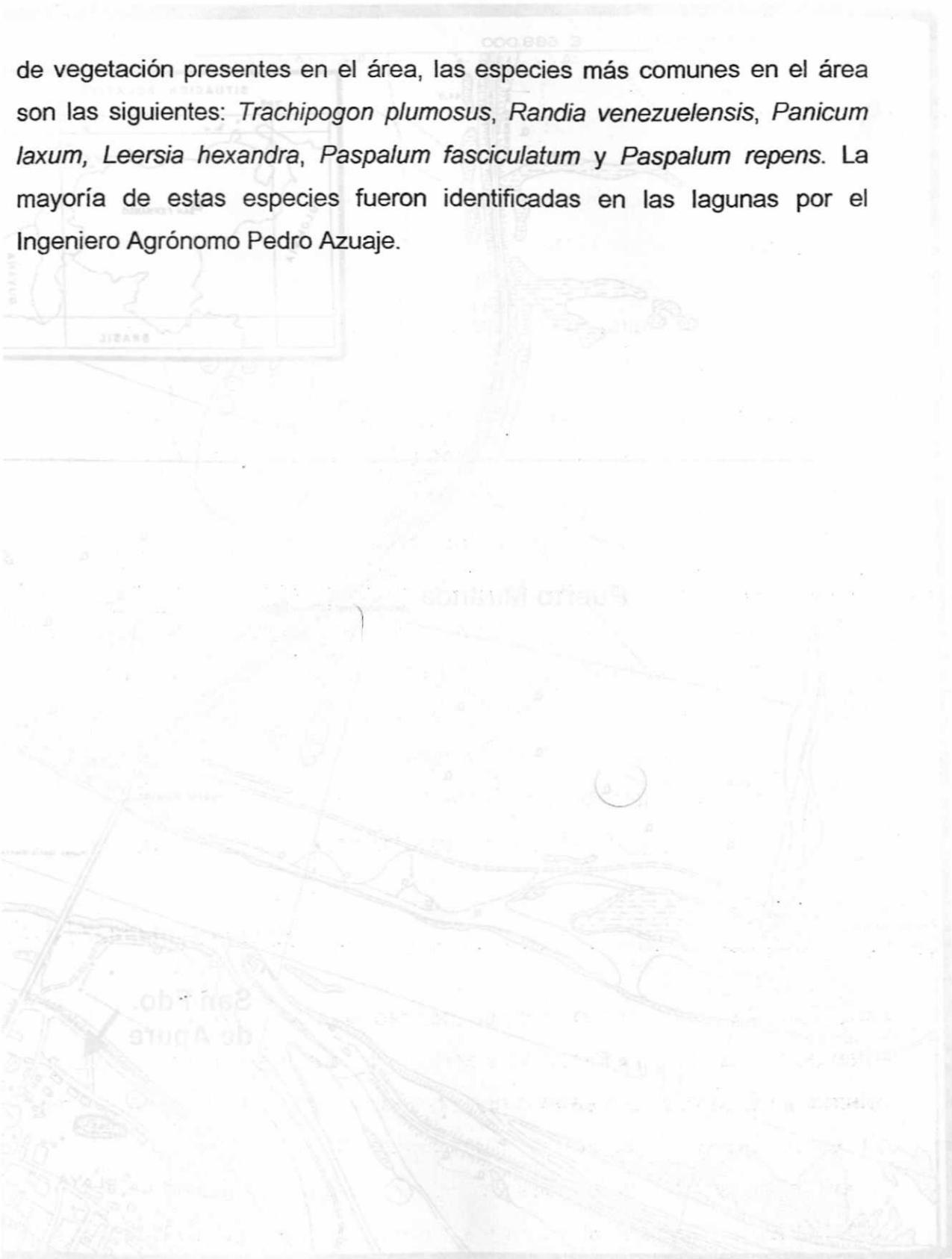
La vegetación presente en el área de estudio, en particular en las lagunas de reproducción, está compuesta por especies invasoras o colonizadoras de zonas intervenidas (vegetación secundaria), representada en su mayoría por gramíneas de bajo porte y pequeños arbustos (Ver Foto N° 2 en el Anexo Fotográfico). Según Huber y Alarcón (1988), en su descripción de unidades

Figura N° 4.1
Ubicación del área de estudio



Fuente: Levantamiento Aerofotogramétrico San Fernando (Esc. 1:10.000)
MTC (1978)

de vegetación presentes en el área, las especies más comunes en el área son las siguientes: *Trachipogon plumosus*, *Randia venezuelensis*, *Panicum laxum*, *Leersia hexandra*, *Paspalum fasciculatum* y *Paspalum repens*. La mayoría de estas especies fueron identificadas en las lagunas por el Ingeniero Agrónomo Pedro Azuaje.



CAPITULO V: METODOLOGIA

El plan de trabajo fue realizado en dos etapas. La primera etapa consistió en el estudio de los aspectos del comportamiento reproductivo de los caimanes adultos (lagunas de reproducción), mientras que la segunda correspondió al manejo de las nidadas en la incubadora así como el análisis de los resultados obtenidos durante la primera fase del estudio.

A continuación se describe en forma separada, la forma en la cual se procedió en cada una de las etapas antes mencionadas.

5.1 Estudio de los aspectos reproductivos del caimán del Orinoco

Esta etapa corresponde a la descripción de los diversos aspectos específicos e individuales de los caimanes mantenidos en la Agropecuaria, así como también a la descripción de su ubicación espacial en las lagunas durante cada estación reproductiva y el desarrollo de las técnicas de observación y manipulación empleadas durante las primeras fases del estudio, de forma de lograr los objetivos planteados en el capítulo III.

5.1.1 Caimanes adultos

Durante el período que duró el estudio, se contó con un total de 25 caimanes adultos, 11 de los cuales fueron machos y 14 hembras. La totalidad de estos caimanes provienen de donaciones de particulares o entes gubernamentales y no gubernamentales de diferentes zonas de los llanos de Venezuela. En especial, 14 de los animales fueron donados a la Agropecuaria Puerto Miranda en 1991 por la Algodonera de Apure y la Algodonera del Orinoco, las cuales desde 1985 mantuvieron a los caimanes en sus instalaciones

ubicadas en San Fernando de Apure y Cabruta respectivamente. El resto de los caimanes provienen de Puerto Ayacucho en el Estado Amazonas (2 hembras) y de los estados Cojedes y Guárico.

Cada uno de los caimanes utilizados en este estudio y mantenidos en la Agropecuaria Puerto Miranda ha sido medido y pesado a su llegada, registrándose a cada animal con un número de serie o identificación, por lo que se encuentran marcados ya sea por medio del uso de placas metálicas ubicadas en las membranas interdigitales ó por cortes estratégicos realizados en las escamas superiores de la cola.

Para facilitar la observación y análisis de los comportamientos exhibidos por los caimanes, antes de dar inicio al estudio, se clasificaron todos ellos por medio de la asignación de una letra a los machos y un número a las hembras. Dicha clasificación se encuentra referida al tamaño del animal.

En la Tabla N° 5.1, se muestran datos acerca de la identificación (placa), el sexo, las medidas corporales y el peso (año 1997), así como la laguna en la cual se ubicaron los distintos caimanes adultos, dependiendo de la estación reproductiva analizada (1997 – 1998 y 1998 – 1999).

Tabla N° 5.1
Identificación y medidas de los caimanes adultos (Reproductores)
Estaciones 1997 – 1998 / 1998 - 1999

Identificación	Sexo	Long. (cm)	Peso (Kg.)	Ubicación Lagunas (1997-1998)	Ubicación Lagunas (1998-1999)
4	H	290	181	5,6,7 y 8	5
3	H	301	187	5,6,7 y 8	3-4
E	M	342	302	5,6,7 y 8	6
9	H	267	131	5,6,7 y 8	7-8
A	M	406	369	5,6,7 y 8	MUERTO
10	H	263	131	1	7-8
11	H	251	129	3-4	7-8
C	M	382	343	5,6,7 y 8	3-4

5	H	283	166	5,6,7 y 8	6
B	M	401	351	5,6,7 y 8	1
6	H	283	161	5,6,7 y 8	7-8
D	M	368	320	5,6,7 y 8	6
1	H	319	211	5,6,7 y 8	1
2	H	308	201	5,6,7 y 8	5
8	H	277	140	5,6,7 y 8	6
G	M	267	231	5,6,7 y 8	7-8
F	M	296	239	5,6,7 y 8	Exportado a EE.UU
7	H	279	154	5,6,7 y 8	Exportado a EE.UU
H	M	262	197	1	7-8
I	M	212	121	3-4	7-8
J	M	195	89	---	2
K	M	193	92	---	2
12	H	165	50	---	2
13	H	172	53	---	2
14	H	204	63	---	2

Nota: Última medición realizada en Agosto de 1997.

Letra = Macho

Número = Hembra

Las tallas de las hembras varían entre 319 cm y 165 cm, siendo el promedio de 261 cm de longitud, mientras que los pesos varían entre 211 y 50 Kg., siendo el promedio de 140 Kg. Es importante acotar que fueron incluidas en las lagunas reproductivas durante la segunda estación de muestreo, tres hembras catalogadas en el cuadro como las hembras sub - adultas **12**, **13** y **14**, las cuales se consideró podían estar cercanas a la madurez reproductiva, así como también presentar diferencias comportamentales en lo que a territorialidad y cortejo se refiere con las hembras adultas.

Por otra parte, los machos presentan tallas variables entre 401 cm y 193 cm (promedio de 302 cm) y pesos que varían entre los 369 y los 89 Kg. (promedio de 240 Kg.). Al igual que en el caso de las hembras, es importante acotar que para la segunda estación reproductiva (1998-1999), se incluyeron en la laguna N° 2 a dos machos (**J** y **K** en la tabla anterior) sub – adultos que presentaron las mismas características (cercanos a la madurez o ya

alcanzada ésta y por comprobar) que las hembras 12, 13 y 14 antes mencionadas.

5.1.2 Lagunas de reproducción y distribución de caimanes reproductores

Para el programa de zoocría del caimán del Orinoco, y en particular para este trabajo, se dispuso de ocho (8) lagunas artificiales en las que fueron ubicados los caimanes adultos de acuerdo a la distribución establecida en cada estación reproductiva y las cuales estaban igualmente comunicadas o no dependiendo de la distribución espacial a analizar. Estas lagunas abarcan una superficie de 2 ha aproximadamente. En la Figura N° 5.1 se muestra el sistema de lagunas utilizado en este estudio y presentes actualmente en la Agropecuaria.

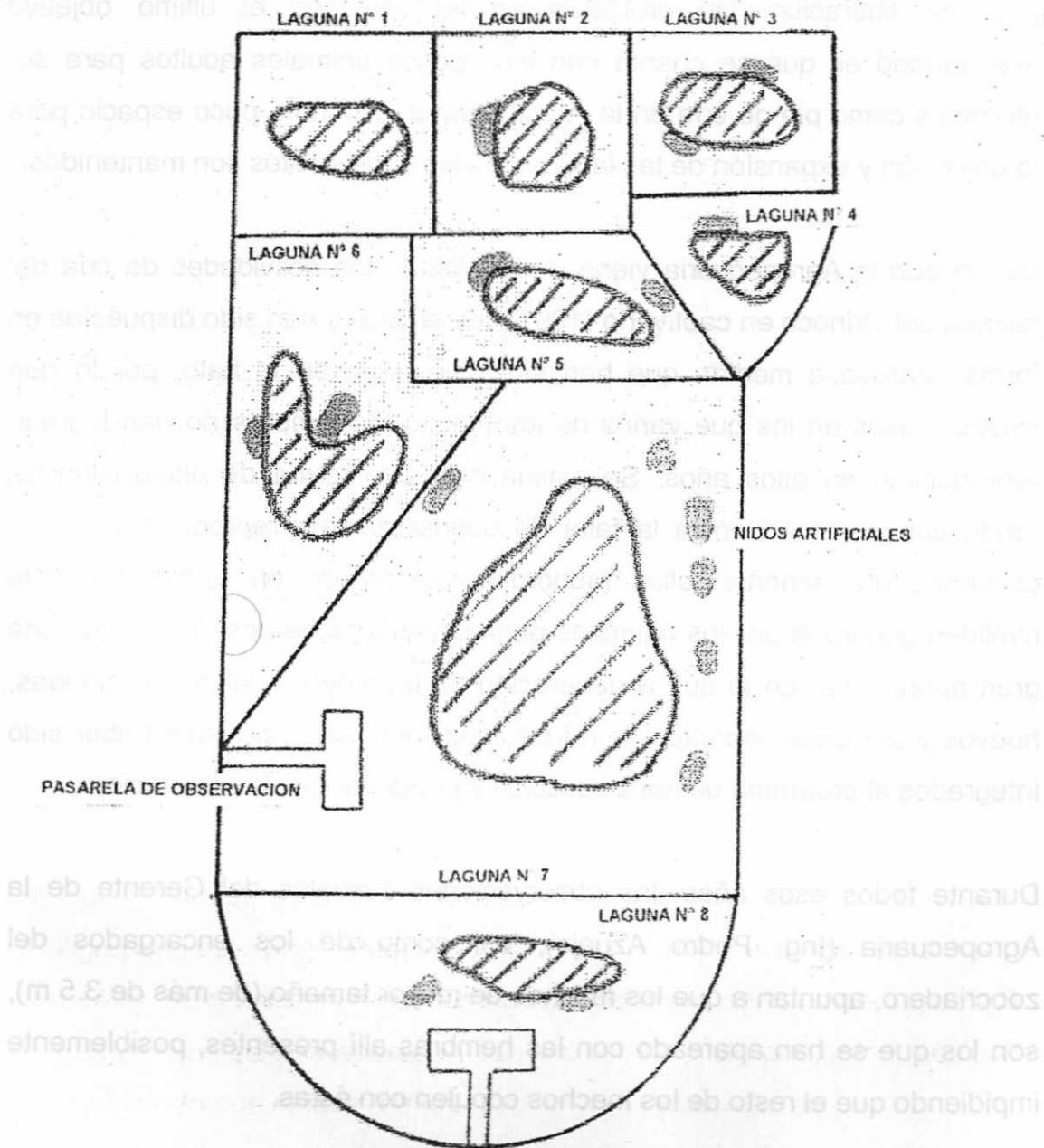
Fue en estas lagunas donde se realizó la toma de datos y observaciones correspondientes a varios de los aspectos reproductivos de los caimanes, siendo la distribución de estos (de acuerdo al número y al sexo) en las mismas, una de las variables más importantes en la consecución de los objetivos de este estudio.

Se sometió a los animales reproductores a dos (2) condiciones de distribución distintas durante los dos estaciones reproductivas para posteriormente establecer relaciones y comparaciones en cuanto al comportamiento y éxito reproductivo presentado por los machos y hembras de caimanes en ambas estaciones.

El estudio realizado en la Agropecuaria Puerto Miranda, pretendió analizar las diferencias comportamentales presentadas por los machos y hembras de caimán del Orinoco bajo ambas condiciones (agregados y no agregados), así

Figura N° 5.1

sistema de lagunas ubicadas en la Agropecuaria Puerto Miranda



ESCALA: 1:1000

4

como obtener información acerca de la posible distribución óptima de estos, lo que se traduciría en un aumento del éxito reproductivo de cada individuo, así como en la consecución de una mayor cantidad de crías viables para su posterior liberación. Un problema en relación con el último objetivo mencionado es que se cuenta con muy pocos animales adultos para ser utilizados como pie de cría en la Agropecuaria, así como poco espacio para la ubicación y expansión de las lagunas en las cuales estos son mantenidos.

Desde que la Agropecuaria viene desarrollando las actividades de cría del caimán del Orinoco en cautiverio (1991), los animales han sido dispuestos en forma azarosa a medida que han ido ingresando en el hato, por lo que existen casos en los que varios de los machos y hembras no han logrado reproducirse en esos años. Se estima que esta forma de disposición ha traído como consecuencia la falta de oportunidad de reproducirse de los caimanes de menores tallas (subordinados) debido principalmente a la rivalidad generada por los animales dominantes, perdiéndose por ende, una gran oportunidad en lo que a generación de un mayor número de nidadas, huevos y por ende neonatos se refiere, pudiendo posteriormente haber sido integrados al programa de reintroducción y preservación de la especie.

Durante todos esos años, las observaciones casuales del Gerente de la Agropecuaria (Ing. Pedro Azuaje), así como de los encargados del zocriadero, apuntan a que los machos de mayor tamaño (de más de 3.5 m), son los que se han apareado con las hembras allí presentes, posiblemente impidiendo que el resto de los machos copulen con éstas.

Este hecho puede considerarse ventajoso, ya que los machos de mayor tamaño, probablemente producirán crías de mayor tamaño y más fuertes (Roff, 1992). Por otro lado, si estos machos monopolizan las hembras presentes en el zocriadero, se reduce la diversidad genética en el mismo.

Además, no se conoce el número de hembras que pueden ser fertilizadas por cada caimán macho, ya que aunque los índices de fertilidad obtenidos por la Agropecuaria en los últimos años sugieren que los dos machos antes mencionados pueden no ser suficientes para fertilizar a las 8 hembras allí presentes, no puede asegurarse que esta sea la causa principal de ese bajo índice de fertilidad, habiéndose observado en otras especies de tamaño similar (*C. niloticus*) que un macho puede fertilizar hasta 20 hembras (Cott, 1961; Thorbjarnarson, comunicación personal).

Es por esta razón que los animales fueron distribuidos de diferente forma en cada año de estudio, lo cual arrojó resultados comparativos, permitiendo analizar las ventajas y desventajas de cada condición.

Durante el primer año de estudio (período 1997 – 1998), los caimanes de ambos sexos fueron dispuestos de la siguiente forma:

En la laguna principal (Laguna 7), la cual estuvo comunicada con las lagunas 5 y 8, fueron alojados 7 machos y 9 hembras (16 animales en total). Esta gran laguna, al igual que las demás (1,2,3-4), consta de una porción terrestre conformada por tierra natural de la zona y cubierta por vegetación secundaria baja (varias especies de gramíneas naturales de la zona) que rodea la porción de agua (Ver Foto N° 3 en el Anexo Fotográfico) cuya profundidad máxima es de 5 m. Cada una de las lagunas se encuentra bordeada o delimitada por una pared de cemento de 1 m de alto, sobre la cual se ha colocado una cerca metálica de alfajol de 1 a 1.5 m de alto.

Por otra parte, existen otras cuatro lagunas (1,2,3-4), que presentan menores dimensiones y entre las cuales fueron distribuidos los restantes caimanes (4 en total). En estas lagunas, se ubicaron los cuatro (4) caimanes de menores dimensiones (1 pareja en la laguna 1 y una pareja en el sistema de lagunas 3-4), tanto machos como hembras, de forma de evitar (en lo posible) que los

individuos de mayores tallas les produjeran heridas durante ambas estaciones reproductivas. En la tabla N° 5.2 se muestra la distribución de los caimanes durante el primer año de estudio.

Tabla N° 5.2
Distribución de los caimanes adultos reproductores durante la primera estación reproductiva (1997 – 1998)

Laguna (N°)	N° de Machos	N° de Hembras	N° Total
1	1	1	2
2	0	0	0
3-4	1	1	2
6	0	0	0
5,7 y 8	7	9	16

Esta distribución permitió evaluar las interacciones y los comportamientos de competencia (por territorios reproductivos y parejas), cortejo, cópula y cuidado parental en la gran laguna que contaría a los 16 animales, así como los presentados por las parejas establecidas en las lagunas 1 y 3-4. Las lagunas 2 y 6 se encontraban en proceso de acondicionamiento para esa primera estación y solo fueron utilizadas en el año siguiente (1998 – 1999).

Los resultados del estudio de los comportamientos observados durante este primer período de estudio fueron comparados con los presentados por los animales en el segundo período 1998 – 1999 de estudio, durante el cual, se realizó una nueva distribución de los machos y hembras en las lagunas. Para este período, se aislaron las posibles comunicaciones entre las lagunas, dejando un saldo de 5 lagunas (las lagunas N° 7 y 8 estuvieron conectadas, al igual que las 3-4) y se distribuyó a los animales en forma de parejas, tríos o colocando tres machos con cuatro hembras en la misma laguna. En la Tabla N° 5.3 se muestra la distribución de los caimanes durante el segundo año de estudio.

Tabla N° 5.3
Distribución de los caimanes adultos reproductores durante la primera estación (1998 – 1999)

Laguna (N°)	N° de Machos	N° de Hembras	N° Total
1	1	1	2
2	2	3	5
3-4	1	1	2
5	1	2	3
6	1	2	3
7 y 8	3	4	7

Esta redistribución se realizó con la intención de evaluar las diferencias en los comportamientos de los machos y hembras de caimán del Orinoco de acuerdo a la disponibilidad de parejas y territorios reproductivos, así como para comparar el éxito reproductivo de los diferentes individuos ubicados en las lagunas. Con esta nueva distribución de los animales adultos se intentó comparar los aspectos reproductivos desarrollados por estos al encontrarse conformando parejas, tríos y pequeños grupos y no grandes grupos como en el primer período, determinando así la distribución que optimice el éxito reproductivo de los animales, minimice accidentes y mortalidad entre estos y reduzca costos de manejo.

Es importante acotar que con la implementación de la nueva distribución de los animales durante el segundo período, se buscó reducir en lo posible los índices de infertilidad presentados por los huevos en años anteriores en la Agropecuaria, problemas de altas densidades por lagunas, así como los daños por heridas provocadas a los caimanes de menores dimensiones. Así pues, Los siete (7) caimanes que fueron ubicados juntos en la laguna N° 7-8, durante la segunda estación, resultaron los de menores tallas, de forma de reducir en lo posible los problemas de rivalidad antes mencionados.

En cada una de las lagunas y durante ambas estaciones reproductivas se construyeron montículos artificiales de arena, los cuales fueron utilizados para estimular a las hembras en la época reproductiva a realizar la puesta de los huevos. Dichos nidos artificiales consistieron en acumulaciones de arena de playa mezclada con arena de médanos (de forma de conferirles la consistencia necesaria para la puesta de los huevos), los cuales presentaron un diámetro variable entre 1.5 y 2 m (Ver Foto N° 4 en el Anexo Fotográfico) y una profundidad aproximada de 80 cm y fueron revisados cada tres días durante las estaciones de nidificación de forma de reponer la arena en caso de que ésta hubiera sido diseminada fuera de la zona de anidación tanto por las hembras como por los machos.

Dichos nidos artificiales variaron en lo que a número y ubicación se refiere en ambas estaciones, dependiendo básicamente del tamaño de las lagunas, del número de hembras capaces de anidar en cada una de las estaciones y a que durante la primera estación no se pudieron realizar mejoras en este aspecto, dada la imposibilidad de conseguir arena para la realización de nuevos nidos y a que dos de las lagunas se encontraban fuera de servicio. Durante la primera estación fueron doce (12) los nidos instalados, y durante la segunda, dieciocho (18), ya que las dos nuevas lagunas se encontraban activas y existían mas hembras en ellas.

En la tabla N° 5.4 se resume el número de nidos por estación y por laguna que fueron implementados para este trabajo:

Tabla N° 5.4

**Número de nidos por laguna
Estaciones 1997-1998 y 1998 - 1999**

Laguna N°	Número de nidos	
	Estación 1997-1998	Estación 1998 -1999
1	1 (Nido 12)	2 (Nidos 17 y 18)
2	---	---

3-4	2 (Nidos 10 y 11)	2 (Nidos 15 y 16)
5	---	2 (Nidos 13 y 14)
6	---	3 (Nidos 10,11 y 12)
7-8	---	9 (Nidos 1,2,3,4,5,6,7,8 y 9)
5-7-8	9 (Nidos 1,2,3,4,5,6,7,8 y 9)	---
Total	12 Nidos	18 Nidos

Como puede observarse, las lagunas de mayores dimensiones y que albergaron en cada estación a un mayor número de caimanes presentaron igualmente un mayor número de nidos, como es el caso del sistema de lagunas 5-7-8 en la primera estación y la laguna 7-8 en la segunda. Las restantes lagunas presentaron un número de nidos variable entre 1 y 3.

La ubicación de los nidos artificiales en cada laguna se realizó tomando en cuenta el espacio disponible, la cercanía al agua y el posible acceso por parte de la hembra, evitando la ubicación de estos en zonas en las que las riberas de las lagunas tuvieran mucha pendiente.

5.1.3 Estudio del comportamiento reproductivo del caimán del Orinoco en las lagunas de reproducción

Se procedió a la construcción e instalación de zonas de observación y acceso a las diferentes lagunas de reproducción. Estas zonas de observación estuvieron conformadas por una pasarela de hierro para permitir el acceso a las lagunas desde tierra, con un cajón final de 1 x 1 m de base (Ver Foto N° 5 en el Anexo Fotográfico). Esta última porción de la pasarela fue la utilizada por el observador, colocándole un forro cobertor de color verde con aberturas en tres de los lados, lo cual permitió tener visibilidad de los animales, sin hacer tan evidente su presencia.

Aun cuando los caimanes objeto de estudio se encuentran acostumbrados a

la presencia humana, es posible que no todos los individuos presentaran la misma confianza frente a un observador, por lo que antes de comenzar los eventos de observación y toma de datos, se procedió a observar a los animales desde tres zonas de observación (pasarelas), así como zonas de observación portátiles o Hidings (Ver Foto N° 6 en el Anexo Fotográfico), durante períodos de tiempo variables entre 1 y 3 horas en las épocas no reproductivas de forma que se acostumbraran a la presencia del observador (observación informal). Durante esta actividad se determinaron variables importantes como picos de actividad, y se formularon hipótesis y procedimientos para analizar los datos obtenidos. Igualmente, este período de observación preliminar permitió afinar los métodos de observación y toma de datos (generación de planillas).

Se anticipó que aun utilizando los forros cobertores en las zonas de observación, los caimanes notarían la presencia del observador, debido a que para acceder al punto final de la pasarela, el observador debía recorrer aproximadamente 15 metros a través de ésta, lo que les permitía plena visibilidad a los caimanes, por lo que el comportamiento de estos dependió básicamente de su habituación al procedimiento.

Las horas invertidas en la observación del comportamiento de los caimanes fueron establecidas a priori, no habiendo dependido de la conducta presentada por estos. Se escogieron dos intervalos de tiempo distribuidos durante las 24 horas del día, abarcando los períodos de mayor actividad observados para la especie (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a y 1993 b), así como de los registrados durante el período de información informal. Estos fueron:

- Período 1 = 06:00 – 10:00
- Período 2 = 16:30 – 24:00

Esta selección estuvo referida a la mayor actividad de los caimanes registrada en años anteriores.

Se emplearon dos tipos de muestreo observacional (Martin y Bateson, 1986), como son el Muestreo Grupal (Scan Sampling) y el Muestreo Focal (Focal Sampling).

- El Muestreo Grupal, se implementó mediante la observación general de las conductas de los diferentes especímenes observables en el momento de la toma de datos, siendo realizado a intervalos regulares de tiempo y registrando algunas categorías de comportamiento. Los intervalos de tiempo en este tipo de muestreo fueron cortos y constantes, dependiendo en su mayor parte de la visibilidad de los individuos. Este muestreo generalmente presenta un problema y es el de que puede producir datos sesgados dado que exista uno o más animales en el grupo que sean más activos o conspicuos en su comportamiento. En virtud de lo anterior, se intentó homogeneizar en lo posible la toma de datos. El muestreo anteriormente descrito fue implementado al mismo tiempo que los muestreos focales, ya que aunque se estuviera registrando la actividad individual de un caimán determinado (muestreo focal), cada cierto tiempo se realizó un muestreo grupal, donde se tomó datos referentes a los comportamientos exhibidos por los distintos individuos que componían el grupo.

El muestreo grupal fue realizado con mayor intensidad y frecuencia en las lagunas 5,7 y 8 durante la primera estación reproductiva y en la laguna 7-8 en la segunda estación ya que se encontraban conectadas entre sí y contaron con los "grupos" de caimanes como tal, mientras que fueron invertidas menos horas en las restantes lagunas ya que solo se encontraban parejas y tríos de caimanes.

El número de horas empleadas en el tipo de muestreo grupal fue de 340 por estación reproductiva, lo que hizo un total de 680 horas entre las dos estaciones reproductivas analizadas. Estas horas de observación fueron repartidas en 2 intervalos de 6 horas (diurnas - crepusculares y nocturnas) cada uno durante un período de 30 días. Los 30 días se distribuyeron en los 5 meses (Octubre - Febrero) que duró la estación reproductiva (excluyendo el período de incubación) del caimán del Orinoco.

- El Muestreo Focal, a diferencia del muestreo antes descrito, consistió en el seguimiento, de un espécimen en particular, registrando en forma continua su comportamiento. El número de horas a emplear en el tipo de muestreo antes descrito fue de 336 horas en la primera estación y 349 en la segunda, lo que hizo un total de 685 horas entre las dos estaciones reproductivas analizadas. Estas horas de observación fueron repartidas en 10 intervalos de 2 horas (diurnas y crepusculares) cada uno por cada caimán adulto. Las horas se distribuyeron en los 5 meses (Octubre - Febrero) que duró la estación reproductiva (excluyendo el período de incubación) del caimán del Orinoco. El espécimen a ser evaluado fue escogido previamente a la sesión de toma de datos, lo cual fue posible gracias al reconocimiento de marcas distintivas de su anatomía (por lo general en la cabeza o cola) o color. Dado que los caimanes objeto de estudio se encuentran en un medio acuático y que en cualquier momento pueden desaparecer momentáneamente o por largos períodos de tiempo bajo el agua, el registro o toma de datos se detuvo una vez se perdió de vista al animal, hasta que este volvió a hacerse visible. Estos intervalos de tiempo en los que no se pudo observar al animal son denominados "Time Out" y fueron restados en el cálculo final del tiempo total de observación.

Para ambos tipos de muestreo, se establecieron procedimientos y fueron implementados conceptos indispensables a la hora de la toma y procesamiento de los datos. Estos se enumeran y describen a continuación:

a) Descripción del comportamiento:

- Estructura: analizado como el patrón temporal del comportamiento. Fue descrito en términos de los movimientos o posturas de los individuos
- Consecuencia: Son los efectos que causan los comportamientos o movimientos y posturas antes mencionados sobre el resto de los componentes del grupo o sobre la pareja.

b) Establecimiento y definición de categorías

Debido a que la mayoría de los comportamientos realizados por esta especie de crocodílido son conocidos, reportados y estereotipados, la categorización de los comportamientos se realizó con base en esos reportes para ésta y otras especies de crocodílidos, de forma de permitir agilizar y simplificar la toma de datos comportamentales. Este establecimiento de las categorías fue complementado con las observaciones preliminares del comportamiento de esta especie en cautiverio

c) Tipos de medición realizadas

- Frecuencia: correspondió al número de veces que un comportamiento fue registrado durante un intervalo de tiempo determinado (N° total de ocurrencia)
- Duración: correspondió al tiempo transcurrido entre que comenzó el comportamiento hasta que terminó.
- Intensidad: correspondió a la intensidad con que se presentó el

comportamiento. Ejemplo: despliegue, persecución o agresión de un animal a otro.

- d) Toma de datos: Para la toma de datos y de acuerdo a varios de los pasos previos antes descritos, como fueron las observaciones preliminares y la consulta bibliográfica correspondiente a los comportamientos desplegados por esta y otras especies de crocodílidos, se generaron hojas o listas de chequeo, las cuales consistieron en tablas con los comportamientos usuales tabulados y las variables temporales (frecuencia, duración e intensidad) marcadas. Adicionalmente, se dejaron columnas en blanco (sin categorizar) de forma de adicionar posibles nuevos comportamientos o comportamientos no usuales.

Para los dos tipos de muestreo observacional antes descritos fue necesario identificar inequívocamente a los caimanes. Esta tarea fue más sencilla en el segundo período en el que los animales se encontraron distribuidos por parejas o tríos durante el primer período dado que igualmente los animales se encontraron conformando parejas. Esto se debe a que el macho y la hembra son fácilmente diferenciables (Ver Fotos N° 7 y 8 en el Anexo Fotográfico); por otra parte, durante el primer período, en las lagunas conectadas (5,7 y 8), y en el pequeño grupo mantenido en las lagunas 7-8 durante la segunda estación, la identificación de los especímenes resultó difícil en algunos casos, dado que aun cuando cada animal tiene asociado un número de serie (placa metálica o plástica) en la pata y otro en las escamas de la cola, éstas son poco o nada distinguibles en el agua y su identificación dependió de marcas (peleas o deformaciones) o coloraciones distintivas del cuerpo (Ver Foto N° 9 en el Anexo Fotográfico).

Para la identificación de los caimanes y el estudio de su comportamiento fueron realizadas observaciones a simple vista, así como por medio del uso

de un par de binoculares NIKON 10 x 50 y un telescopio BAUSCH y LOMB 20 x 60 (dependiendo de la distancia a la que se encontraban los caimanes en cada laguna).

Cabe destacar que para la realización de muestreos grupales y comportamentales en horas nocturnas, fue utilizada una batería de automóvil y un faro piloto. Cuando se implementó esta técnica, se intentó interferir lo menos posible en las actividades reproductivas de estos animales, alumbrando en las zonas cercanas a estos y no directamente a los animales. Durante los muestreos focales, no fue implementada esta técnica dada la imposibilidad de identificar y seguir al caimán en esas horas.

5.1.4 Aspectos del comportamiento a ser analizados en las lagunas de los caimanes reproductores (adultos)

a) Etograma

Como primer paso en la descripción de los aspectos comportamentales del caimán del Orinoco en cautiverio, se procedió a generar un "Etograma" (Catalogo de pautas) para la especie, lo que permitió explicar ciertos aspectos de la biología reproductiva de esta especie.

El etograma consistió en la nominación y clasificación de cada una de las pautas comportamentales presentadas en cautiverio por el caimán del Orinoco y que se encuentren relacionadas con su reproducción, siendo posteriormente descritas y cuantificadas en términos de frecuencia.

Dicho etograma permitió recolectar en forma más eficiente los datos correspondientes a cualquier aspecto de la reproducción de los caimanes en cautiverio.

b) Registro del comportamiento y toma de datos

Los comportamientos a ser registrados fueron los siguientes:

- Comportamiento de segregación que sugiriera territorialidad durante la época reproductiva: se registraron los eventos de competencia por los territorios reproductivos, observando las relaciones macho – macho, hembra - macho y hembra – hembra. Igualmente se tomaron datos referentes a la duración de dicho comportamiento.
- Cortejo: se observaron y registraron los despliegues y claves (acústicas, visuales, táctiles y olfatorias) desplegadas por los machos y las hembras en cada laguna para poder establecer posibles diferencias según las distribuciones a las que fueron sometidos. Igualmente se tomaron datos referentes a la duración de dicho comportamiento.
- Cópula: se observaron y registraron los eventos de cópulas en cada una de las lagunas, tomando datos sobre la forma en que se produjo (macho o hembra arriba), el tiempo empleado por cada pareja de caimanes y el período abarcado en cada estación reproductiva.
- Nidificación: se registraron los eventos de nidificación en cada una de las lagunas, analizando los siguientes aspectos:
 - Competencia de las hembras por las zonas de anidación (jerarquía). Para esto, se analizaron las posibles pautas a presentarse como agresión, desplazamiento u otro despliegue realizado por éstas, a la hora de competir por los nidos artificiales.
 - Construcción del nido (tamaño, profundidad, tiempo invertido, forma de construcción)

- Puesta de los huevos y cobertura del nido (comportamiento y tiempo invertido).
- Cuido parental: Se realizó una descripción del comportamiento de protección de las nidadas de las hembras que anidaron en cada una de las lagunas (primeras 24 – 48 horas después de la puesta), en referencia a posibles depredadores como son: humanos, hembras y machos de caimán, así como a matos de agua y garzas, muy comunes en las lagunas de reproducción.

5.2 Aspectos reproductivos a ser analizados en el laboratorio

Una vez finalizada la época de anidación por parte de las hembras, se procedió a la extracción de los huevos de cada nidada para trasladarlos a la incubadora artificial, con la intención de optimizar el proceso de incubación, así como de prevenir posibles pérdidas de huevos por depredación.

Es necesario acotar que una vez llegado el mes en que las hembras ponen los huevos, se procedió a revisar los nidos periódicamente (una vez al día), de forma de coleccionar los huevos. Para esto, se observaron a las hembras que posiblemente habían puesto dado que éstas permanecen en el agua muy cerca de los nidos y su abdomen se nota menos abultado.

En los casos en que fue posible, se capturó a la hembra que se encontraba cuidando el nido de forma de impedir la agresión por parte de ésta al coleccionar los huevos. En los casos en que no pudo capturarse a la hembra, se procedió a mantenerla alejada del nido por medio del uso de varas de madera de 3 m de longitud. Una vez controlada la hembra, se ubicó la nidada escarbando con la mano.

Al encontrar los huevos, estos fueron extraídos y marcados con una equis en la zona superior, colocándolos posteriormente y con la misma orientación que tenían en el nido en una cava de anime con arena fresca. Para el marcaje de los huevos se utilizaron creyones de cera o grafito.

Los huevos fueron colectados siguiendo una serie de recomendaciones reportadas en la bibliografía (Webb et al., 1977d; Ferguson, 1985) por diferentes expertos en la materia, así como por centros exitosos en lo que a zootecnia de crocodílidos se refiere a nivel mundial. Entre estos se tomaron en cuenta:

- Realizar la colecta antes de 48 horas de haber sido desovados los huevos en el nido
- Uso de cavas de anime o poncheras plásticas para la ubicación de los huevos al ser colectados y su posterior traslado a la incubadora artificial
- Proteger a los huevos de los rayos directos del sol
- Realizar la colecta en las horas más frescas del día (6:00 a.m. ó 5:00 p.m.)
- Mantener la orientación y ubicación exacta del huevo encontrada en el nido cuando son estos trasladados a la ponchera o cava.
- Identificación del número del nido y de la hembra

Una vez colectados los huevos y habiéndolos trasladado a la zona de incubación e instalaciones de la Agropecuaria, se registraron los siguientes datos:

- Huevos: Se tomaron medidas (largo y ancho) de 5 huevos elegidos (Ver Foto N° 10 en el Anexo Fotográfico) en forma aleatoria, así como su peso y número por nidada colocada, anotando la fecha de recolección, el nido y la hembra a los que pertenecían, así como la estación reproductiva.

- Se registró el tiempo de incubación de los huevos (desde la recolección hasta la eclosión de estos) en la incubadora artificial (Thorbjarnarson, 1997; Thorbjarnarson y Hernández, 1993 b).
- Se registraron las fechas de eclosión de los huevos o nidadas completas (en caso que así sea).
- Se registraron los datos relativos al número de huevos viables (produciendo crías), no viables o con otras características en cada nidada.
- Se tomaron las medidas (largo total) y peso de los neonatos
- Se analizaron las siguientes relaciones:
 - Tamaño de la hembra (L.T en cm.) vs Tamaño de la Nidada (N° de Peso de los Huevos (gr.) vs Tamaño de los huevos (L.T en cm.)
 - huevos)
 - Tamaño de la hembra (L.T en cm.) vs Tamaño de los huevos (L.T en cm.)
 - Peso de la Hembra (gr.) vs Peso de la Nidada (gr)
 - Peso de la Hembra (gr.) vs Peso de los Huevos (gr.)
 - Tamaño de la Nidada (N° de huevos) vs Tamaño de los huevos (L.T en cm.)
 - Tamaño de la Nidada (N° de huevos) vs Peso de los huevos (gr.)
 - Tamaño de la Nidada (N° de huevos) vs Peso de la Nidada (gr.)
 - Hembra vs % de fertilidad
 - Tamaño de la hembra (L.T en cm.) vs Tamaño de las crías (L.T en cm.)
 - Peso de la Hembra (gr.) vs Peso de las crías (gr.)

Así mismo, se analizaron estadísticamente:

- Peso de los huevos (gr.) vs Peso de las crías (gr.)
- Peso de los Huevos (gr.) vs Tamaño de los huevos (L.T en cm.)
- Tamaño de las crías (L.T en cm.) vs Peso de las crías (gr.)
- Tamaño del Macho (L.T en cm.) vs Tamaño de las crías (L.T en cm.) (*)
- Peso del Macho vs Peso de las crías (gr.) (*)

(*) En el caso de los machos, las relaciones se analizaron únicamente durante el segundo período de estudio (1998 – 1999) y en las 4 lagunas en las cuales se conoció con seguridad que el macho allí presente fue el progenitor de las crías, ya que en la primera condición (1997-1998), se desconoció este hecho, dado que casi la totalidad de los animales se encontraban en la misma laguna.

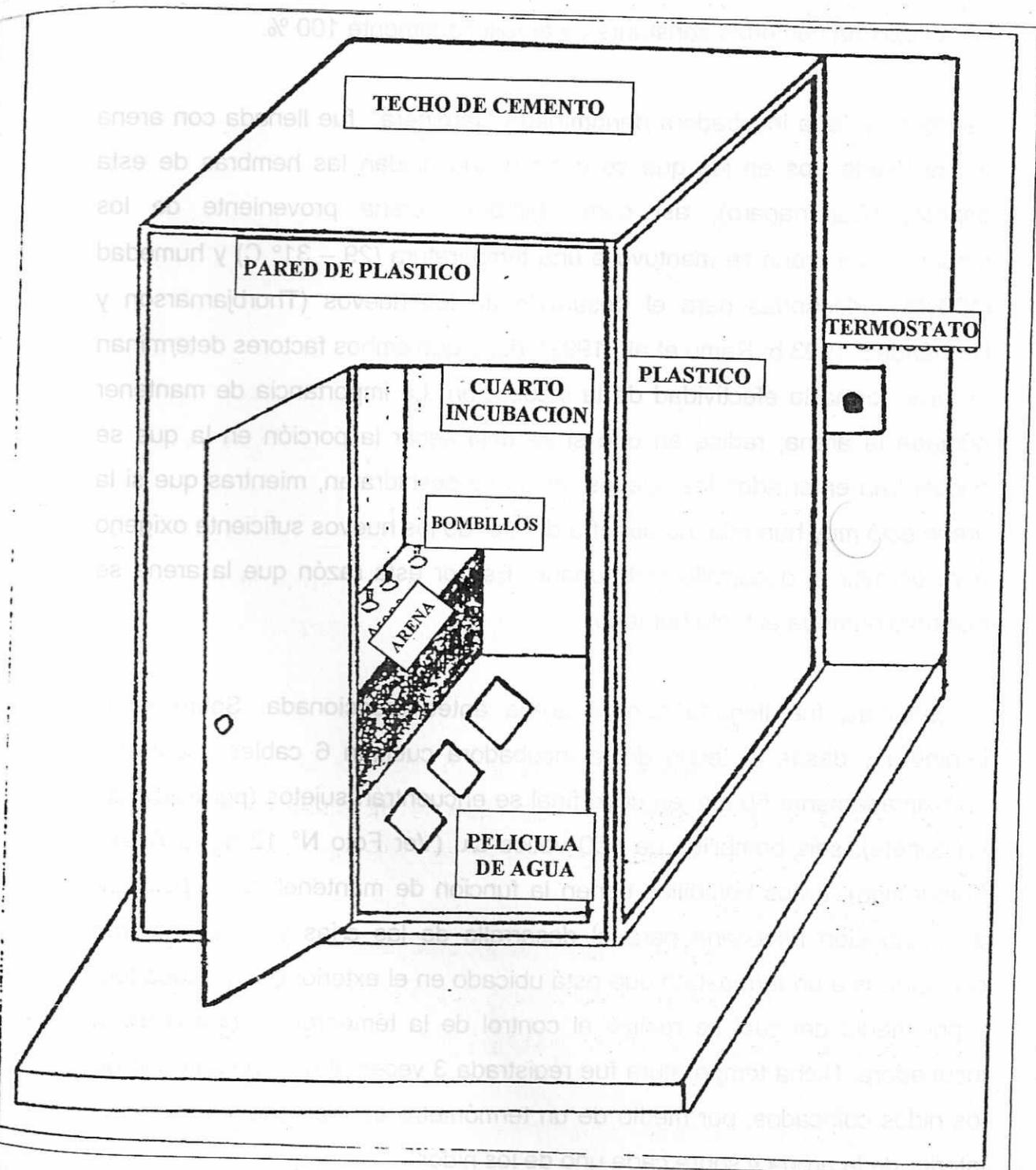
5.3 Incubación artificial y neonatos

5.3.1 Incubadora

Para el cumplimiento de parte de los objetivos de este estudio, la incubadora constituyó una herramienta imprescindible ya que en ella fueron incubados los huevos colectados en ambas estaciones. La profundidad a la cual fueron enterrados los huevos fue estimada según la bibliografía reportada, utilizando un promedio de 55 a 60 cm de profundidad.

La incubadora estuvo conformada por una estructura de metal de aproximadamente 5.2 metros de largo por 2 metros de ancho y 3 metros de alto, recubierta por un plástico grueso y dividida en dos sectores (ver figura N° 5.2). Uno de ellos alojó a los huevos y presentó forma de jardinera (de cemento), de 5.2 m de longitud y 1 m de ancho, por 1 m de profundidad. La

Figura N° 5.2
Incubadora



otra porción es la constituida por la base de la incubadora o suelo, la cual estuvo normalmente cubierta de una lámina de agua de aproximadamente 10 cm de altura (Ver Foto N° 11 en el Anexo Fotográfico), con lo cual se garantizó una humedad constante de aproximadamente 100 %.

La porción de la incubadora denominada "Jardinera", fue llenada con arena traída desde ríos en los que se conoce que anidan las hembras de esta especie (Capanaparo), así como también, arena proveniente de los médanos. La arena se mantuvo a una temperatura (29 – 31° C) y humedad (100 %) adecuadas para el desarrollo de los huevos (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 b; Ramo et al., 1992), dado que ambos factores determinan en gran forma la efectividad de la incubación. La importancia de mantener húmeda la arena, radica en que si se deja secar la porción en la que se encuentran enterrados los huevos, estos se deshidratan, mientras que si la arena está muy húmeda, no penetra dentro de los huevos suficiente oxígeno para permitir el desarrollo embrionario. Es por esta razón que la arena se mantuvo húmeda al tacto humano.

La jardinera fue llenada con la arena antes mencionada. Sobre dicha jardinera y desde el techo de la incubadora cuelgan 6 cables separados aproximadamente 50 cm, en cuyo final se encuentran sujetos (por medio de un zocate), seis bombillos de 150 vatios c/u (Ver Foto N° 12 en el Anexo Fotográfico). Estos bombillos tienen la función de mantener la temperatura de incubación necesaria para el desarrollo de las crías y se encuentran conectados a un termostato que está ubicado en el exterior de la incubadora y por medio del cual se realizó el control de la temperatura interna de la incubadora. Dicha temperatura fue registrada 3 veces al día en cada uno de los nidos colocados, por medio de un termómetro de mercurio inserto en el interior de la arena y sobre cada uno de los nidos.

Entre cada uno de los nidos colocados en la incubadora se dejó un espacio libre de aproximadamente 20 cm., con la intención de poder controlar por medio del tacto manual, a diferentes profundidades, la humedad presente en la arena, así como la temperatura del nido.

Es conocido (Joanen, 1982) que la temperatura a la cual son incubados los huevos puede determinar el sexo de las crías de los crocodílidos (por lo menos en 8 especies hasta el momento) y aunque no se tienen estudios específicos sobre como afecta este parámetro al caimán del Orinoco, se estima que el efecto sea el mismo que para las restantes especies (Joanen, 1982).

Es por esta razón que se procedió a mantener la temperatura en los puntos intermedios (29 –31° C), de forma de evitar en lo posible, realizar ningún sesgo hacia cualquiera de los dos sexos. La temperatura se registró tres veces al día durante todo el período de incubación (08:00 y 20:00). Para esto, se utilizaron termómetros digitales o manuales (Ver Foto N° 13 en el Anexo Fotográfico).

Durante ambas estaciones reproductivas, se esperó 78 – 80 días después de la puesta del primer nido (período de incubación promedio de la especie), antes de proceder a revisar los nidos. Posteriormente a dicho período, se visitó 2 ó 3 veces diarias cada uno de los nidos hasta escuchar la llamada de las crías.

5.3.2 Eclosión de los huevos, medición y marcaje de los neonatos

A partir del día 78 de incubación, se chequeó cada nidada de forma de observar si los neonatos de caimán estaban listos para salir del huevo. Para esto, se procedió a dar pequeños golpes suaves en la capa de arena que se

encuentra sobre los huevos y a colocar la oreja cerca del nido de forma de escuchar las respuestas de las crías. En caso de estar listas para salir, éstas emitieron un llamado característico claramente audible para el oído humano. Por lo general, no todas las crías se desarrollaron con la misma velocidad por lo que debieron dejarse los huevos en el nido hasta que se escucharon los llamados de la mayoría de las crías, de forma de no correr el riesgo de abrirlos antes que hubieran cumplido el tiempo natural de incubación.

Una vez listas las crías, se procedió a sacar los huevos y ayudarlas a salir de estos, rompiendo suavemente la cascara del huevo que para entonces se encontraba muy blanda y agrietada. Seguidamente, se ayudó a la salida de los pequeños caimanes. Posteriormente, fueron colocados en una ponchera grande con un pequeño fondo de arena (Ver Foto N° 14 en el Anexo Fotográfico).

Pasado dos días, se procedió al secado del ombligo por medio del uso de mertiolate o rifocina (Ver Foto N° 15 en el Anexo Fotográfico), a la toma de medidas (uso de una regla de 1 m) de longitud (Ver Foto N° 16 en el Anexo Fotográfico) y peso de la cría utilizando una balanza manual (Ver Foto N° 17 en el Anexo Fotográfico), para una vez finalizado esto, realizar el marcaje de las crías, utilizando una placa metálica la cual se le coloca al animal en la membrana interdigital con la ayuda de una pinza (Ver Foto N° 18 en el Anexo Fotográfico).

5.4 Análisis de los resultados obtenidos

Los resultados fueron analizados de diferentes formas, dependiendo de si son cuantitativos o cualitativos. Para la clasificación y descripción de los comportamientos presentados en los diferentes aspectos reproductivos fue realizado un etograma en el cual se incluyó la descripción de todas las

pautas comportamentales de los caimanes tanto machos como hembras. Dicho etograma incluyó pautas referentes a la competencia (por territorio y pareja), las claves utilizadas en el cortejo, la cópula, la nidificación y el cuidado parental de los huevos.

Las posiciones o rangos jerárquicos de los machos y las hembras fueron establecidos a partir del número de veces que un individuo identificado desplazó a otro individuo también identificado dentro del grupo, construyéndose matrices de dominancia en las que se sumaron el total de interacciones agresivas realizadas por cada individuo sin tener en cuenta el grado de intensidad de las mismas.

Los datos recabados durante los episodios de cortejo y cópula, fueron analizados por medio de tablas de contingencia $N \times N$, y Test de Correlaciones (Pearson) y Análisis de Componentes Principales.

En el caso de los aspectos referentes a la anidación, fueron utilizadas tablas de contingencia para el análisis de competencia de las hembras por las zonas de nidificación, realizando igualmente matrices de dominancia. En el caso del análisis referentes al tamaño de la hembra y el macho con respecto al de los huevos y la nidada, se aplicaron Tests de Correlación determinados por el tamaño de la muestra y la distribución de los valores obtenidos (distribución normal o no), así como T-Student.

El cuidado parental fue analizado en forma descriptiva. Por otra parte, el resto de los análisis como son los índices de eclosión y fertilidad de los huevos, fueron reportados en forma de porcentajes (%) de ocurrencia.

CAPITULO VI. RESULTADOS

6.1 Implementación de los "Muestreos observacionales"

Se emplearon un total de 1.365 horas de observación durante ambas estaciones reproductivas. Dichas horas fueron distribuidas a priori (previo al inicio de cada estación analizada) entre las lagunas de observación, de acuerdo al número de individuos presentes en cada laguna y al tipo de muestreo que fue implementado. Así pues, en la Tabla N° 6.1 se muestra un resumen de las horas empleadas en cada estación reproductiva y por cada laguna.

Tabla N° 6.1
Horas invertidas por tipo de muestreo. 1ª y 2ª Estaciones analizadas

Laguna (N°)	N° horas 1997 - 1998		N° horas 1998 - 1999		Total
	M. Grupal	M. Focal	M. Grupal	M. Focal	
1	40	40	40	60	180
2	---	---	20	20	40
3-4	40	40	40	40	160
5	---	---	40	60	100
6	---	---	40	60	100
7-8	---	---	160	120	280
5-7-8	260	260	---	---	520
Time Outs	---	4	---	11	15
Total Horas	340	336	340	349	1.365

Como puede observarse, se implementaron un total de 340 horas de Muestreo Grupal en cada estación, así como 336 y 349 horas de Muestreo Focal en la estación 1997 - 1998 y en la 1998 - 1999 respectivamente.

Igualmente, se observa que durante la primera estación reproductiva (1997-1998), ambos muestreos se centraron en el conjunto de lagunas comunicadas y denotadas como 5-7-8, ya que en ellas estaban ubicados el

mayor número de caimanes (15) pues se encontraban bajo la distribución de "Agrupados", habiéndose implementado 320 horas en dichas lagunas, mientras que en las dos restantes lagunas como son la N° 1 y la N° 3, en las que se encontraban ubicadas dos parejas de caimanes adultos jóvenes o sub – adultos (todavía por determinar para ese momento del estudio), las horas invertidas fueron 40 en cada una.

Por otra parte, se puede observar que durante la segunda estación reproductiva analizada (1998-1999), las horas invertidas en cada laguna se encontraron más equitativamente distribuidas, ya que en dicha estación, todas las lagunas presentaban parejas, tríos o pequeños grupos de caimanes y por lo tanto la inversión en tiempo para cada uno de los muestreos implementados fue similar. Es de notar que en esta estación, las 8 lagunas se encontraron habilitadas para el mantenimiento de los caimanes reproductores, siendo el conjunto de las lagunas comunicadas 7-8, el que presentó una mayor densidad de animales y por ende de inversión en lo que a tiempos de observación se refiere (160 y 120 horas). Las restantes lagunas presentaron tiempos de inversión variables entre 40 y 60 horas en dicha estación.

En esta primera estación, las lagunas N° 2 y 6 no mantuvieron caimanes ya que se encontraban en un estado de deterioro avanzado y por ende podrían haber presentado problemas de escapes de los animales que allí se hubieran ubicado.

Los bajos valores correspondientes a las 20 horas invertidas durante la implementación de cada tipo de muestreo sobre la laguna 2 se deben a que en esta laguna y durante dicha estación reproductiva, se mantuvieron 5 caimanes jóvenes o sub – adultos (ingresados en la Agropecuaria durante el segundo período reproductivo analizado), los cuales por medio de

observaciones preliminares, no realizaron despliegues de territorialidad y cortejo con la frecuencia e intensidad con que lo hicieron los animales adultos ubicados en las restantes lagunas y que constituían el objetivo principal de este estudio, por lo que se decidió invertir un menor número de horas en los animales de dicha laguna.

Cabe destacar que en ambas estaciones reproductivas, de las 340 horas invertidas en los muestreos grupales en cada, una, 60 de ellas fueron efectuadas en horas nocturnas y 280 en horas diurnas.

6.2 Correlación entre el tamaño y peso corporal

Se analizaron las dimensiones corporales de machos y hembras de caimán del Orinoco en Puerto Miranda, para determinar si el peso y la longitud corporal de los caimanes se encontraban correlacionadas estadísticamente. Para esto, se agruparon los adultos, por sexo y se les realizó el test estadístico (Correlación) de forma de observar a que nivel se encontraban asociados la longitud total con el peso de los animales.

En la Tabla N° 6.2 se muestran las dimensiones corporales tanto en longitud total como en peso presentadas por los machos y hembras de caimán del Orinoco mantenidos en la Agropecuaria.

Tabla N° 6.2
Características morfométricas de los machos de caimán del Orinoco presentes en la Agropecuaria Puerto Miranda

Macho	Longitud (cm.)	Peso (gr.)
A	406	369
B	401	351
C	382	343
D	368	320

E	342	302
F	296	239
G	267	231
H	262	197
I	212	121
J	195	89
K	193	92
Media	302,182	241,273
Desv Estandard	82,014	105,164
C.V %	27,141	43,587
Correlación	$r = 0,99 / p = 4.28 \times 10^{-9} / g.l = 9$	

Entre los machos utilizados en este estudio, las longitudes totales variaron entre 193 y 401 cm, habiendo sido el promedio de 302 cm, mientras que el peso total varió entre 89 y 369 kg. Siendo el promedio de 240 Kg.

Es posible obtener la correlación entre tamaño y peso mostradas en la Tabla N° 6.2, además de los estadísticos elementales (media y Desv. Stand), y el coeficiente de variación para ambas variables, tamaño y peso por medio del cual, es posible comparar la variación entre estas dos variables. Se puede decir que la variación es mayor para el peso (C.V = 43 %) y menor para la longitud total (C.V = 27 %).

En el caso de las hembras, los resultados obtenidos indicaron igualmente una correlación existente entre ambos parámetros morfométricos. Así pues, en la Tabla N° 6.3, se muestran las dimensiones corporales presentadas por cada una de las hembras adultas en Pto. Miranda.

Tabla N° 6.3
Características morfométricas de las hembras de caimán del Orinoco presentes en la Agropecuaria Puerto Miranda

Hembra	Longitud (cm.)	Peso (gr.)
1	319	211
2	308	201
3	301	187
4	290	181

5	283	166
6	283	161
7	279	154
8	277	140
9	267	131
10	263	131
11	251	129
12	165	50
13	172	53
14	204	63
Media	261,57	139,85
Desv Estandard	48,10	52,51
C.V %	18,39	37,54
Correlación	$r = 0,97 / p = 1.16 \times 10^{-9} / g.l = 12$	

El valor de los Coeficientes de Variación indica que las medidas de peso son más variables que las de longitud. También en este caso (hembras), existe una fuerte correlación positiva entre peso y tamaño.

Como puede observarse, tanto para machos como para hembras el peso guarda una estrecha correlación positiva con la longitud. La regresión lineal da valores para correlación longitud - peso de 0.99 para los machos y de 0.97 para las hembras.

6.3 Dimorfismo sexual

Aun cuando al inicio de este trabajo y durante la descripción de los objetivos específicos de este, no se contempló el evaluar el dimorfismo sexual de los caimanes mantenidos en la Agropecuaria, se decidió realizar un ejercicio de medición de los adultos allí mantenidos y una posible estimación de dicho dimorfismo, tomando en cuenta el análisis realizado en el aparte anterior (6.2).

Esto se debe a que dicho aspecto de la reproducción en esta y otras especies de crocodílidos influencia marcadamente los distintos aspectos reproductivos analizados en este trabajo, como son la territorialidad reproductiva, el cortejo y la cópula, así como la anidación por parte de las hembras.

Se pudo observar una tendencia de los machos a ser mayores tanto en longitud total como en peso que las hembras, denominándose a esto, "Dimorfismo Sexual asociado al Tamaño" (DSAT).

Tomando los datos mostrados en las tablas antes mencionadas, se pudo estimar el índice de dimorfismo sexual (DSAT), por medio de la resta de las tallas y pesos promedio de ambos sexos y su posterior división entre la mayor talla, en este caso del macho denominado como **A** (Ayarzagüena, comunicación personal). Así pues, el índice de dimorfismo entre los caimanes de Puerto Miranda fue calculado utilizando tanto la talla (longitud total en cm.) como el peso de los caimanes (peso total en gr.), por lo que según el caso, el DS vendría dado por las siguientes ecuaciones:

$$DS/Talla = 302 - 261 / 406 = 0,101 \text{ lo cual equivale al } 10,1\%.$$

$$DS/Peso = 240 - 140 / 369 = 0,271 \text{ lo cual equivale al } 27,1 \%$$

Como puede observarse, el valor de Dimorfismo Sexual depende de la variable con la cual es calculado. Usualmente, es la primera medida (longitud total), la utilizada en este tipo de cálculos, por lo que para el posterior análisis de los valores obtenidos, será dicha variable la utilizada, aun cuando se hará mención a la importancia del peso del animal durante la estación reproductiva.

6.4 Madurez sexual

Al igual que en el caso del dimorfismo sexual antes descrito, la madurez sexual no fue contemplada como uno de los aspectos reproductivos a ser analizado en este trabajo, dadas las restricciones de tiempo inmersas en la evaluación de dicho aspecto. Esto se debe a que es necesario un seguimiento constante desde el nacimiento del individuo hasta que este alcanza la edad reproductiva. Dicho seguimiento no fue realizado en este trabajo con los machos y hembras estudiados, ya que estos provienen de diferentes zonas de Venezuela (como se vió en el aparte de Materiales y Métodos) y se desconoce sus edades, así como también fue imposible realizar el seguimiento de los caimanes (machos y hembras) presentes en la Agropecuaria por razones de tiempo. Esto quiere decir que para poder evaluar el proceso en su totalidad, hubiera sido necesario realizar un registro de crecimiento y primera reproducción de cada uno de los caimanes, desde su nacimiento, lo cual probablemente pueda realizarse en el futuro con los caimanes sub-adultos (F1) mantenidos en la Agropecuaria Puerto Miranda y que nacieron allí entre los años 1991 – 1997, ya que se espera que serán estos los que conformen el pie de cría para la Agropecuaria en el futuro.

Tomando en cuenta la carencia de información antes mencionada, en este estudio se procedió a realizar un ejercicio estimativo de la talla y edad posible a la cual alcanzan la madurez los individuos de caimán del Orinoco, ya que algunos de los animales mantenidos en la Agropecuaria Puerto Miranda durante ambas estaciones analizadas, fueron considerados como aptos o no para la reproducción de acuerdo a su comportamiento.

Dicho ejercicio consistió en determinar de acuerdo a las tallas y pesos presentados en las tablas del aparte anterior (Dimorfismo Sexual), cuales

fueron los caimanes que estuvieron sexualmente activos en ambas estaciones analizadas.

Así pues, se pudo observar que los machos sexualmente activos variaron entre 406 y 212 cm de longitud total, pesando respectivamente 369 y 121 Kg.; mientras que las hembras sexualmente activas midieron entre 319 y 251 cm de longitud total, pesando estas 211 y 129 kg. respectivamente.

En el caso de los machos, todos los utilizados en ambas estaciones reproductivas, excluyendo los alojados en la laguna N° 2 durante la segunda estación (caimanes sub – adultos), realizaron despliegues de cortejo e intentos de cópulas.

Aun así, los machos H e I mantenidos en las lagunas N° 1 y 3 respectivamente durante la primera estación reproductiva, no fueron observados realizando una cópula efectiva, ya que las hembras los rechazaron en todos los intentos realizados, por lo que aun cuando su comportamiento induce a pensar que se había alcanzado la madurez sexual para ese momento, no se pudo conocer si se encontraban en capacidad de reproducirse o no.

Este hecho fue corroborado durante el análisis de la segunda estación reproductiva, donde dichos machos copularon una o más veces y con una o con diferentes hembras cuando fueron sometidos a la nueva condición de distribución (grupo de 7 animales). Durante dicha estación, se observó que esos dos machos se reprodujeron efectivamente, lo que induciría a pensar que alcanzaron la madurez sexual en ese período.

Esta aseveración no pudo ser confirmada totalmente durante el estudio realizado, ya que es posible que esos machos hubieran alcanzado la

madurez sexual durante la primera estación y que las hembras no les hayan permitido copular por no haber alcanzado la madurez sexual en esa estación o por razones comportamentales como podrían ser la preferencia de otros machos o la no atracción de las hembras por los despliegues realizados por los machos **H e I**.

En el caso de las hembras, se pudo observar que todas las que se encontraban en la gran laguna (5-7-8) durante la primera estación reproductiva estaban maduras sexualmente. Esto pudo corroborarse al observar que todas ellas realizaron despliegues de cortejo y copularon con uno o más machos en dicha estación. Esas hembras son denotadas en las distintas tablas mostradas en este trabajo con los números del **1** al **9** incluido.

A diferencia de esto, durante la primera estación, las dos (2) hembras que habían sido consideradas como adultas al inicio del proyecto y denotadas con los números **10** y **11**, no permitieron ser copuladas y pocas veces fueron cortejadas por los machos con ellas emparejadas en las lagunas N° 1 y 3.

Al igual que en el caso de los machos, estas dos hembras se reprodujeron exitosamente durante la segunda estación reproductiva (1998-1999) con uno o más machos, hecho el cual puede tener la misma significación que en el caso de los machos (que alcanzaron la madurez sexual para ese momento o que prefirieron a otros machos).

Durante la segunda estación reproductiva, todas las hembras numeradas desde el **1** al **11** (excluyendo a la N° 7, la cual fue trasladada a los EE.UU. en forma de intercambio), se aparearon con machos. Por otra parte, las hembras incluidas en el zocriadero durante la segunda estación y denotadas con los números **12,13** y **14**, las cuales fueron consideradas como sub-adultas y mantenidas en la Laguna N° 2, no realizaron despliegues de cortejo ni copularon con los machos (**J y K**) con los cuales se les agrupo.

6.5 Territorialidad y Cortejo (Catalogo de Pautas o "Etograma).

Durante ambos períodos de observación, se pudo notar que los despliegues territoriales (intrasexuales) y de cortejo (intersexuales), realizados por esta especie de caimán se encuentran íntimamente relacionados, presentándose por lo general en forma paralela y en muchos casos, asociados, habiéndose observado algunos despliegues que presentaban ambas funciones (territorialidad y cortejo). Así pues, aunque en los apartes siguientes, se analizarán en forma separada (intensidad y frecuencia) cada uno de los despliegues que serán descritos en el Etograma o Catálogo de Pautas, estos presentan funciones asociadas entre si.

Los comportamientos que se describen a continuación han sido catalogados como "Claves" y divididos de acuerdo a la forma de emisión y recepción de estos de la siguiente forma (Tabla N° 6.4).

Tabla N° 6.4
Clasificación de comportamientos de territorialidad reproductiva y cortejo observados

Comportamiento	Clave Acústica	Clave Visual	Clave Táctil
Emisión de rugidos	X		
Emisión de siseos	X		
Emisión de Gruñidos	X		
Géiser nasal (Geisering)	X	X	
Burbujeo	X		
Golpe en agua con boca abierta (Headslapping)	X	X	
Chasquido (Jawslapping)	X	X	
Emisiones dorsales sub-audibles	X	X	
Inflado del cuerpo		X	
Arqueo de la cola		X	
Movimiento lateral de la cola (Tail Wagg)			X
Roce de mandíbulas, cuello, flancos y cola			X

A continuación se describe cada uno de los comportamientos catalogados en la tabla anterior, haciendo referencia a la intensidad o frecuencia con la cual los implementaron machos y hembras en ambas estaciones.

- **Rugidos**

Consiste en el levantamiento de la cabeza del animal sobre el agua y la emisión de un rugido largo, el cual va disminuyendo en intensidad hasta cesar por completo (Ver Foto N° 19 en el Anexo Fotográfico).

Esta actividad fue realizada por todos los machos adultos, presentándose variaciones individuales asociadas a la distribución espacial a la que fueron sometidos los animales.

Fue realizado por los machos cuando estos se encontraban alejados del resto de los otros machos en alguna zona de las lagunas reproductivas; usualmente en lo que se pudo considerar como el territorio de despliegue y reproducción de dichos machos. Igualmente, este tipo de comportamiento fue realizado como uno de los pasos previos en la realización del "Golpe del agua con la boca abierta" (Headslapping), el cual será descrito más adelante.

Este comportamiento (emisión de rugidos) fue realizado frente a machos y hembras. En el primer caso, los machos lo realizaron cuando se encontraron solos y en aguas profundas o cuando se encontraban dos o más machos cortejando a la misma hembra. En el segundo caso, varios machos realizaron este tipo de comportamiento dirigido a hembras que no estuvieron dispuestas a ser cortejadas y copular. En estos casos, los machos realizaron persecuciones cortas sobre las hembras, arrinconándolas y emitiendo el rugido.

En el caso de las hembras, solo se observaron algunos episodios de rugidos por parte de estas, coincidiendo estos con el acercamiento y no aceptación de uno de los machos cortejantes, o con la delimitación de zonas de anidación. Al igual que en el caso de los machos, las hembras que realizaron más veces este tipo de comportamiento fueron las de mayor talla (1,2,3,4 y 5), mientras que las más pequeñas no fueron observadas realizándolo.

• **Gruñidos**

Consistió en la generación de un sonido gutural realizado sin abrir la boca y cuya duración usualmente fue mayor que en el caso del rugido. Por lo general, este comportamiento fue realizado durante peleas entre machos por acceso a una hembra o a un territorio reproductivo. Al parecer tiene una connotación de aviso o intimidación entre los componentes del grupo.

Al igual que en el caso anterior, la respuesta a dichos rugidos, varió de acuerdo al macho o hembra emisor y a los machos o hembras receptores, ya que por lo general, en el caso que el gruñido fuera realizado por machos pequeños (sin territorios reproductivos ni acceso frecuente a las hembras), los más grandes respondieron acercándose más todavía al emisor el cual por lo general tendió a alejarse; mientras que en los pocos casos en que fueron realizados por dos machos dominantes, uno de ellos tendió a alejarse o se realizaron pequeñas persecuciones, dos de las cuales terminaron en una pelea (mordiscos en los hocicos, patas y cola). Es importante acotar que ninguno de los machos de menor tamaño que realizó este tipo de comportamiento frente a otro macho de su misma talla generó una pelea posterior, respondiendo por lo general con el alejamiento de ambos animales sin mayores consecuencias.

Las hembras fueron poco propensas a realizar este comportamiento, habiendo sido en todos los casos de poca duración y sin desencadenar respuesta alguna entre los machos y hembras receptores.

- **Siseos**

Este comportamiento consistió en la realización de sonidos tipo "Siseo" con la boca cerrada, el cual varió en intensidad y frecuencia en los distintos casos en los que se registro, dependiendo de si los realizó un macho o hembra dominantes o subordinados. A diferencia de los dos casos anteriores, este comportamiento tendió a ser mas realizado por hembras que machos. Así pues, éstas utilizaron este comportamiento cuando se acercó otra hembra o macho, así como al incitar a los machos al cortejo y cópula. Lo mismo ocurrió en el caso de los machos, quienes implementaron dicho comportamiento cuando se aproximó otro macho al lugar en el que el emisor se encontraba como también durante el cortejo y cópula con una hembra.

- **Géiser nasal (Geisering)**

Este comportamiento consiste en la expulsión de agua y aire a través de la nariz del caimán (Ver Foto N° 20 en el Anexo Fotográfico). Por lo general es un sonido de poca magnitud y que solo puede ser escuchado a corta distancia, y al parecer se efectúa durante el establecimiento y defensa de territorios reproductivos.

Las hembras realizaron este comportamiento en algunos casos en que eran aproximadas por otro macho u otra hembra, aunque su frecuencia resultó menor que los siseos, lo que implica que podría ser utilizado para disuadir el acercamiento de un macho no deseado o incitarlo a la cópula.

Por otra parte, los machos que realizaron este comportamiento, siempre lo hicieron durante los episodios de defensa territorial, cortejo con las hembras, así como ante la presencia de los obreros que trabajan en la Agropecuaria y el personal que trabajo durante la realización de este estudio.

- **Burbujeo**

Consiste en la emisión de burbujas en la superficie del agua, las cuales son realizadas por machos o hembras del caimán del Orinoco. Para esto, ambos sexos proceden de la misma forma, la cual consiste en generar un pase de aire a través de la boca cuando esta se encuentra cerrada, cuando se encuentran en el agua (Ver Foto N° 21 en el Anexo Fotográfico).

Este comportamiento es por lo general realizado en el momento en que el caimán se encuentra ascendiendo a la superficie y podría tener un significado en el contexto sexual, ya que fue realizado cuando un animal emergía al lado de otro del sexo opuesto.

Este comportamiento fue realizado con más frecuencia por los machos que por las hembras, siendo los animales adultos de ambos sexos los más propensos a su realización en cada una de las estaciones reproductivas analizadas.

- **Golpe en agua con boca abierta (Headslap)**

Esta acción fue desarrollada únicamente por los machos y consistió en abrir la boca y golpear el agua con las mandíbulas abiertas a la vez que estas se cierran de forma de emitir un fuerte sonido que es detectable fuera del agua. Por lo general varió en frecuencia dependiendo del animal que lo realizó, constando entre un solo golpe o varios golpes (3 a 5). Este comportamiento

fue realizado en la mayoría de los casos en las orillas de las lagunas y menos veces en las partes profundas de estas.

Ahora bien, este comportamiento no se produjo en la Agropecuaria sin previo aviso del animal que lo llevaría a cabo, ya que fue precedido de otros comportamientos previos, procediendo de la siguiente forma:

Inicialmente el caimán adoptó la posición de "Cuerpo inflado" (la cual es descrita más adelante entre las claves visuales); posteriormente, colocó la cabeza en forma oblicua con respecto a la superficie del agua y arqueó la cola al mismo tiempo.

Una vez en esta posición, comenzó a mover la cola ligera o violentamente de un lado al otro (Movimiento de cola o Tail wag descrito en las siguientes páginas) y finalmente abrió la boca, realizando el antes mencionado Headslap, golpeando la superficie del agua con las mandíbulas abiertas y cerrándolas al hacer contacto con el agua (Ver Foto N° 22 en el Anexo Fotográfico). Una vez realizado el contacto con el agua, el animal comenzó a realizar rugidos en forma repetida que fueron disminuyendo en intensidad a medida que los realizó y que variaron entre 3 y 8. En algunos casos, los machos adultos procedían a realizar las vibraciones subauditivas del dorso (variables de 1 a 6 veces) antes de realizar el headslapping.

Una vez finalizado el comportamiento de headslapping, el macho generalmente permanecía inflado durante un período de tiempo variable entre 5 segundos y 3 minutos.

Fueron varias las respuestas desplegadas por los machos y hembras de caimán del Orinoco, cuando uno de ellos realizaba este comportamiento. Así pues, en la mayoría de los casos, los machos dominantes se acercaban al

emisor y en caso de ser otro macho, realizaron despliegues similares, si era igualmente dominante y persecuciones si eran subordinados, aun cuando dichas persecuciones pocas veces terminaron en contacto físico entre ambos animales.

Por otra parte, se registraron varios eventos en que los machos al oír los rugidos posteriores al headslapping realizaban vocalizaciones de rugidos, gruñidos y en algunos casos siseos.

Los machos subordinados por lo general se apartaban de los dominantes cuando eran estos los que realizaban el despliegue o se ignoraban en el caso que fueran otros machos subordinados.

En el caso de las hembras, éstas por lo general, independientemente de su estatus jerárquico dentro de las lagunas respondían de la misma forma, siseando, y alejándose ó acercándose al emisor, lo cual en muchos casos terminó en un evento de cortejo y cópula o en persecución de la hembra por parte del macho.

La respuesta más común a este comportamiento fue el acercamiento de un ejemplar del sexo opuesto, lo que induce a pensar que este comportamiento está incluido en el contexto de cortejo.

- **Chasquido (Jawclap)**

Este comportamiento consistió en el rápido golpeo de la superficie del agua con las mandíbulas como si estuvieran mordiéndola, el cual es similar al antes descrito y denominado golpe de mandíbulas, con la diferencia que no lleva precedido ninguno de los comportamientos realizados antes del headslapping.

Se piensa que la acción equivalente emitida por el *Alligator mississippiensis* puede ser oída a aproximadamente 200 m de distancia en el aire y más lejos en el agua (Vliet, 1989).

Por lo general fue realizado en los casos en que dos machos estaban próximos entre si y como señal de advertencia, ya que después de dicha acción, se dieron algunos episodios de persecuciones.

Durante el período de estudio se observaron pocas hembras realizando dicho comportamiento, y fue frente a la insistencia de dos machos que intentaron cortejarla y montarlas, así como también cuando dos o más hembras se encontraron en las cercanías de un mismo nido, intentando delimitar su zona de nidificación.

• Emisiones dorsales subaudibles

Este comportamiento fue realizado por los machos cuando se encontraban aislados en cierta zona de la laguna, seguramente con connotación de territorialidad o cuando se encontraban rivalizando por un territorio reproductivo como tal. En ambos casos, el macho tensa y hace vibrar los músculos que se encuentran en el dorso y los costados, creando vibraciones sobre el agua y levantándola a la altura del dorso. Esta vibración es prácticamente imperceptible para el oído humano (Vliet, 1989), pero es conducida a través del agua por medio de ondas que alcanzan distancias considerables y suficientes como para ser notadas por el resto de los individuos en las cercanías. Al realizar dichos movimientos dorsales, el agua sobre el dorso se eleva aproximadamente 5 a 30 cm sobre la superficie del agua. Según Vliet (1989), dicha señal acústica varía entre 10 y 12 Hz, propagándose largas distancias a través del agua.

Este comportamiento es repetido varias veces en la misma sesión de cortejo por parte del macho, siendo más intenso al inicio y decayendo a medida que transcurre el tiempo.

Fueron realizadas únicamente por los machos en las distintas lagunas y su frecuencia, al igual que en los comportamientos antes descritos varió dependiendo de la cantidad de machos que estuvieran alojados en la misma laguna y de la cercanía de estos.

Se considera que esta señal permite a las hembras, junto con los rugidos, localizar al macho durante la estación de cortejo, actuando como indicativo del estatus jerárquico de dicho macho (dominante o no).

- **Inflado del cuerpo**

Este comportamiento es realizado tanto por machos como por hembras de caimán del Orinoco. Así pues, en el caso de los machos, quienes totalizaron el mayor número de episodios de este tipo, puede ser realizado con carácter intimidatorio o asociado a tres comportamientos también descritos en este etograma como son el del "Arqueo de la cola", "Headslapping" y "Rugidos".

En relación a los machos y en el primer caso, el caimán inhala el aire e infla su cuerpo dando la apariencia de ser de mayor tamaño (Ver Foto N° 23 en el Anexo Fotográfico). Esto por lo general sucedió cuando se aproximaba al territorio de otro macho dominante o cuando se producía un encuentro entre dos machos en un lugar determinado de la laguna. Por otra parte, el inflado del cuerpo cuando era utilizado en el contexto de territorialidad y cortejo estaba asociado a los dos comportamientos mencionados en párrafos anteriores, a los cuales precedía. En estos casos se producía una secuencia

de comportamientos entre los cuales el inflado del cuerpo representaba el primer paso y el rugido, el último (después de haber realizado el arqueado de la cola y el Headslapping en pasos intermedios).

En el caso de las hembras, este comportamiento fue realizado con más frecuencia cuando se encontraban en presencia de otra hembra y rivalizando tanto por el acceso a un macho que se encontraba cortejando, como también por delimitación de zonas de anidación.

- **Arqueo de la cola**

Consiste en el levantamiento de la cola fuera de la superficie del agua a la vez que se levanta la cabeza y el dorso permanece sumergido (Ver Foto N° 24 en el Anexo Fotográfico). Este comportamiento fue llevado a cabo por el machos al estar frente a otro macho, siendo realizada con más frecuencia en los territorios de cada macho. Este comportamiento fue realizado con más frecuencia por los caimanes machos adultos y los machos subordinados lo realizaron muy pocas veces.

El arqueado de la cola, como fue mencionado en párrafos anteriores, constituye igualmente otro de los pasos previos a la realización del Headslapping por parte de los machos.

No se observó a ninguna de las hembras realizar este tipo de comportamiento durante la evaluación de ambas estaciones reproductivas.

- **Movimientos de la cola (Tail Wagging)**

Consistió en el movimiento lateral de la cola una vez esta era arqueada y se encontraba fuera del agua o a nivel de la superficie de esta. En la mayoría de

los casos, los movimientos fueron lentos y pausados, incrementándose en frecuencia e intensidad a medida que finalizaba el evento.

Al igual que en el caso anterior, este comportamiento fue únicamente desplegado por los machos en ambas estaciones reproductivas.

Igualmente al caso de las emisiones dorsales sub-audibles y el arqueado de la cola, este comportamiento se encontró en muchos casos, asociado al despliegue de tipo Headslapping. Por otra parte, también fue realizado en forma separada de este y por lo general con connotación de territorialidad, ya que en la mayoría de estos casos, los caimanes lo ejecutaron en presencia de otros machos en las cercanías.

- **Roce de mandíbulas, cuello y flancos**

Consiste en el roce de las mandíbulas, cuello y flancos de la posible pareja utilizando la mandíbula del animal que ejecuta el comportamiento (Ver Foto N° 26 en el Anexo Fotográfico).

Este comportamiento fue realizado tanto por machos como por hembras en la Agropecuaria. Por lo general, los machos de mayor jerarquía, al igual que las hembras lo realizaron con más frecuencia que los denominados como subordinados, posiblemente por que accedieron con mayor frecuencia a posibles parejas y realizaron un mayor número de cortejos.

Usualmente, este comportamiento fue implementado por los machos cuando estaba finalizando el cortejo hacia la hembra y después de haber realizado uno o varios de los comportamientos descritos anteriormente. La hembra por otra parte, procedió a realizarlo al inicio del cortejo y después de haber

realizado el comportamiento de siseo, pudiendo decirse que es el principal método de cortejo que utiliza la hembra sobre los machos.

- **Vueltas**

Consiste en la realización de vueltas por parte de ambos animales al unísono y en forma desordenada (Ver Foto N° 27 en el Anexo Fotográfico), durante las cuales y casi finalizando, uno de los dos animales se monta en el dorso del otro y se produce la cópula.

Este tipo de comportamiento fue realizado tanto por machos como por hembras. En ambos casos, el procedimiento fue igual, presentándose por lo general asociado al roce de mandíbulas y cuerpo descrito anteriormente y finalizando el evento de cortejo.

En la mayoría de los eventos registrados en la Agropecuaria, las hembras iniciaron este comportamiento.

6.6 Aspectos territoriales y rangos jerárquicos

Se analizó la frecuencia e intensidad con la cual interactuaron territorialmente los caimanes de ambos sexos en ambas estaciones reproductivas, de forma de determinar el sistema utilizado para establecer sus territorios reproductivos, así como la diferencia de dicho comportamiento al estar los animales agrupados o no.

Dicha territorialidad es generadora de rangos jerárquicos y de dominancia, donde los animales de mayor tamaño y agresividad (dominantes) establecen territorios con más frecuencia y de mayor tamaño que los animales más pequeños (subordinados), por lo que se pudo determinar los índices de

dominancia entre componentes de ambos sexos. Los eventos de territorialidad (interacciones de despliegue o agresivas entre individuos del mismo sexo por acceso a un territorio) resultaron variables en lo que a la época en que fueron realizados (Tabla N° 6.5).

Tabla N° 6.5
Cronología de eventos territoriales por mes y por estación

Sexo	ESTACION 1997-1998					
	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	PICO
Machos	7	29	33	61	17	28 Oct – 7 Dic
Hembras	0	2	9	18	34	21 Nov – 26 Dic
Sexo	ESTACION 1998-1999					
	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	PICO
Machos	0	9	37	53	19	21 Oct – 13 Dic
Hembras	2	7	7	18	29	14 Nov – 23 Dic

En la tabla se observa que en ambas estaciones los machos son más territoriales hacia Noviembre, mientras que las hembras se hacen más territoriales un mes más tarde.

Así pues, para los machos, resultó el mes de noviembre el de mayor actividad territorial en ambas estaciones, habiéndose producido en ese mes 61 (41%) de las 147 interacciones durante la primera estación y 53 (44 %) de las 118 interacciones durante la segunda. El segundo mes más activo para los machos en lo que a establecimiento de territorio se refiere fue el de octubre, aportando 33 (22%) en la primera estación y 37 (31%) en la segunda.

No fueron observadas diferencias en lo que a la cronología de realización de despliegues territoriales entre los machos dominantes y los subordinados se refiere.

En el caso de las hembras, diciembre resultó el mes de mayor actividad territorial, ya que este es el mes en el que la delimitación de las zonas de

nidificación alcanza un pico. Así pues, las hembras interactuaron territorialmente 34 (55%) veces en la primera estación y 29 (46%) en la segunda. El siguiente mes más activo territorialmente hablando para las hembras fue el de noviembre con 18 interacciones en cada estación y representando esto el 26% en la primera y el 29% en la segunda.

Al igual que en el caso de los machos, no fueron observadas diferencias en lo que a la cronología de realización de despliegues territoriales entre las hembras dominantes y los subordinadas.

Una vez analizada la cronología referente a las interacciones territoriales del caimán del Orinoco en Puerto Miranda, se procede a mostrar los resultados de las interacciones territoriales entre machos y hembras, generándose matrices de dominancia entre los componentes de cada grupo según la estación analizada.

- **Interacciones territoriales macho – macho y jerarquía de dominancia**

En el caso de la primera estación (1997-1998), se determinó el número de despliegues territoriales realizados por cada macho, generándose la matriz de dominancia resultante, donde se muestra en número de interacciones ganadas por cada uno de los machos con respecto al resto de los componentes de este sexo en el grupo.

En esta primera estación, la matriz de dominancia resultante proviene del análisis realizado para los caimanes machos ubicados en el sistema de lagunas 5-7-8, la cual incluyó a los machos denotados con las letras **A** a la **G** incluida, ya que los machos **H** e **I** se encontraban agrupados en forma de parejas con las hembras **N° 10** y **11** en las lagunas **N° 1** y **3** respectivamente.

De acuerdo a lo explicado en los párrafos anteriores, a continuación se muestra la matriz de dominancia resultante en dicha primera estación para los machos, obtenida a partir del análisis del número de interacciones agonísticas ganadas o perdidas de cada macho con respecto a los demás.

Tabla N° 6.6

Matriz de dominancia de las interacciones territoriales macho-macho (Lagunas 5-7-8). Primera estación reproductiva (1997-1998)

M/M	A	B	C	D	E	F	G	Total
A		4	2	1	0	0	0	7
B	11		1	1	0	0	0	13
C	9	1		0	0	0	0	10
D	13	3	4		0	0	0	20
E	16	2	4	1		1	0	24
F	11	7	3	1	0		0	22
G	16	7	6	2	3	2		36
Total	76	24	20	6	3	3	0	132

Nota: La tabla se lee en este sentido = ↙

Como puede observarse en la tabla anterior, los siete machos mantenidos en el sistema de lagunas 5-7-8 durante la primera estación, en condición de "Agrupados", rivalizaron territorialmente (por medio de la realización de despliegues o agresiones físicas entre si) un total de 132 veces, observándose que los machos de mayor talla (**A, B** y **C**) ganaron casi la totalidad de ellas (120 interacciones equivalentes al 91 % de éstas).

En la tabla N° 6.6, son varios los resultados notorios en lo que al comportamiento agonístico que sugiera territorialidad de los diferentes machos se refiere. Uno es el antes descrito, donde los más grandes ganaron un mayor número de interacciones territoriales que los pequeños. Otros dos hechos notables son los de que el macho denotado como **A** gana 76 interacciones territoriales (58%) del total de estas para todos los machos, perdiendo únicamente 7 de ellas (siempre con los machos grandes **B, C** y **D**).

Así pues, dicho macho se consolidó como el dominante en la escala jerárquica arrojada por la matriz antes expuesta (Tabla N° 6.6).

El otro hecho notorio, es el de que los machos más pequeños como son el E, F y G perdieron casi todas las interacciones territoriales y realizaron un número de despliegues mucho menor que los más grandes. Este hecho se ve fácilmente en las veces en que el macho más pequeño de todos G ubicado en ese sistema de lagunas durante esa primera época reproductiva perdió los 36 eventos territoriales en los que participó sin ganar uno solo de ellos y rehuendo por lo general al ser confrontado por cualquiera de los restantes machos.

Al analizar si existía alguna correlación entre el tamaño del animal y el nivel jerárquico ocupado por este en la laguna, se aprecia que los machos más grandes acumulan un mayor número de interacciones, un mayor número de victorias y una mayor interacción con los machos más pequeños. Esto es fácil de entender si se admite que el tamaño y/o peso es una ventaja para el combate en estos animales

La correlación entre los combates ganados y el peso del animal no puede considerarse estadísticamente significativa ($r = 0.88$ / $p = 0.08$ / $g.l = 5$), aun cuando en la tabla N° 6.6 mostrada en páginas anteriores, se observa como los animales de mayor tamaño salieron victoriosos en la mayoría de los eventos de combate.

De forma de determinar los elementos traspuestos en la matriz de interacciones se implementó el Test de Wilcoxon, listando todas las interacciones posibles que son la combinación en este caso de 7 machos escogidos de a 2, es decir 21 interacciones (AB,AC,...,EG,FG) y comparando el n° de combates ganados contra el n° de perdidos por el primer individuo

del par, arrojando dicho análisis los resultados que se observan en la Tabla N° 6.7, en la que se resumen las interacciones ganadas en dicha estación y sus porcentajes correspondientes.

Tabla N° 6.7
Frecuencia (N°) y % de interacciones territoriales ganadas por cada macho en la primera estación (1997-1998)

Macho	Total	% Ganadas
A	83	91.6
B	37	64.9
C	30	66.7
D	26	23.1
E	27	11.1
F	25	8.8
G	36	0

En este caso, el valor de p fue igual a 0.00012, lo que significa que la relación entre combates ganados y perdido se aleja bastante de 50:50 y en la dirección de favorecer a los individuos grandes dado el valor positivo de Z ($=3.85$).

Ahora bien, es destacable en dicha laguna que aun cuando algunos animales resultaron más dominantes que otros, todos ellos realizaron despliegues territoriales con frecuencia. Este hecho no se presentó con los dos machos mantenidos en las lagunas 1 y 3-4 en forma de pareja con dos hembras, quienes, al no tener rivales con los cuales competir por las hembras en sus lagunas, realizaron un número de despliegues menor que los ubicados en la laguna grande durante la primera estación. Este hecho probablemente está asociado también a que ambos machos eran los de menores dimensiones presentes para la primera estación.

Por la razón anterior, estos dos machos denotados como **H** e **I** no fueron incluidos dentro de la matriz de dominancia durante la primera estación y

únicamente se contabilizó el número e intensidad de despliegues territoriales realizados durante dicha estación en sus respectivas lagunas. Dichos despliegues se muestran contabilizados en la Tabla N° 6.8, donde se observa que ambos machos realizaron entre 7 y 9 despliegues cada uno, números estos mucho menores que los presentados por los machos mantenidos en la gran laguna durante esa estación reproductiva.

Tabla N° 6.8
Despliegues territoriales por macho (Lagunas 1 y 3- 4)
Primera Estación Reproductiva (1997-1998)

Macho	Laguna (N°)	Despliegues Territoriales (N°)
H	1	9
I	3-4	7

Los dos machos antes mencionados resultaron los de menor talla entre los mantenidos durante la primera estación reproductiva.

En el caso de la segunda estación reproductiva (1998-1999), se observó que el número de despliegues territoriales realizados por casi todos los machos de caimán del Orinoco estudiados variaron.

Este hecho se observa al tabular el número de despliegues territoriales realizados por cada macho (Tablas N° 6.9 y 6.10).

Tabla N° 6.9
Despliegues territoriales por macho (Lagunas 1, 3 - 4, 5 y 6)
Segunda Estación Reproductiva (1998-1999)

Macho	Laguna (N°)	Despliegues Territoriales (N°)
B	1	17
C	3-4	11
D	5	14
E	6	21

Entre estos machos (**B,C,D** y **E**), el número de despliegues territoriales realizados fue similar (variable entre 11 y 21). Se debe hacer notar que estos cuatro machos fueron mantenidos durante la primera estación en condición de "Agrupados", habiendo interactuado entre ellos y por lo tanto generando una matriz de dominancia en esa estación, mientras que para la segunda estación, solo se contabilizaron los despliegues territoriales de cada uno aisladamente, analizando su frecuencia e intensidad, de forma de compararla con la de la estación uno.

En el caso contrario, se encuentran los machos denotados como **G,H** e **I**, los cuales fueron mantenidos en grupo durante la segunda estación reproductiva, mostrándose una marcada interacción entre ellos y una pequeña escala de dominancia donde el macho **G** resultó el que más frecuentemente realizó despliegues territoriales, así como también el que alcanzo el mayor rango jerárquico entre los machos, habiendo ganado 35 (64 %) del total de las interacciones (55).

En la Tabla N° 6.10 se muestran los valores en cuanto al número de interacciones territoriales ganadas por cada uno de los tres machos mantenidos en el sistema de lagunas 7-8, y en los cuales está implícita la frecuencia con que cada uno realizó despliegues territoriales.

Tabla N° 6.10
Matriz de dominancia que muestra las interacciones territoriales macho-macho (Lagunas 7-8).
Segunda Estación Reproductiva (1998-1999)

M/M	G	H	I	Total
G		4	2	6
H	16		6	22
I	19	8		27
Total	35	12	8	55

Nota: La tabla se lee en este sentido = ↙ ↘

Al igual que durante la primera estación, se puede observar que la jerarquía está vinculada al tamaño siendo el orden $G>H>I$.

Hay que tomar en cuenta al observar dichos resultados, varias diferencias entre ambas estaciones analizadas. Así pues, el macho **A** murió al finalizar la primera estación y por lo tanto no se pudo observar la variación en su comportamiento entre ambas. Este hecho es muy importante, ya que ese macho resultó como el dominante en la laguna grande durante la primera estación reproductiva y posiblemente, al someterlo a convivir con una o dos hembras, como era la idea inicial, durante la segunda estación reproductiva, su comportamiento hubiera variado, como ocurrió con el resto de los animales.

Por otra parte, el macho denominado como **F** fue trasladado a EE.UU (Zoológico de Dallas) en forma de intercambio, por lo que tampoco fueron comparados los comportamientos de este macho entre ambas estaciones.

A su vez, los machos **B,C,D** y **E**, los cuales fueron sometidos durante la primera estación reproductiva en la distribución de "Agrupados", durante la segunda, estos fueron colocados en lagunas con una o máximo dos hembras, mientras que los machos denotados con las letras **G,H** e **I**, fueron mantenidos en grupo durante dicha estación. De estos tres machos, el único que no cambio de condición de distribución fue el **G** ya que durante ambas estaciones se mantuvo en la laguna grande. En cambio, los dos machos pequeños denotados con las letras **H** e **I** cambiaron de estar en pareja durante la primera estación a agrupados en la segunda.

- **Interacciones territoriales hembra - hembra y jerarquía de dominancia**

A diferencia de los machos, las hembras interactuaron territorialmente en escasas ocasiones durante ambas estaciones reproductivas. En el caso de la

primera estación (1997-1998), se determinó el número de despliegues territoriales realizados por cada hembra, generándose la matriz de dominancia resultante, donde se muestra el número de interacciones ganadas por cada una de las hembras con respecto al resto de las componentes de este sexo en el grupo.

En esta primera estación, la matriz de dominancia resultante proviene del análisis realizado para las hembras ubicadas en el sistema de lagunas 5-7-8, la cual incluyó a las hembras denotadas con los números de identificación **1** al **9** incluido, ya que las hembras **10** y **11** se encontraban en forma de parejas con los machos **H** e **I** en las lagunas N° 1 y 3 respectivamente. En el caso de estas últimas dos hembras, solo se contaron el número de despliegues de cortejo y territorialidad realizados por ellas en forma solitaria durante dicha primera estación analizada, ya que no fueron sometidas a la agregación a la cual se encontraban expuestas las restantes hembras durante dicha primera estación.

A continuación se muestra la matriz de dominancia resultante para las hembras en la primera estación (Tabla N° 6.11), obtenida a partir del análisis del número de interacciones territoriales ganadas o perdidas de cada una con respecto a las demás.

Tabla N° 6.11

Matriz de dominancia que muestra las interacciones territoriales hembra - hembra (Lagunas 5-7-8). Estación Reproductiva 1997-1998

H/H	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
1		2	2	1	0	0	0	0	0	5
2	7		1	1	0	1	0	1	0	11
3	4	3		0	0	0	0	0	0	7
4	3	3	1		1	0	0	0	0	8
5	3	1	3	0		2	0	0	0	9
6	0	2	3	0	1		0	1	0	7

7	1	1	1	0	0	0	0	0	0	3
8	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2
9	2	0	0	0	1	2	3	1	0	9
Total	20	12	12	3	3	5	3	3	0	61

Nota: La tabla se lee en este sentido = ↙ ↘

Como puede observarse, el número de interacciones presentadas por las hembras es mucho menor que el de los machos. Aun cuando las tres hembras de mayores dimensiones (1,2 y 3) ganaron un mayor número de eventos que las más pequeñas, los resultados obtenidos al realizar los análisis de correlación indican ($r = 0.60$ / $p = 0.87$ / $g.l = 7$) que no existe dicha ventaja corporal.

Al igual que para los machos, se implementó el Test de Wilcoxon, listando todas las posibles interacciones, comparando el nº de combates ganados contra el nº de perdidos por el primer individuo del par, arrojando dicho análisis los resultados que se observan en la Tabla N° 6.12, en la que se resumen las interacciones ganadas por cada hembra en dicha estación y sus porcentajes correspondientes.

Tabla N° 6.12
Frecuencia (N°) y % de interacciones territoriales ganadas por cada hembra en la primera estación analizada (1997-1998)

Hembras	Total	% Ganadas
1	25	80.0
2	23	52.2
3	19	63.2
4	11	27.3
5	12	25.0
6	12	41.7
7	6	50.0
8	5	60.0
9	9	0.00

Al igual que para los machos, para las hembras, el test de Wilcoxon indicó que efectivamente los ejemplares mayores les ganan a los menores ($p = < 0.004$ y $Z = 3.57$) con más frecuencia.

Este hecho se corrobora fácilmente al observar que las hembras más grandes y denotadas con los números **1, 2 y 3**, intervinieron en 44 de los 61 eventos territoriales, ganando entre 12 a 20 de estos, dependiendo de la hembra.

Al igual que para los machos, en el caso de las hembras, la más grande y pesada (**1**) resultó ser la más agresiva y ganó el mayor número de interacciones territoriales (32%).

Por otra parte, las hembras **2 y 3**, intervinieron y ganaron el mismo número de interacciones (12 en total para cada una), mientras que el resto de las hembras intervinieron en pocos o ningún evento agonístico (que sugiriera territorialidad), siendo las más pequeñas, como en el caso de las N° **7, 8 y 9** las menos agresivas y territoriales de todas, ocupando así los últimos peldaños en la matriz de dominancia.

Muy similar a lo que ocurrió con los machos durante la primera estación reproductiva, en el caso de las hembras mantenidas en el sistema de lagunas 5-7-8 durante esa estación, realizaron algunos eventos territoriales, lo cual no ocurrió con las hembras mantenidas en las lagunas 1 y 3-4 durante esa primera estación reproductiva en forma de parejas con los machos **H e I**. Esas dos (**10 y 11**) hembras resultaron las de menor tamaño y no realizaron ningún tipo de despliegue territorial durante la primera estación analizada.

En el caso de la segunda estación reproductiva (1998-1999), se observó que el número de despliegues territoriales realizados por casi todas las hembras

de caimán del Orinoco estudiadas variaron, posiblemente por la misma razón atribuida al comportamiento de los machos, o sea, que estas fueron distribuidas espacialmente de forma diferente.

Hay que tomar en cuenta al observar dichos resultados, varias diferencias entre ambas estaciones analizadas. Así pues, la hembra N° 7 fue trasladada a los EE.UU (Zoológico de Dallas) en forma de intercambio, por lo que no pueden compararse los comportamientos de esta hembra entre ambas estaciones.

A su vez, las hembras **1,2,3,4,5 y 8**, las cuales fueron sometidas durante la primera estación reproductiva en la distribución de "Agrupados", durante la segunda, fueron colocadas en lagunas con un macho (parejas) o máximo con un macho y otra hembra (tríos), mientras que las hembras denotadas con los números **6,9,10 y 11**, fueron mantenidas en grupo durante dicha estación. De estas cuatro hembras, la únicas que no cambiaron de condición de distribución fueron la **6** y la **9**, ya que durante ambas estaciones se mantuvieron en la laguna grande. En cambio, las dos hembras pequeñas denotadas con los números **10 y 11** cambiaron de estar en pareja durante la primera estación a agrupadas en la segunda.

En la Tabla N° 6.13 se muestran los valores correspondientes al número de interacciones y despliegues territoriales realizados por las hembras durante la segunda estación reproductiva.

Tabla N° 6.13
Despliegues territoriales por hembra (Lagunas 1, 3 - 4, 5 y 6)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)

Hembra	Laguna (N°)	Despliegues Territoriales (N°)
1	1	3

2	5	9
3	3-4	6
4	5	6
5	6	14
8	6	8

Entre las hembras mantenidas en parejas o tríos durante la segunda estación reproductiva (**1,2,3,4,5 y 8**), el número de despliegues territoriales realizados fue variable entre 3 y 14. Se debe hacer notar que estas seis hembras fueron mantenidas durante la primera estación en condición de "Agrupados", habiendo interactuado entre ellas y por lo tanto generando una matriz de dominancia en esa estación, mientras que para la segunda estación, solo se contabilizaron los despliegues territoriales observados, analizando su frecuencia e intensidad, de forma de compararla con la de la estación uno.

En el caso contrario, se encuentran las hembras denotadas como **6,9,10 y 11**, las cuales fueron mantenidas en grupo durante la segunda estación reproductiva, mostrándose una baja interacción entre ellas y una pequeña escala de dominancia donde la hembra N° **6** resultó la que más frecuentemente realizó despliegues territoriales, así como también el que alcanzó el mayor rango jerárquico entre las hembras, habiendo ganado 11 (64,7 %) del total de las interacciones (17).

En la Tabla N° 6.14 se muestran los valores en cuanto al número de interacciones territoriales ganadas por cada una de las cuatro hembras mantenidas en el sistema de lagunas 7-8, y en los cuales esta implícita la frecuencia con que cada una realizó despliegues territoriales.

Tabla N° 6.14
Interacciones territoriales hembra - hembra (Lagunas 7-8)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)

H/H	6	9	10	11	Total
6		1	0	0	1
9	3		1	0	4
10	2	1		1	4
11	6	2	0		8
Total	11	4	1	1	17

Al igual que para los machos alojados en esta laguna (7-8), se puede observar que la jerarquía en las hembras estuvo vinculada al tamaño en la segunda estación reproductiva, donde hay jerarquía $6 > 9 > 11 > 10$, ya que las hembras más grandes realizan más interacciones y ganan más veces a las menores, a excepción de la hembra **10** que perdió con la **11**, pero esto ocurrió una sola vez y no es un desvío significativo

En el caso de las hembras N° **10** y **11**, se observó que durante la segunda estación analizada, solo realizaron un (1) despliegue territorial cada una, valor el cual no difirió mucho del presentado por ambas hembras durante la primera estación (o despliegues cada una). Al parecer y aun cuando será analizado más a fondo en el capítulo de "Discusión", estas hembras no parecen haber presentado diferencias comportamentales en lo que a territorio se refiere al ser sometidas a las dos condiciones de distribución en ambas estaciones reproductivas.

6.7 Aspectos del cortejo del caimán del Orinoco en Puerto Miranda

Antes de comenzar con la descripción de los despliegues de cortejo y su cuantificación en ambas estaciones analizadas, se procede a mostrar la

Tabla N° 6.15 en la que se resumen dichos eventos en el tiempo (cronología).

Tabla N° 6.15
Cronología de eventos de cortejo por mes y por estación

Sexo	ESTACION 1997-1998					
	Agosto	Sept.	Octubre	Noviemb.	Diciembre	PICO
Machos	29	63	89	96	35	13 Oct – 21 Nov
Hembras	9	13	16	21	4	27 Sep – 16 Nov
	ESTACION 1998-1999					
	Agosto	Sept.	Octubre	Noviemb.	Diciembre	PICO
Machos	13	43	51	64	22	21 Sep – 19 Nov
Hembras	6	11	37	23	7	21 Sep – 13 Nov

Como puede observarse, para los machos, resultaron los meses de octubre y noviembre los de mayor actividad de cortejo en ambas estaciones, habiéndose producido entre esos dos meses 185 (59%) de los 312 despliegues durante la primera estación y 115 (60 %) de los 193 despliegues durante la segunda. El tercer mes más activo para los machos en lo que a cortejo se refiere fue el de septiembre, aportando 63 (20%) en la primera estación y 43 (22%) en la segunda.

El pico de mayor actividad para los machos en la primera estación fue entre el 13 de Octubre y el 21 de Noviembre, mientras que para la segunda estación fue entre el 27 de Octubre y el 16 de Noviembre.

En el caso de las hembras, el mes de mayor actividad territorial resultó ser noviembre durante la primera estación reproductiva y el de octubre durante la segunda. Así pues, las hembras realizaron 21(33%) de los 63 despliegues en el mes de noviembre (primera estación) y 37 (50%) en el mes de octubre durante la segunda estación analizada. En ambas estaciones, el siguiente mes de mayor actividad resultó ser septiembre con un aporte de 13 (20%) despliegues en la primera estación y 11 (19%) despliegues en la segunda

estación. Durante los meses de agosto y diciembre, las hembras desplegaron poca actividad de cortejo, al igual que ocurrió con los machos en ambas estaciones.

El pico de mayor actividad para las hembras en la primera estación fue entre el 26 de Septiembre y el 16 de Noviembre, mientras que para la segunda estación fue entre el 21 de Septiembre y el 13 de Noviembre.

Al igual que en el caso de los machos, durante los estudios realizados, no fueron observadas diferencias en lo que a la cronología de realización de despliegues de cortejo entre las hembras dominantes y los subordinadas se refiere.

- **Diferencias encontradas en referencia a cual de los sexos fue más propenso a iniciar el cortejo en ambas estaciones**

Iniciadas por los machos (1997 – 1998):

Durante la primera estación (1997-1998), se observaron diferencias en lo que a la frecuencia con que los distintos machos iniciaron el cortejo sobre las hembras (Tabla N° 6.16).

Tabla N° 6.16
Interacciones de cortejo iniciadas por los machos
Sistema de lagunas 5-7-8
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

M/H	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
A	11	7	12	9	6	11	11	4	9	80
B	8	3	3	9	6	9	3	3	6	50
C	6	9	4	1	3	6	5	2	7	43
D	3	1	8	0	2	0	3	6	6	29
E	9	9	7	3	6	9	5	3	2	53
F	0	1	2	7	1	7	0	1	3	22
G	0	0	0	0	3	3	3	0	6	15
Total	37	30	36	29	27	45	30	19	39	292

Los machos dominantes (**A,B,C** y **E**), con excepción del macho **D**, iniciaron un número mayor de veces el cortejo hacia las hembras que los subordinados y de menor talla (**F** y **G**). Un hecho curioso es que el macho **E**, quien resultó ser menos agresivo durante las interacciones territoriales analizadas en el aparte anterior, realizó un número de despliegues de cortejo mayor que los machos de mayor talla como **C** y **D**. Al igual que en el caso de las interacciones territoriales, se puede observar que el macho denotado como **A** realizó 80 (27,3%) de los 292 eventos de cortejo iniciados en esa primera estación analizada. Por otra parte, el macho **G** fue el que realizó el menor número de despliegues de cortejo (únicamente 15), siendo denominado como subordinado en la escala jerárquica.

Otro aspecto importante a analizar en este caso es el número de veces que cada hembra, según su rango jerárquico, fueron cortejadas por los machos, por lo que para determinar si existieron o no preferencias en esta primera estación, se realizó una prueba chi-cuadrado del siguiente tenor: suponiendo cierto que los machos no demuestran preferencia para cortejar a las hembras grandes o pequeña, los despliegues deberían ocurrir al azar. En total habría 63 tipos igualmente probables de interacciones de cortejo (7 machos por 9 hembras =63). Como se dieron 292 interacciones el número esperado para cada tipo de interacción es de $292/63 = 4.63$. Como este valor esperado es menor que 5 y aparece más del 20% de las veces (de hecho aparece en el 100%), la prueba chi-cuadrado resultaría inadecuada (razón: pérdida de potencia para rechazar la hipótesis nula) a menos que se agrupen la celdas para que resulten valores esperados mayores que 5 un 80% de las veces.

Se decidió entonces agrupar a los machos y hembras en dos categorías: individuos grandes y pequeños, habiéndose considerado como grandes a los ejemplares machos **A,B,C,D** (utilizando como criterio el tamaño corporal) y a

los ejemplares hembras **1,2,3,4,5** y **6**, y como pequeños a los machos **E,F** y **G** y a las hembras **7,8** y **9** (ver Tabla N° 6.17).

Tabla N° 6.17
Interacciones de cortejo según tamaño machos/ hembras

Hembra / Macho	Grandes	Pequeños	Total
Grandes	137	67	204
Pequeñas	65	23	88
Total	202	90	292

Con 4 machos grandes y 6 hembras grandes hay 24 (4 x 6) tipos de interacciones de entre 63, una fracción igual a 0.38 m que debe multiplicarse por 292 para dar el valor esperado (Tabla N° 6.18). A continuación se muestra la tabla de fracciones.

Tabla N° 6.18
Tabla de fracciones generada

Hembra / Macho	Macho grande	Macho pequeño	Total
Hembra grande	0.3809	0.2857	0.6667
Hembra pequeña	0.1904	0.1429	0.3333
Total	0.5714	0.4286	1.0000

Cada elemento de esta tabla se multiplica por el gran total de la tabla de valores observados (292) para así obtener la tabla de valores esperados.

La prueba aparece en la Tabla N° 6.19, ya que como se puede observar, el valor tan bajo de p permite rechazar la hipótesis nula planteada en los anteriores párrafos.

Tabla N° 6.19
Prueba de preferencias de cortejo

Hembra / Macho	Grandes	Pequeños	Total
Grandes	111	83	195
Pequeñas	56	42	97
Total	167	125	292

$$\text{Valor de } P = 0.0000118 / X^2 = 19.21 / g.l = 1$$

Se observa que los machos grandes prefieren cortejar a las hembras grandes que a las pequeñas, posiblemente como una estrategia de reproducción (invertir más tiempo de cortejo en hembras más desarrolladas y por lo tanto posiblemente más fértiles).

En la misma estación (1997-1998), se pudo observar que los dos machos mantenidos en las lagunas 1 y 3-4 emparejados con las hembras **10** y **11**, no realizaron el mismo número de despliegues de cortejo hacia éstas que los machos que ocuparon la gran laguna.

En la Tabla N° 6.20 se muestra el número de veces con que ambos machos realizaron despliegues de cortejo durante la primera estación y hacia cual hembra lo hicieron:

Tabla N° 6.20
Interacciones de cortejo iniciadas machos (Lagunas 1 y 3-4)
Primera estación reproductiva (1997 - 1998)

Macho / Hembra	10	11	Total
H	11	0	11
I	0	9	9
Total	11	9	20

Se puede observar como cada uno de los machos realizaron entre 9 y 11 despliegues de cortejo. Es importante destacar que ambos machos

resultaron los más pequeños durante la primera estación reproductiva analizada, así como también las hembras con ellos ubicadas.

Iniciadas por los machos (1998 – 1999):

A diferencia de lo encontrado en la primera estación, en la cual la mayoría de los machos se encontraron ubicados en la gran laguna, cuando estos fueron distribuidos de diferente forma; durante la segunda estación analizada, se presentaron diferencias en lo que a la frecuencia con que fueron realizados los eventos de cortejo por cada uno de ellos se refiere (Tabla N° 6.21).

Tabla N° 6.21
Interacciones de cortejo iniciadas por machos
Lagunas 1, 3-4, 5 y 6.
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

Macho/Hembra	1	2	3	4	5	8	Total
B	21						21
C			14				14
D		9		14			23
E					21	13	34
Total	21	9	14	14	21	13	92

Nota: Los cuadros sombreados significan imposibilidad que dos individuos interactúen por estar ubicados en distintas lagunas

En la tabla 6.23 se puede observar que los machos dominantes B,C,D y E, quienes durante la primera estación realizaron 175 (60 %) de los 292 eventos de cortejo, durante la segunda estación, solo realizaron un total de 92, variando individualmente entre 14 y 34, y siendo el macho denotado como "E", quien realizó el mayor número de despliegues (34).

Cabe destacar que la diferencia encontrada en cuanto al número de despliegues realizados por los machos ubicados en tríos (D y E) con respecto a los ubicados en parejas (B y C) pudo deberse a que los que se

encuentran en la primera condición (tríos) disponían de dos hembras en sus lagunas a las cuales cortejar. Este hecho será analizado con más detalle en el aparte de discusión.

En el caso de las hembras dispuestas en tríos, se pudo observar que en el primero de ellos (macho **D** con hembras **2** y **4**), la número cuatro fue más cortejada (14 veces) que la número **2** (9 veces); por otra parte, en el segundo trío (macho **E** y hembras **5** y **8**), la hembra **5** fue más cortejada (21 veces) que la hembra **8** (13 veces).

En la misma segunda estación, se pudo observar que los machos **G**, **H** e **I**, presentaron diferencias comportamentales y en cuanto al número de despliegues de cortejo iniciados a las hembras con las cuales fueron agrupados con relación en la primera estación. Así pues, el macho **G**, quien durante la primera estación reproductiva resultó el de menor tamaño en la gran laguna y por lo tanto el de menor acceso a las hembras para cortejarlas, resultó ser el de mayor tamaño durante la segunda estación y en el sistema de lagunas 7-8, habiendo realizado el mayor número de despliegues (46 de los 101 totales) de cortejo en dicha estación (ver Tabla N° 6.22).

Tabla N° 6.22
Interacciones de cortejo iniciadas por los machos
Sistema de lagunas 7-8
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

Macho / Hembra	6	9	10	11	Total
G	17	11	9	9	46
H	11	7	3	9	30
I	9	13	3	0	25
Total	37	31	15	18	101

Los resultados presentados en la tabla N° 6.22 se analizan también con pruebas chi-cuadrado con la diferencia de que no hace falta agrupar a los

eemplares. Se evidencia una leve preferencia por parte de los machos grandes hacia las hembras grandes (valor de $p = 0.0575 / X^2 = 12.21 / g.l = 6$).

Los machos **H** e **I** que durante la primera estación fueron mantenidos en forma de parejas en las lagunas 1 y 3 respectivamente con las hembras **10** y **11**, realizaron un mayor número de despliegues (30 y 25) que en esa primera estación, donde cada uno realizaron 11 y 9 despliegues respectivamente.

Iniciadas por las hembras (1997 – 1998):

A diferencia de los machos, las hembras iniciaron eventos de cortejo con menor frecuencia que estos, lo cual se observa en la Tabla N° 6.23 (primera estación reproductiva 1997-1998).

Tabla N° 6.23
Interacciones de cortejo iniciadas por las hembras
Sistema de lagunas 5-7-8
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

H / M	A	B	C	D	E	F	G	Total
1	3	3	1	0	2	0	0	9
2	2	2	1	1	0	2	0	8
3	7	2	1	2	2	0	0	14
4	2	1	4	0	2	1	0	10
5	3	0	1	0	0	1	0	5
6	0	1	0	1	0	1	1	4
7	1	0	2	2	1	0	0	6
8	0	1	0	1	0	1	1	4
9	0	2	0	1	0	0	0	3
Total	18	12	10	8	7	6	2	63

Como puede observarse, las hembras iniciaron el cortejo sobre los machos en un número variable de veces entre 3 y 14, con un promedio de 7.

Al igual que en los machos, entre las hembras fueron las más dominantes (1, 2, 3 y 4), las que iniciaron un mayor número de veces los despliegues de cortejo sobre los machos, pues como se observa en la tabla anterior, entre esas cuatro hembras dominantes, iniciaron 41 (65 %) de los 63 eventos de cortejo comenzados por estas. Es de notar que la hembra que más lo realizó fue la 3, la cual, aun cuando era tercera en la escala de dominancia en el grupo durante la primera estación, fue más asidua a la incitación de los machos.

Por otra parte, las hembras más pequeñas (5,6,7,8 y 9), iniciaron cortejos con menos frecuencia, siendo por lo general más tímidas a la hora de aproximarse a un macho, pues en muchos casos estos responden de manera violenta hacia la hembra, sobre todo cuando se encuentran patrullando un posible territorio o realizando despliegues de territorialidad hacia otros machos.

Estos resultados se observan más claramente al proceder a realizar las pruebas de preferencia. Así pues, se aplicó la prueba chi-cuadrado con agrupamiento (Tabla N° 6.24).

Tabla N° 6.24

Agrupamiento de las interacciones según tamaño de machos y hembras

M / H	Grandes	Pequeñas	Total
Grandes	38	10	48
Pequeños	12	3	15
Total	50	13	63

Con 4 machos grandes y 6 hembras grandes hay 24 (4 x 6) tipos diferentes de interacciones de entre 63, aplicándosele al igual que para los machos la matriz transformadora y realizando las pruebas de preferencia (Tabla N° 6.25).

Tabla N° 6.25
Prueba de preferencias de cortejo

M / H	Grandes	Pequeñas	Total
Grandes	24	12	36
Pequeños	18	9	27
Total	42	21	63

Valor de $P = 0.0001398$ / $\chi^2 = 14.51$ / $g.l = 1$

La prueba demuestra preferencia de las hembras a cortejar a machos grandes. Una explicación para esto es similar a la expuesta anteriormente para los machos (comportamiento adaptativo).

En esa misma estación (1997-1998), se pudo observar que las dos hembras mantenidas en las lagunas 1 y 3-4 emparejadas con los machos H e I, no iniciaron ningún tipo de despliegue de cortejo durante dicha estación.

Iniciadas por las hembras (1998 – 1999):

A diferencia de lo encontrado en la primera estación, en la cual casi todas las hembras se encontraron ubicadas en la gran laguna, cuando estas fueron distribuidas de diferente forma durante la segunda estación analizada, se presentaron diferencias en lo que a la frecuencia e intensidad con que fueron realizados los eventos de cortejo por cada una de ellas.

Así pues, en la Tabla N° 6.26 se observa el número de veces con que las hembras 1,2,3 y 4 interactuaron, notándose que todas ellas realizaron un número menor de despliegues cuando fueron distribuidas en forma de parejas o tríos.

Tabla N° 6.26
Interacciones de cortejo iniciadas por las hembras
Lagunas 1, 3-4, 5 y 6
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

H/ M	B	C	D	E	Total
1	3				3
2			6		6
3		7			7
4			4		4
5				9	9
8				7	7
Total	3	7	10	16	36

Nota: Los cuadros sombreados significan imposibilidad que dos individuos interactuen por estar ubicados en distintas lagunas.

Se observa que las hembras **1,2,3** y **4**, quienes habían realizado 41 de los 63 eventos de cortejo en la primera estación, solo realizaron 20 en la segunda. Por otra parte, las hembras **5** y **8** realizaron un mayor número de despliegues (9 y 7 respectivamente) cuando fueron dispuestas en un trío con el macho **E** durante la segunda estación.

Es de notar que la hembra **8**, quien durante la primera época reproductiva se mantuvo como subordinada, resguardándose en una zona de la gran laguna y siendo poco cortejada por los machos, cambio su carácter durante la segunda estación reproductiva, habiendo sido cortejada en repetidas ocasiones por el macho **E** y compitiendo con la hembra **5** por el acceso a este, así como a las zonas de anidación.

En esa misma segunda estación, se pudo observar que las hembras **6,9,10** y **11**, de las cuales las últimas dos se fueron mantenidas en pareja con machos jóvenes durante la primera estación, cambiaron su comportamiento de cortejo en lo que a frecuencia e intensidad se refiere al ser colocadas en grupos y en una laguna de mayores dimensiones como la 7-8 durante la segunda estación analizada (Tabla N° 6.27).

Tabla N° 6.27
Interacciones de cortejo iniciadas por las hembras
Sistema de lagunas 7-8
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

H/ M	G	H	I	Total
6	6	3	9	18
9	3	3	1	7
10	3	1	3	7
11	4	0	2	6
Total	16	7	15	38

Así pues, en la tabla N° 6.27 se pueden observar varios hechos curiosos. Uno de ellos es el de que la hembra denotada como **6** y que durante la primera estación se mantuvo como subordinada, interviniendo en pocos eventos territoriales y de cortejo, paso a ser la hembra dominante (seguramente por su mayor tamaño, experiencia y agresividad) sobre las tres restantes hembras. Dicha hembra protagonizó 18 (47 %) de los 38 inicios de cortejo realizado por las cuatro hembras mantenidas en esa laguna.

Por otra parte, como se dijo anteriormente, las hembras **10** y **11** quienes no realizaron ningún despliegue de cortejo durante la primera estación analizada, realizaron 7 y 6 respectivamente en la segunda, observándose como se aproximaban más frecuentemente a los machos con ellas mantenidos y dejando que estos las cortejaran sin responder agresivamente en la mayoría de los casos.

Al parecer, y de acuerdo a los resultados obtenidos, las hembras de este pequeño grupo prefirieron cortejar a los machos **G** e **I** (16 y 15 veces respectivamente) que al macho **H**, a quien solo cortejaron 7 veces.

Estos resultados se ven más claramente al realizar el mismo procedimiento que para los machos en la segunda estación, osea, se analiza también con pruebas chi-cuadrado con la diferencia de que no hace falta agrupar a los ejemplares. Se evidencia una leve preferencia por parte de las hembras grandes hacia los machos grandes (valor de $p = 0.0272 / X^2 = 14.23 / g.l = 6$).

- **Número (frecuencia) y tipo de eventos de cortejo desplegados en ambas estaciones por cada uno de los machos y hembras de caimán del Orinoco en Puerto Miranda**

A continuación se procede a la cuantificación del tipo de cortejo desplegado. Con este análisis se pretende discernir cual de los despliegues de cortejo fue más utilizado por ambos sexos del caimán del Orinoco en la Agropecuaria Puerto Miranda.

Vale la pena acotar que dichas claves o pautas de comportamiento incluidas como de cortejo se encuentran en la mayoría de los casos asociadas a comportamientos de territorialidad, presentando como funciones, la de atraer a los componentes del sexo opuesto, así como delimitar territorios reproductivos con los componentes del mismo sexo.

Claves de cortejo desplegadas por los machos durante la primera estación analizada (1997-1998).

En la siguiente Tabla (N° 6.28) se muestra el número de veces en las cuales fue registrado cada uno de los despliegues de cortejo realizados por los machos de caimán del Orinoco mantenidos en la gran laguna (5-7-8) y en las lagunas 1 y 3-4 durante la primera estación analizada.

Tabla N° 6.28
Claves de cortejo realizadas por el total de los machos
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

Cortejo / Macho	A	B	C	D	E	F	G	H	I	Total
Rugido	4	1	2	1	2	0	0	1	0	11
Gruñido	9	3	3	0	1	2	0	0	0	18
Siseo	11	9	11	7	9	11	3	2	1	65
Geiser Nasal	7	11	7	6	7	11	4	1	3	57
Burbujeo	21	14	11	16	9	7	1	2	3	84
Golpe de cabeza con boca abierta (Headslapping)	14	8	6	6	11	1	1	3	1	51
Golpe de mandíbulas (Jawclap)	9	7	1	0	0	0	0	1	0	18
Emisiones Dorsales	7	3	4	1	9	0	0	0	0	24
Inflado del Cuerpo	21	11	11	14	14	9	6	1	3	90
Arqueo de la Cola	11	8	4	4	7	2	1	0	1	38
Movimiento de cola (Tail Wagging)	14	8	6	6	11	3	1	3	1	53
Roce de mandíbulas	26	19	14	9	26	6	11	2	7	120
Realización de vueltas	26	16	15	21	16	7	3	3	1	108
TOTAL	180	121	95	91	122	59	31	19	21	737

En la tabla 6.31 se observa como el burbujeo (84 ocasiones), el inflado del cuerpo (90 ocasiones), el roce de mandíbulas (120 ocasiones) y la realización de vueltas (108 ocasiones), fueron las cuatro claves de cortejo más frecuentemente observadas en los machos en esa estación reproductiva, componiendo estas 402 (55 %) de las 737 veces que las distintas claves fueron utilizadas. Por otra parte, los rugidos, gruñidos y el jawclap fueron las tres claves menos exhibidas.

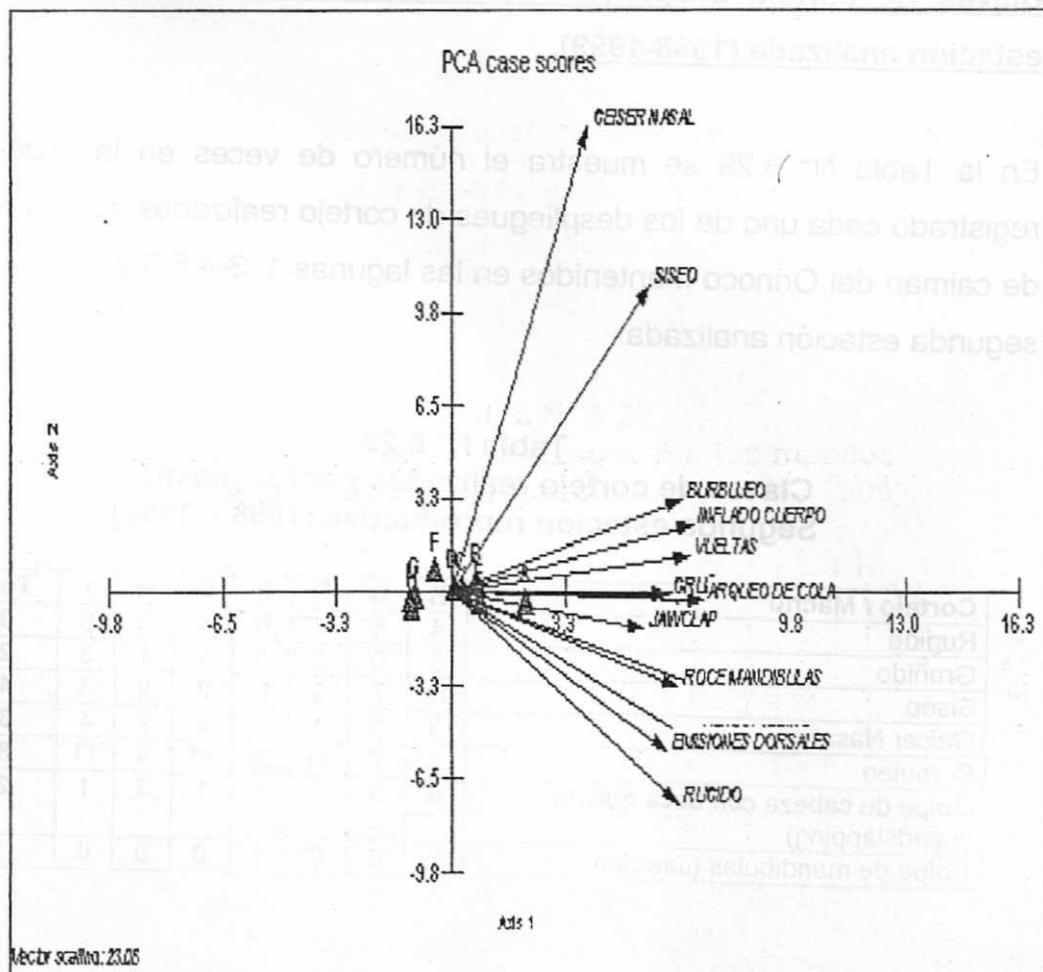
En la misma tabla se observa que los machos dominantes (A,B,C y D) realizaron el mayor número de despliegues de cortejo, lo que concuerda con los resultados analizados en el aparte anterior en relación a cuales de ellos iniciaron más veces los cortejos hacia las hembras, y siendo los de menor tamaño y subordinados los que los realizaron con menos frecuencia.

Los resultados antes mencionados pueden analizarse más fácilmente al aplicarles la técnica de análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés).

Las características de los caimanes vienen dadas por más de diez variables conductuales. Si solo fueran 2 o 3 sería fácil representar a cada individuo mediante un gráfico. La que hace el PCA es situar un nuevo sistema de ejes coordenados en el centro de la nube de puntos correspondientes a los valores de cada una de las N variables conductuales. Este nuevo sistema de ejes coordenados es de N dimensiones como el original, pero con la diferencia que algunos de estos ejes, de los cuales se espera que no sean más de tres, preferentemente dos, recogen la mayor variación de las respuestas. Las claves de cortejo son en este caso las variables a considerar y los datos son todos estandarizados, restándoles a dichos datos, la media y dividiéndolos posteriormente entre la desviación standard (Figura N° 6.1).

Figura N° 6.1

Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo desarrolladas por los machos en la primera estación reproductiva



Los dos primeros componentes (o ejes) principales acumulan un 85% de toda la información. En ella se puede apreciar la distribución de los machos en torno al eje horizontal en un orden equivalente al de la jerarquía: El macho **A** tiene la mayor puntuación sobre el primer componente (2.096) mientras que el **I** tiene el menor de todos (-1.215). En relación a las variables originales estas se separan en dos grupos: un grupo de dos variables: geiser nasal y siseo y otro muy numeroso que incluye a las restantes y que esta fuertemente asociado al primer componente principal.

Se puede decir entonces que el macho **A** es el que emite una mayor combinación de señales o claves y así sucesivamente según el orden jerárquico. La asociación entre las claves de geiser nasal y siseo puede obedecer al hecho de que ambas son señales de tipo sonora.

Claves de cortejo desplegadas por los machos durante la segunda estación analizada (1998-1999).

En la Tabla N° 6.29 se muestra el número de veces en las cuales fue registrado cada uno de los despliegues de cortejo realizados por los machos de caimán del Orinoco mantenidos en las lagunas 1, 3-4,5,6 y 7-8 durante la segunda estación analizada.

Tabla N° 6.29
Claves de cortejo realizadas por los machos
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

Cortejo / Macho	B	C	D	E	G	H	I	Total
Rugido	4	6	1	6	4	3	6	31
Gruñido	9	0	0	3	7	1	3	23
Siseo	11	7	3	6	3	9	3	42
Geiser Nasal	3	9	4	7	2	7	4	36
Burbujeo	7	7	11	29	11	9	11	85
Golpe de cabeza con boca abierta (Headslapping)	6	3	1	6	1	3	1	21
Golpe de mandíbulas (Jawclap)	1	0	0	1	0	0	0	2

Emisiones Dorsales	2	0	1	1	3	2	1	10
Inflado del Cuerpo	7	6	6	7	13	11	8	58
Arqueo de la Cola	4	7	3	1	2	0	2	19
Movimiento de cola (Tail Wagging)	6	3	1	6	1	3	1	21
Roce de mandíbulas	9	3	11	17	16	7	3	66
Realización de vueltas	11	6	8	3	6	3	5	42
TOTAL	81	57	50	93	69	58	48	456

Durante la segunda estación reproductiva se observa que el número de eventos de cortejo se redujo, lo cual se debió en parte a que dos de los machos analizados en la primera estación, no se encontraron presentes en la Agropecuaria debido a la muerte del macho **A** y al traslado a USA del macho **F**. Estos resultados posiblemente se hayan visto influidos en gran forma por la ausencia de **A** ya que este resultó el que más frecuentemente cortejó a las hembras por su carácter de dominante en la primera estación analizada.

Entre los restantes machos, se pudo observar que las claves más utilizadas fueron las mismas que para la primera estación reproductiva (burbujeo, inflado del cuerpo y roce de mandíbulas).

Por otra parte, cabe destacar que con el cambio en la distribución de los machos, donde los **B,C,D** y **E**, que durante la primera estación se encontraron agrupados, se presentaron diferencias en lo que a la frecuencia y el tipo de cortejo más implementado se refiere. Tal es el caso de los machos **C** y **D**, quienes durante la primera estación realizaron entre 121 y 95 despliegues de distintos tipos y durante la segunda, 57 y 50 respectivamente.

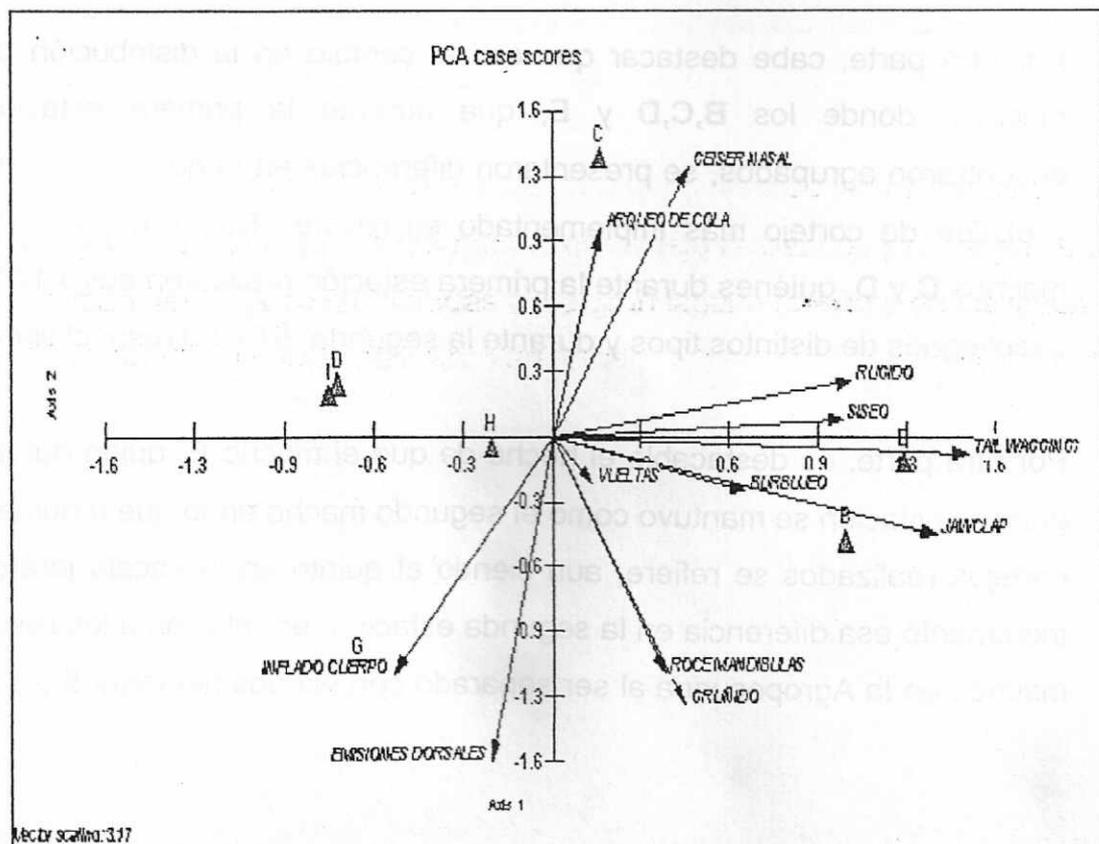
Por otra parte, es destacable el hecho de que el macho **E**, quien durante la primera estación se mantuvo como el segundo macho en lo que a número de cortejos realizados se refiere, aun siendo el quinto en la escala jerárquica, incrementó esa diferencia en la segunda estación, en relación a los restantes machos en la Agropecuaria al ser separado con las dos hembras **5** y **8** en la

laguna 6, habiendo realizado 93 (20 %) del total de despliegues llevados a cabo en esa estación por todos los machos allí presentes (456).

Por otra parte, los machos H e I, quienes fueron mantenidos en la primera estación en forma de pareja (con las hembras 10 y 11 respectivamente) y durante la cual solo realizaron algunos eventos de cortejo (19 y 21), fueron más activos en el cortejo durante la segunda estación, realizando entre 48 y 58 eventos de cortejo en dicha estación y accediendo con más frecuencia a las hembras con ellos agrupadas.

Al igual que para el análisis realizado en la primera estación, los resultados antes mencionados pueden observarse más fácilmente al aplicarles la técnica de análisis de componentes principales (Figura N° 6.2).

Figura N° 6.2
Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo
desarrolladas por los machos
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



A diferencia de lo obtenido en la primera estación, en la segunda, los dos primeros componentes principales recogen poco más de un 60% de la variación total, un valor insuficiente para dotar a estos de un valor predictivo confiable. Se puede observar aquí que a diferencia de la estación anterior la distribución de los individuos no guarda relación con la jerarquía: existen individuos tan dispares como **B** y **E** tomando valores altos en el primer componente, **I** y **D** tomando valores bajos y a **C** con un valor alto en el segundo componente y **G** con uno bajo. Se pueden agrupar a las variables *rugido*, *siseo*, *tail wagging* y *jawclap* sobre la dirección del primer componente, mientras que las demás variables guardan escasa correlación, formando otros grupos, como por ejemplo *arqueo de cola-geiser nasal*, *inflado de cuerpo - emisiones dorsales* y *roce de mandíbulas - gruñido*. Es posible que el bajo agrupamiento de los ejemplares obedezca a alguna forma de especialización individual. Así por ejemplo **B** y **E** se especializan en *rugido*, *siseo*, *tail wagging* y *jawclap*, **C** lo hace con *arqueo de cola - geiser nasal* y **G** con *inflado de cuerpo - emisiones dorsales*.

Claves de cortejo desplegadas por las hembras durante la primera estación analizada (1997-1998).

En la siguiente Tabla (N° 6.30) se muestra el número de veces en las cuales fue registrado cada una de las pautas de cortejo realizados por las hembras de caimán del Orinoco mantenidas en la gran laguna (5-7-8) y en las lagunas 1 y 3-4 durante la primera estación analizada.

Tabla N° 6.30
Claves de cortejo realizadas por las hembras
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

Cortejo / Hembra	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Total
Rugido	3	1	3	0	1	0	0	1	0	0	0	9
Gruñido	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Siseo	12	21	15	6	11	3	6	6	9	1	1	91
Geiser Nasal	1	1	0	3	0	0	0	0	0	1	0	5
Burbujeo	11	3	11	7	3	6	4	7	4	0	1	57
Golpe de cabeza con boca abierta (Headslapping)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Golpe de mandíbulas (jawclap)	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
Emisiones Dorsales	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Inflado del Cuerpo	9	6	9	3	6	3	3	2	1	1	0	43
Arqueo de la Cola	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Movimiento de cola (Tail Wagging)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Roce de mandíbulas	16	10	11	11	13	7	4	2	4	0	1	79
Realización de vueltas	14	11	21	9	9	5	1	4	9	0	0	83
TOTAL	67	54	61	40	43	24	18	22	27	3	3	370

Como puede observarse, las claves de cortejo más ampliamente utilizadas por las hembras coinciden casi en su totalidad con las de los machos, ya que estas realizaron los burbujeos (57 ocasiones), el roce de mandíbulas (79 ocasiones) y las vueltas (83 veces) con mayor frecuencia que el resto de los despliegues. Un hecho resaltante es que las hembras, además de las tres claves antes mencionadas, realizaron frecuentemente siseos (91) como clave de atracción y cortejo sobre los machos.

Por otra parte, es igualmente notorio que las hembras parecen no exhibir ciertas claves que son frecuentemente empleadas por los machos como son los rugidos, el headslapping, el jawclap, las emisiones dorsales y tanto el arqueado como el movimiento de la cola, pautas las cuales estuvieron poco o nada presentes entre los cortejos de las hembras.

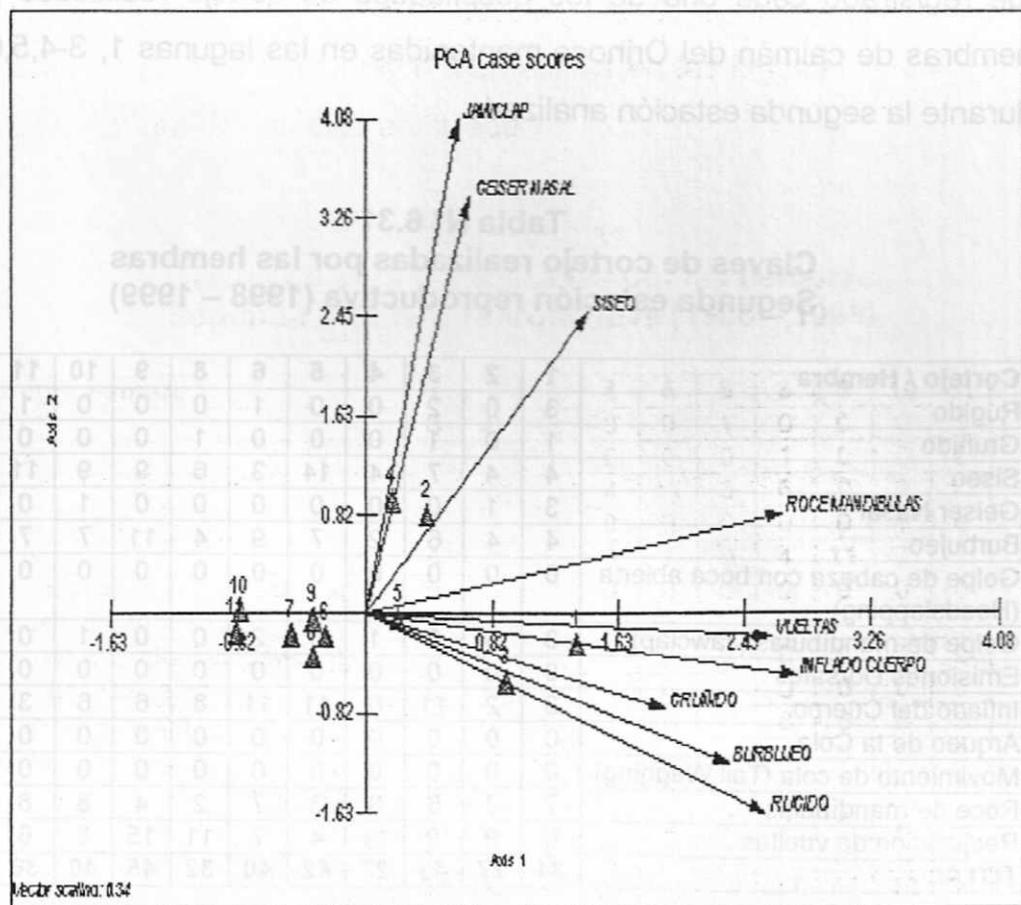
En el caso de las hembras, la mayoría de las claves fueron más frecuentemente realizadas por las dominantes, observándose que entre las primeras 5 hembras (1,2,3,4 y 5) en lo que a escala jerárquica se refiere,

desplegaron 265 (71 %) de las 370 realizadas por todas las hembras en dicha primera estación.

Las hembras denotadas con los números 10 y 11, las cuales fueron mantenidas en forma de pareja con los machos H e I durante la primera estación reproductiva realizaron únicamente 3 despliegues de cortejo cada una.

Al aplicarle a los resultados antes mencionados la técnica de componentes principales se obtuvo la siguiente Figura (N° 6.3).

Figura N° 6.3
Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo desarrolladas por las hembras
Primera estación reproductiva (1998-1999)



Para la primera estación, los dos primeros componentes principales explican un 75% de la variación total. Las hembras no se segregan de manera ordinal como los machos, pero se distingue un agrupamiento de las hembras subordinadas (6,7,8,9,10 y 11) mientras que las demás hembras se distribuyen más libremente para valores altos sobre el primer eje, el cual esta fuertemente asociado con las variables *roce de mandíbulas*, *vuelatas*, *inflado de cuerpo*, *gruñido*, *burbujeo* y *rugido* mientras que el segundo lo está con *jawclap* y *geiser nasal*.

Claves de cortejo desplegadas por las hembras durante la segunda estación analizada (1998-1999).

En la siguiente Tabla (N° 6.31) se muestra el número de veces en las cuales fue registrado cada uno de los despliegues de cortejo realizados por las hembras de caimán del Orinoco mantenidas en las lagunas 1, 3-4,5,6 y 7-8 durante la segunda estación analizada.

Tabla N° 6.31
Claves de cortejo realizadas por las hembras
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

Cortejo / Hembra	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11	Total
Rugido	3	0	2	0	0	1	0	0	0	1	7
Gruñido	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	3
Siseo	4	4	7	4	14	3	6	9	9	11	71
Geiser Nasal	3	1	0	0	0	0	0	0	1	0	5
Burbujeo	4	4	6	2	7	9	4	11	7	7	61
Golpe de cabeza con boca abierta (Headslapping)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Golpe de mandíbulas (Jawclap)	3	0	0	1	3	2	0	0	1	0	10
Emisiones Dorsales	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Inflado del Cuerpo	3	2	11	6	11	11	8	6	6	3	67
Arqueo de la Cola	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Movimiento de cola (Tail Wagging)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Roce de mandíbulas	7	7	6	3	3	7	2	4	8	8	55
Realización de vuelatas	6	9	9	11	4	7	11	15	8	6	86
TOTAL	34	27	43	27	42	40	32	45	40	36	365

Como se puede observar en la tabla antes expuesta, el tipo de preferencia de las hembras en cuanto al cortejo realizado no varió con respecto al presentado en la primera estación, siendo los siseos (71), los burbujeos (61 ocasiones), el roce de mandíbulas (55 ocasiones) y la realización de vueltas (86 veces) los más frecuentemente desplegados, sin haberse producido despliegues del tipo jawslapping, jawclap, arqueo o movimiento de cola.

Un hecho resaltante es que las hembras en esa segunda estación, realizaron un número similar de despliegues de cortejo (365) con respecto a la primera estación (370), aun cuando en dicha segunda estación, no se incluyeron los resultados provenientes de la hembra N° 7, la cual fue trasladada a EE.UU en forma de intercambio y que pudiera haber significado un aporte en lo que a dichos despliegues se refiere.

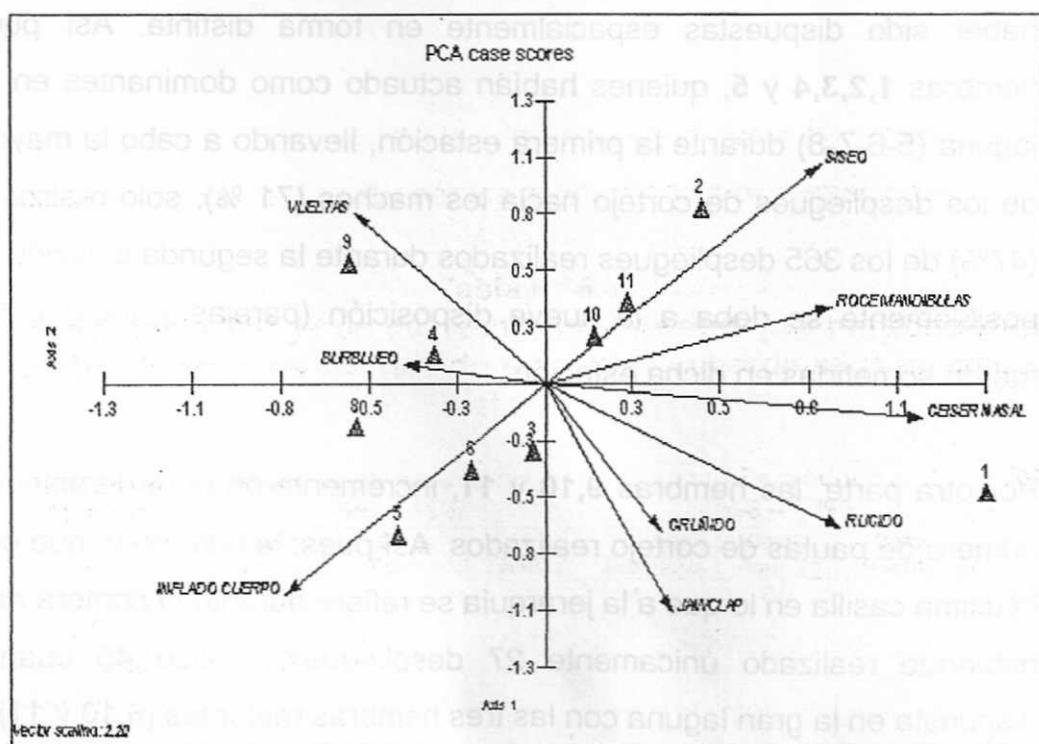
Durante la segunda estación analizada se observa un hecho interesante que es el de que a diferencia de la primera, las hembras dominantes no realizaron despliegues con más frecuencia que las subordinadas después de haber sido dispuestas espacialmente en forma distinta. Así pues, las hembras **1,2,3,4 y 5**, quienes habían actuado como dominantes en la gran laguna (5-6-7-8) durante la primera estación, llevando a cabo la mayor parte de los despliegues de cortejo hacia los machos (71 %), solo realizaron 173 (47%) de los 365 despliegues realizados durante la segunda estación, lo cual posiblemente se deba a la nueva disposición (parejas y tríos) a las que fueron sometidas en dicha estación.

Por otra parte, las hembras **9,10 y 11**, incrementaron considerablemente el número de pautas de cortejo realizados. Así pues, la número 9, que ocupaba la última casilla en lo que a la jerarquía se refiere durante la primera estación, habiendo realizado únicamente 27 despliegues, realizó 45 cuando fue dispuesta en la gran laguna con las tres hembras restantes (**6,10 y 11**).

Más notorio todavía fue el efecto de ubicación espacial de las hembras en los casos de las números **10** y **11**, quienes en la primera estación fueron ubicadas en pareja con dos machos jóvenes, realizando cada una de ellas solo 3 despliegues de cortejo hacia machos y en la segunda, al ocupar un puesto en el pequeño grupo de siete caimanes en la gran laguna 7-8, realizaron 40 y 36 eventos de cortejo respectivamente.

Al igual que para el análisis realizado en la primera estación, los resultados antes mencionados pueden observarse más fácilmente al aplicarles la técnica de análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés). Así pues, en la siguiente Figura N° 6.4 se pudo observar los resultados obtenidos a partir del análisis por la técnica de PCA en la segunda estación reproductiva.

Figura N° 6.4
Análisis de Componentes Principales sobre las claves de cortejo desarrolladas por las hembras
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



En contraste a la primera estación, para la estación 1998-1999, la distribución de las hembras y de las variables es tan desordenada como la de los machos en la misma estación. No se evidencia jerarquía alguna. Aquí no se puede hacer una buena separación dado que los dos primeros componentes acumulan solo un 58% de la variación total.

- **Diferencias encontradas en lo que a frecuencia de pautas de cortejo y territorialidad de acuerdo al rango jerárquico**

Aun cuando en los apartes anteriores se hizo una breve referencia a las diferencias encontradas en la frecuencia con que los individuos dominantes y subordinados de ambos sexos realizaron despliegues territoriales y de cortejo (asociados estos o no), a continuación se muestran dichas diferencias de acuerdo a los tipos de claves particulares (acústicas, visuales y táctiles) para ambas estaciones reproductivas estudiadas.

Machos

En la Tabla N° 6.32 se muestra la diferencia en lo que a frecuencia se refiere de los despliegues realizados por los machos en ambas estaciones

Tabla N° 6.32
Frecuencia (N)° y tipo de despliegues de cortejo y territorialidad realizados por los machos dominantes y subordinados en ambas estaciones

Categoría Machos	Estación Reproductiva 1 1997 - 1998			Estación Reproductiva 2 1998 - 1999			Total
	Desp. Acústicos	Desp. Visuales	Desp. Táctiles	Desp. Acústicos	Desp. Visuales	Desp. Táctiles	
Dominantes (A,B,C,D y E)	220	200	188	152	60	68	888
Subordinados (F,G,H,I)	52	38	40	92	45	39	306

Total	272	238	228	244	105	107	1.194
--------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	--------------

Nota: es importante acotar que en la segunda estación, los machos A y F no estuvieron presentes, por lo que dichos resultados no los incluyen.

Las categorías de dominancia y subordinación fueron establecidas a partir de diferencias notables en tamaño y agresividad de los animales en el grupo.

Como puede observarse, los machos dominantes realizaron un total de 888 (74%) despliegues de cortejo y territorialidad entre ambas estaciones, comparado con los subordinados, quienes realizaron 306 (26%) en total.

La tabla antes mostrada permite observar que los machos dominantes fueron más activos en lo que a despliegues se refiere, durante la primera estación, en la cual se encontraban todos agrupados en la gran laguna y donde realizaron un total de 608 despliegues (68,4%) de los 888 despliegues que realizaron entre ambas estaciones. En este caso, se debe tomar en cuenta lo referente a la nota indicada al pie de dicha tabla, en la cual se indica la ausencia del macho A durante la segunda estación reproductiva, en la cual los machos más grandes (dominantes) realizaron 280 (31,6%) del total de despliegues en ambas estaciones.

En el caso de los machos pequeños (subordinados), con la nueva distribución realizada durante la segunda estación reproductiva, se observó el efecto contrario, osea, que a diferencia del bajo número de despliegues realizados por estos (130) durante la primera estación, en la cual se encontraban agrupados con los machos dominantes, en la segunda, los subordinados incrementaron la frecuencia de despliegues, realizando un total de 176 (57%) del total realizado por los machos subordinados entre ambas estaciones. Al igual que en el caso anteriormente descrito (machos dominantes), los subordinados no contaron con el aporte, en lo que a frecuencia de despliegues se refiere, del macho F en la segunda estación, ya que este no se encontraba presente en la Agropecuaria en el segundo período estudiado.

En la misma tabla, se puede observar una tendencia de los machos dominantes y subordinados a realizar un número mayor de despliegues acústicos (37%), que visuales (32%) o táctiles (31%) en la primera estación analizada, aun cuando las diferencias encontradas en dicha estación no son tan notorias como durante la segunda, donde los despliegues acústicos conformaron el 53 % (244 de los 456 totales), y los despliegues visuales y táctiles presentaron frecuencias similares mientras que en la segunda los valores fueron menores (23 % y 24% respectivamente).

Hembras

En la Tabla N° 6.33 se muestra la diferencia en lo que a frecuencia se refiere de los despliegues realizados por las hembras en ambas estaciones

Tabla N° 6.33
Frecuencia (N°) y tipo de despliegues de cortejo y territorialidad realizados por las hembras dominantes y subordinadas en ambas estaciones

Categoría Hembras	Estación Reproductiva 1 1997 - 1998			Estación Reproductiva 2 1998 - 1999			Total
	Desp. Acústicos	Desp. Visuales	Desp. Táctiles	Desp. Acústicos	Desp. Visuales	Desp. Táctiles	
Dominantes (1,2,3,4,5,6)	123	39	137	87	44	79	509
Subordinados (7,8,9,10,11)	41	7	25	68	23	62	226
Total	164	46	162	155	67	141	735

Nota: es importante acotar que en la segunda estación, la hembra 7 no estuvo presente, por lo que dichos resultados no los incluyen.

Las categorías de dominancia y subordinación fueron establecidas a partir de diferencias notables en tamaño y agresividad de los animales en el grupo.

Al igual que en el caso de los machos, entre las hembras, resultaron las dominantes las que realizaron el mayor número de despliegues, con un total de 509 (69%) entra ambas estaciones, comparado con las subordinadas, quienes realizaron 226 (31%) en total.

La tabla 6.36 permite observar que las hembras dominantes fueron más activas en lo que a despliegues se refiere, durante la primera estación, en la cual se encontraban todas agrupadas en la gran laguna y donde realizaron un total de 299 despliegues (59%) de los 509 despliegues que realizaron entre ambas estaciones. En este caso, se debe tomar en cuenta lo referente a la nota indicada al pie de dicha tabla, en la cual se indica la ausencia de la hembra 7 durante la segunda estación reproductiva, en la cual las hembras dominantes realizaron 210 (41%) del total de despliegues en ambas estaciones.

En el caso de las hembras subordinadas, con la nueva distribución realizada durante la segunda estación reproductiva, se observó el efecto contrario, o sea, que a diferencia del bajo número de despliegues realizados por estas (73) durante la primera estación, en la cual se encontraban agrupadas con las hembras dominantes, en la segunda, las subordinadas incrementaron la frecuencia de pautas, realizando un total de 153 (68%) del total realizado por las hembras subordinadas entre ambas estaciones. Al igual que en el caso anteriormente descrito (hembras dominantes), las subordinadas no contaron con el aporte, en lo que a frecuencia de despliegues se refiere, de la hembra 7 en la segunda estación, ya que este no se encontró presente en la Agropecuaria en el segundo período estudiado.

En la misma tabla, se puede observar una tendencia de las hembras dominantes a realizar un número mayor de despliegues táctiles durante la primera estación (46%), que acústicos (41%) y visuales (13%) durante la primera estación reproductiva en la cual se encontraban agrupadas en la gran laguna, mientras que cuando fueron separadas en tríos y parejas durante la segunda estación, realizaron un número mayor de despliegues acústicos (41%) que visuales (21%) y táctiles (38%).

Por su parte, las hembras subordinadas tendieron a realizar un número mayor de despliegues acústicos en ambas estaciones (56% en la primera y 44% en la segunda), que visuales (10% en la primera y 15% en la segunda) y táctiles (34% en la primera y 41% en la segunda), aun cuando las diferencias entre los despliegues acústicos y táctiles no es notoria.

6.8 Evaluación de aspectos relacionados con la cópula del caimán del Orinoco en Puerto Miranda

En la Tabla N° 6.34 se resumen los eventos de cópula en el tiempo (cronología).

Tabla N° 6.34
Cronología de eventos de cópula por mes y por estación

Cópulas	ESTACION 1997-1998					
	Agosto	Sept.	Octubre	Noviembre	Diciembre	PICO
N° de Cópulas	1	8	19	26	6	21 Oct – 29 Nov
	ESTACION 1998-1999					
	Agosto	Sept.	Octubre	Noviembre	Diciembre	PICO
N° de Cópulas	0	6	17	15	3	14 Oct – 26 Nov

Nota: El período comprendido entre los meses de enero – julio no fue incluido por no haberse registrado ningún evento de cópula.

El mayor número de cópulas en Puerto Miranda se produjo entre los meses de octubre y noviembre en ambas estaciones analizadas. Así, en la tabla 6.38, se observa como para la primera estación, entre octubre y noviembre se totalizaron 45 (70%) de las 60 cópulas registradas en dicha estación, mientras que durante la segunda, ambos meses presentaron 32 (78%) de las 41 cópulas registradas. Los meses de septiembre y diciembre siguieron como tercero y cuartos según el número de cópulas, siendo agosto el mes menos activo al respecto.

Como puede observarse resultaron los meses de octubre y noviembre los de mayor actividad de cópulas en ambas estaciones, habiéndose producido entre esos dos meses 185 (59%) de los 312 despliegues durante la primera estación y 115 (60 %) de los 193 despliegues durante la segunda. El tercer mes más activo para los machos en lo que a cópula se refiere fue el de septiembre, aportando 63 (20%) en la primera estación y 43 (22%) en la segunda.

El pico de mayor actividad de cópulas en la primera estación resultó entre el 21 de Octubre y el 29 de Noviembre, mientras que para la segunda estación fue entre el 14 de octubre y el 26 de Noviembre.

• **Análisis del comportamiento de cópula en Puerto Miranda**

Independientemente del sexo del caimán que inicio el cortejo, una vez se presentó la cópula, esta se dio siempre en el agua, por lo general a nivel de la superficie y con un animal siempre sobre el dorso del otro.

De las 103 cópulas observadas durante ambas estaciones analizadas, se determinó que en 89 casos (86,4%), fueron los machos quienes se subieron sobre el dorso de las hembras (ver Foto N° 27 en el anexo fotográfico).

Una vez encima de estas, torcieron la cola de forma de oponer su cloaca a la de éstas y poder realizar una cópula efectiva.

En la mayoría de los casos, el animal que se encontraba arriba del otro permaneció parcialmente sumergido, mientras que el otro se encontró en la mayoría de los casos totalmente sumergido. Un hecho curioso fue el que las hembras 2 y 4, en casi todos los casos en que intervinieron en un evento de

copula mantuvieron el hocico fuera del agua, comportamiento el cual no fue presentado por ninguna de las hembras restantes.

La cópula por lo general se presentó sin que el macho o la hembra forzara al otro animal del sexo opuesto a realizarla, aun cuando en dos episodios, se observó como un macho que había sido rechazado en varias oportunidades por una determinada hembra, al cabo de un tiempo, terminó por agredirla y corretearla por la laguna hasta acorralarla e incitarla a la copula, por medio de la emisión de rugidos y contacto físico agresivo.

- **Análisis del número y frecuencia de cópulas entre machos y hembras de caimán del Orinoco en Puerto Miranda**

A continuación se muestra (Tabla N° 6.35) la frecuencia de cópula de machos y hembras durante la primera estación analizada (1997-1998).

Tabla N° 6.35
Registro de cópulas entre machos y hembras
Primera estación reproductiva (1997-1998)

M / H	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Total
A	4	2	6	3	2	2	3	0	1			23
B	1	1	2	0	5	1	0	0	0			10
C	1	3	0	2	1	0	2	0	0			9
D	0	0	1	0	0	2	1	0	1			5
E	1	2	1	0	3	1	0	0	2			10
F	0	0	1	0	0	0	1	0	0			2
G	0	0	0	0	0	2	0	0	1			3
H										0	0	0
I										0	0	0
Total	7	8	11	5	11	8	7	0	4	0	0	62

Nota: Al analizar la tabla anterior se debe recordar que los machos H e I solo tuvieron acceso a las hembras 10 y 11, ya que se encontraban ubicados en forma de parejas en las lagunas N° 1 y 3-4, por lo que los recuadros sombreados indican imposibilidad de interactuar dadas las distribuciones de los caimanes.

En la tabla N° 6.35, se puede observar que los machos dominantes intervinieron en un mayor número de eventos de cópula que los subordinados. No así en el caso de las hembras, donde el número de cópulas fue similar.

Para determinar preferencias de individuos y rangos jerárquicos durante los eventos de cópulas, se hizo un test chi-cuadrado previo agrupamiento de los individuos como grandes ó pequeños de acuerdo al mismo esquema usado para analizar las interacciones de cortejo (Tabla N° 6.36).

Tabla N° 6.36
Agrupamiento de las interacciones según tamaño de machos y hembras

M / H	Grandes	Pequeñas	Total
Grandes	39	8	47
Pequeños	11	4	15
Total	50	12	62

Una vez agrupados se procedió a analizar por medio del uso de una matriz transformadora, la prueba de preferencia (Tabla N° 6.37).

Tabla N° 6.37
Prueba de preferencias de cópula

M / H	Grandes	Pequeñas	Total
Grandes	24	12	36
Pequeños	18	9	27
Total	41	21	62

$$\text{Valor de } P = 0.0000497 / \chi^2 = 16.21 / g.l = 1$$

El valor bajo de p para el contraste revela que efectivamente hay desviación del patrón esperado por azar, ya que al comparar detalladamente las matrices, se nota que hubo un mayor número de cópulas que las esperadas entre individuos grandes.

Los análisis antes realizados se ven corroborados cuando se analizan por medio de porcentajes los resultados obtenidos. Así pues, el número de cópulas por macho varió entre 0 y 23, siendo los machos dominantes, y en especial el macho **A**, los que tuvieron acceso a las hembras con más frecuencia y copularon con estas. Así, se observa que el macho **A** se vió incluido en 23 (37%) de las cópulas registradas, mientras que los machos **B, C y E** contabilizaron 28 (45%) de las cópulas entre los tres.

Por otra parte, los machos subordinados denotados como **F y G** en la laguna grande solo realizaron 2 y 3 cópulas respectivamente, las cuales fueron llevadas a cabo con hembras pequeñas o subordinadas, con la excepción de dos casos en que la hembra **6** copuló con el macho **G**.

En el caso de los dos machos que fueron mantenidos en forma de parejas durante esa primera estación reproductiva, como son **H e I**, se pudo observar que no realizaron ninguna cópula con las dos hembras presentes en sus lagunas.

Analizando las hembras, se pudo observar que durante la primera estación, el número de veces que copularon las dominantes y subordinadas no resultó tan diferente como en el caso de los machos, ya que como se ve en la tabla antes mostrada, la hembra **1 y 2** realizaron el mismo número de cópulas que las hembras **6 y 7** (realizando entre 7 y 8 cópulas cada una), mientras que las hembras **3 y 5** copularon 11 veces cada una con varios de los machos ubicados en la gran laguna. Un hecho curioso fue que la hembra **8**, no permitió la cópula con ninguno de los machos que la cortejaron durante dicha estación reproductiva y aun siendo de mayor talla que la hembra **9** y casi de la misma talla que la **7 y la 8**, se mostró poco dispuesta a la cópula.

A continuación se muestra (Tabla N° 6.38) la frecuencia de cópulas durante la segunda estación analizada (1998-1999).

Tabla N° 6.38
Registro de cópulas entre machos y hembras
Segunda estación reproductiva (1998-1999)

M / H	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11	Total
B	4										4
C			4								4
D		3		5							8
E					8		6				14
G						3		4	1	2	10
H						1		2	0	0	3
I						0		1	0	1	2
Total	4	3	4	6	6	4	3	7	1	3	41

Nota: Los espacios sombreados significan la imposibilidad de interacciones ya que los animales se encontraban en distintas lagunas.

Como puede observarse (Tabla N° 6.38), el número de cópulas realizadas por los caimanes que fueron considerados como dominantes dentro del grupo mantenido en la gran laguna durante la primera estación, disminuyó al distribuirlos en parejas y tríos durante la segunda estación, a excepción del macho E, quien al igual que en el caso de los cortejos, donde se observó que resultó uno de los más activos al respecto, en el caso de las cópulas, se comportó de igual forma, copulando 14 veces con las dos hembras que conformaban ese trío (hembras 5 y 8).

Al no encontrarse presentes los machos A y F, y tal vez debido a la nueva distribución, el número total de cópulas se ve reducido en la segunda estación (41 en total), con respecto al total de la primera estación (60).

Es notorio el hecho que los dos caimanes que fueron mantenidos en forma separada durante la primera estación (H e I) sin copular en ella, procedieran a hacerlo durante la segunda estación, en la cual fueron ingresados al pequeño grupo mantenido en la laguna 7-8. Estos machos copularon 3 y 2

veces respectivamente, accediendo a 2 o 3 hembras según sea el caso y estando incluida entre dichas hembras, la número **6**, considerada durante la primera estación como dominante.

Entre las hembras, al igual que durante la primera estación, fueron pocas las diferencias encontradas en lo que al número de veces con que cada una de ellas copuló en la segunda estación. Así pues, se pudo observar que las cópulas variaron entre 1 y 7, siendo la hembra **9** ubicada en la laguna 7-8, la que copuló más veces en dicha segunda estación. Este hecho es resaltante ya que dicha hembra se mantuvo poco activa sexualmente durante la primera estación, debido principalmente a su condición de subordinada, mientras que en la segunda, dado que el grupo de hembras con el cual fue agrupada en la laguna 7-8 resultó variable en talla siendo dos de ellas (**10** y **11**) más pequeñas y una sola de mayor talla (**6**) y que el espacio en el que podía desenvolverse era mayor pues no se encontraba bajo el efecto de dominancia de las otras 7 hembras.

En el caso de las hembras que resultaron dominantes durante la primera estación reproductiva, como es el caso de las hembras **1,2,3,4** y **5**, se observó una ligera disminución, aunque no significativa en lo que al número de cópulas que efectuaron, lo cual posiblemente se debe a la diferente distribución a la que fueron sometidas, pasando de un grupo grande (9 hembras y 7 machos) a componer tríos y parejas en la segunda estación

Por otro lado, las hembras **10** y **11**, quienes no efectuaron cópulas durante la primera estación en la que compusieron parejas con los machos **H** e **I**, copularon efectivamente durante la segunda estación, cuando fueron sometidas a la nueva distribución de grupo (3 machos y 4 hembras) en la laguna 7-8. Así pues, la hembra **10** fue observada copulando al menos una vez con el macho **G** y realizando varios intentos de cópula con los machos **H**

e I durante la segunda estación. Aun cuando esos intentos de cópula no fueron contados como tal en los resultados por la dificultad de observar si después de la monta se dio la cópula, es posible que algunos de ellos hayan ocurrido. En el caso de la hembra 11, se observaron al menos tres cópulas, 2 con el macho G y 1 con el macho I.

• **Análisis de la duración de los eventos de cópula registrados en Puerto Miranda**

A continuación (Tabla N° 6.39) se muestra la duración de los eventos de cópula en ambas estaciones (minutos - segundos).

Tabla N° 6.39
Registro de duración de las cópulas en ambas estaciones analizadas

EVENTO N°	DURACION (minutos)	EVENTO N°	DURACION (minutos)	EVENTO N°	DURACION (minutos)
1	2.4	35	2.3	69	7.0
2	0.34	36	2.3	70	0.58
3	3.2	37	1.3	71	2.7
4	2.3	38	6.5	72	1.1
5	0.36	39	1.4	73	3.5
6	0.49	40	1.3	74	1.4
7	5.5	41	4.1	75	4.7
8	1.0	42	2.35	76	4.1
9	3.1	43	1.1	77	3.4
10	3.5	44	3.33	78	1.2
11	1.1	45	0.29	79	1.25
12	0.57	46	1.7	80	13.7
13	3.1	47	6.2	81	1.5
14	5.4	48	6.8	82	9.1
15	1.8	49	4.4	83	0.57
16	1.5	50	3.0	84	6.1
17	3.4	51	11.1	85	0.39
18	6	52	1.7	86	6.3
19	2.2	53	3.17	87	3.1
20	7.1	54	14.3	88	2.3
21	1.1	55	12.3	89	2.1
22	2.4	56	5.6	90	0.54
23	3.1	57	2.1	91	1.3
24	8.1	58	1.3	92	1.8
25	1.9	59	0.56	93	0.35

26	0.49	60	0.39	94	1.0
27	7.1	61	7.1	95	0.49
28	3.6	62	3.2	96	5.1
29	5.4	63	5.2	97	2.3
30	5.4	64	0.49	98	1.5
31	3.6	65	3.1	99	0.20
32	2.44	66	3.3	100	0.12
33	6.1	67	1.6	101	5.1
34	0.47	68	0.56		
Valor mínimo = 0.12 minutos					
Valor Máximo = 14.30 minutos					
Media = 3.28					
Desv. Stand = 2.93					

Como puede observarse en la tabla N° 6.39, el número total de cópulas registradas fue de 103, variando estas en lo que a duración se refiere entre 0.12 y 14.3 minutos de duración y siendo el promedio de estas de 3.28 minutos.

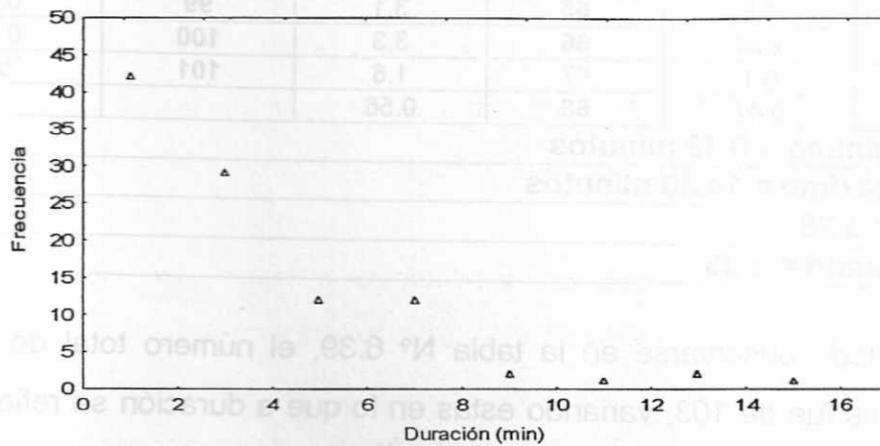
Los datos pueden ser agrupados por intervalos de dos minutos de anchura para hacer el conteo de frecuencia (véase la siguiente Tabla N° 6.40 de estadística descriptiva).

Tabla N° 6.40
Registro de duración de las cópulas en ambas estaciones analizadas

Duración del Intervalo	Frec. Absoluta	Frec. Acumulada	Frecuencia porcentual
$0 <= x < 2$	42.00	42.00	41.58
$2 <= x < 4$	29.00	71.00	28.71
$4 <= x < 6$	12.00	83.00	11.88
$6 <= x < 8$	12.00	95.00	11.88
$8 <= x < 10$	2.00	97.00	1.98
$10 <= x < 12$	1.00	98.00	0.99
$12 <= x < 14$	2.00	100.00	1.98
$14 <= x < 16$	1.00	101.00	0.99

Una gráfica de frecuencias de intervalo vs. duración de la cópula puede ajustarse a una distribución exponencial con parámetro de caída igual a 0.26689269 cuyo inverso da un valor esperado de 3.7468242 minutos, valor cercano a la media de los datos que es de 3.28 minutos.

Figura N° 6.5
Frecuencia de intervalos vs duración de la cópula para ambas estaciones reproductivas



Ajuste exponencial: $y = ae^{(bx)}$	Valor de los coeficientes
A =	56,531919
B =	-0,26689269
Error Standard	2.8151202
Coefficiente de correlación	$r = 0.98$ $\rho = 0.00001$ g.l = 6

Valor esperado según ajuste = $(1/b) = 3,7468242$

La presencia de una distribución exponencial para la duración de las cópulas podría significar que estas se suceden en el tiempo de una forma azarosa siguiendo una distribución de Poisson. Pero esto último solo se puede verificar si se hace el conteo de cuantas cópulas se observan en un intervalo de tiempo determinado (un experimento distinto no realizado durante este estudio).

6.9 Evaluación de aspectos relacionados con el período de gestación del caimán del Orinoco en Puerto Miranda

El período de gestación de las hembras observado en Puerto Miranda varió entre 51 y 71 días en la primera estación y 56 y 73 días en la segunda, después de la última cópula registrada y hasta la puesta de los huevos.

Por supuesto, estos valores pudieron variar dado que es probable que se haya producido alguna otra cópula durante los días en los cuales no se realizaron observaciones. Es por esto que los valores antes mencionados deben ser tomados como estimativos.

Durante el período de gestación, el comportamiento de machos y hembras cambio drásticamente en las lagunas y a su vez fue diferente entre ambas estaciones. Así pues, en el caso de los machos, durante la primera estación, estos, una vez cesado el período de cópulas, se tornaron menos territoriales y agresivos, reduciéndose así el número de persecuciones y despliegues territoriales que habían caracterizado el período reproductivo antes mencionado.

Por lo general, fueron solo los machos **A** y **B**, quienes continuaron patrullando, aun cuando con menos frecuencia, la gran laguna, repartiéndose prácticamente una porción de esta y agrediendo muy esporádicamente a los restantes machos allí presentes, estando dichas agresiones asociadas a los períodos de alimentación.

El comportamiento de estos machos cambió durante el período de gestación correspondiente a la segunda estación reproductiva, ya que los machos **B,C,D** y **E**, los cuales fueron repartidos en tríos y parejas durante dicha

estación, se mantuvieron poco activos con respecto a la primera estación, realizando pocos o ningún despliegue territorial dentro de las lagunas que ocupaban. Por su parte, los machos **G,H e I** mantenidos en la laguna 7-8 durante el segundo período analizado permanecieron más activos durante el período de gestación de las hembras, sobre todo en el caso del macho **G**, quien una vez finalizada la estación de apareamientos, se mantuvo patrullando la laguna y delimitando su territorio, el cual prácticamente ocupó por completo, relegando a los dos restantes machos a mantenerse en las periferias de la gran laguna.

En el caso de las hembras, durante ambos períodos estudiados, su comportamiento se volvió más agresivo durante la gestación, ya que se mantuvieron cerca de los montículos de arena destinados como nidos, delimitando sus territorios en esos espacios y en algunos casos agrediendo por estos.

Este comportamiento agresivo no fue observado frecuentemente durante los restantes períodos (territorialidad, cortejo y cópula) entre las hembras, generándose la mayor competencia en esa época. Dicha competencia y variación del comportamiento delimitó en ambas estaciones cual de las hembras ponían en cada nido.

Durante ese período, las hembras se mantuvieron muy cerca de la zona de anidación seleccionada y con el hocico casi permanentemente pegado a la playa o ribera que contenía el nido, repeliendo tanto a machos como a hembras que se acercaran a ese sector. Este comportamiento fue más marcado entre las hembras dominantes, ya que las subordinadas se mantuvieron recorriendo las distintas playas, sobre todo en la primera estación (1997-1998) en la que se encontraban conformando el gran grupo y donde la competencia fue mayor.

Dichas hembras subordinadas se acercaron esporádicamente a las zonas de anidación, siendo repelidas en la mayoría de los casos por las hembras dominantes, por medio de gruñidos o persecuciones y en dos casos con persecuciones que finalizaron en mordiscos en las patas y cola de la subordinada.

6.10 Evaluación de aspectos relacionados con el período de anidación del caimán del Orinoco en Puerto Miranda

A continuación se muestra (Tabla N° 6.41) un resumen de los eventos de nidificación en el tiempo (cronología).

Tabla N° 6.41
Cronología de eventos de anidación por hembra (ambas estaciones)

Hembra N°	Excavación de nidos falsos		Anidación	
	1997-1998	1998-1999	1997-1998	1998-1999
1	6 - 11 Feb	6 Feb	12 - 2 - 98	8 - 2 - 99
2	4 - 5 Feb	22 Feb	6 - 2 - 98	23 - 2 - 99
3	7 - 10 Feb	4 - 7 Feb	11 - 2 - 98	8 - 2 - 99
4	6 - 10 Feb	7-9 Feb	11 - 2 - 98	10 - 2 - 99
5	26 - 29 Ene	28 Ene - 2 Feb	30 - 1 - 98	3 - 2 - 99
6	12 - 14 Feb	1 - 4 Ene	15 - 2 - 98	4 - 1 - 99
7	18 - 22 Feb	----	23 - 2 - 98	----
8	28 Feb - 2 Marzo	19 - 21 Feb	3 - 3 - 98	23 - 2 - 99
9	5 - 9 Mar	5 - 7 Feb	9 - 3 - 98	8 - 2 - 99
10	----	21- 25 Ene	----	26 - 1 - 99
11	----	1 - 5 Feb	----	6 - 2 - 99

Se observa que las anidaciones falsas en la primera estación comienzan entre la última semana de enero y la primera de Febrero para las cinco hembras mayores, con un ligero adelanto para la hembra 5. Las demás hembras se van segregando con relación a su tamaño a lo largo del trimestre.

Esta segregación en el tiempo no se observa para el primer trimestre en la segunda estación reproductiva, donde de hecho, una de las hembras subordinadas (la número 6) comienza las anidaciones falsas

En el caso de las anidaciones definitivas, se observa que en ambas estaciones, se presentan una vez finalizado el período de anidaciones falsas, con segregación temporal en la primera estación y en forma desordenada en la segunda.

En el caso de la excavación de falsos nidos, se puede observar como todas las hembras los realizaron en el período abarcado por los meses de enero y febrero, con las únicas excepciones de las hembras 8 y 9 en la primera estación, quienes lo hicieron en marzo.

Dichas anidaciones tentativas precedieron a las definitivas en un intervalo aproximado de 1 a 5 días; dichas anidaciones variaron entre las hembras analizadas en lo que a cronología se refiere. Durante la primera estación, dicho período presentó un promedio de 3.8 días antes de la anidación definitiva, mientras que para la segunda estación, dicho promedio fue de 3.5 días, lo que implica que casi todas las hembras colocaron nidos tentativos entre 3 y 4 días antes de la anidación final.

No se observaron tendencias en cuanto a la cronología de anidaciones tentativas entre hembras adultas o jóvenes, ni tampoco entre dominantes o subordinados en ambas estaciones.

Se pudo observar, es que existieron diferencias en lo que a los días en que se realizaron dichas anidaciones tentativas entre ambas estaciones para cada una de las hembras. Así pues, en la tabla 6.44 se observa por ejemplo, como la hembra 1 realizó nidos tentativos durante cuatro días en la primera

estación y durante uno solo en la segunda. Lo mismo ocurrió con la hembra 2. Por otra parte, el resto de las hembras mantuvieron semejante el número de días en los cuales realizaron las anidaciones tentativas en ambas estaciones analizadas.

Se puede observar que durante la primera estación, de las nueve hembras que anidaron, seis (6) de ellas lo hicieron en el mes de febrero, mientras que una (1) lo hizo en forma definitiva a finales de enero (día 30) y dos (2) de ellas (las más pequeñas), lo hicieron en marzo. En la segunda estación, de las diez (10) hembras que anidaron, solo dos de ellas (las número 6 y 10) anidaron en enero, mientras que las demás lo hicieron en febrero.

Estos resultados muestran que fue el mes de febrero el preferido por las hembras para la anidación definitiva, habiéndose dado 6 (67%) de las anidaciones en la primera estación y 8 (80%) en la segunda.

Así pues, durante la primera estación analizada, se observa como el pico de anidaciones tentativas se encontró entre el 6 y el 18 de febrero, mientras que durante la segunda estación, dicho pico se ubicó entre el 4 de enero y el 21 de febrero.

El pico de anidación definitiva en la primera estación resultó entre el 11 y el 23 de febrero, mientras que durante la segunda estación, se encontró entre el 6 y el 23 de febrero.

• **Interacciones de competencia por zonas de nidificación**

Al igual que los machos rivalizaron por los territorios reproductivos disponibles en las distintas lagunas ubicadas en Puerto Miranda, las hembras lo hicieron por las zonas de nidificación en ambas estaciones.

Estas, procedieron a competir de distintas formas por los nidos, ya fuera realizando despliegues de agresividad, empujándose ya cuando dos o más se encontraban encima del montículo o agredándose físicamente (2 veces observado), por medio de mordiscos en la cola y las patas traseras en el agua.

Por lo general prevalecieron las acciones en las que no se dió contacto físico entre las hembras, donde por lo general, las más grandes intimidaron a las que se acercaban a inspeccionar la posible zona de nidificación por medio de la emisión de sonidos o acercándose a estas. En la Tabla N° 6.42 se muestran los eventos de interacciones competitivas realizados por las hembras en las zonas de anidación (estación 1997-1998).

Tabla N° 6.42
Interacciones competencia por zonas de nidificación hembra - hembra
Lagunas 5-6-7-8. Estación reproductiva 1997 - 1998

H/H	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
1		0	4	0	1	0	0	4	0	9
2	0		1	0	0	1	0	0	3	5
3	0	0		0	1	0	1	0	0	2
4	0	1	0		0	0	3	0	0	4
5	0	0	0	0		0	1	2	1	4
6	1	0	0	1	0		0	1	0	3
7	0	0	1	0	0	0		0	1	2
8	0	0	0	0	1	1	0		1	3
9	0	0	0	0	1	0	0	2		3
Total	1	1	6	1	4	2	5	9	6	35

Nota: Las hembras 10 y 11 ni fueron incluidos en este análisis pues al estar ubicadas con un macho cada una dentro de las lagunas 1 y 3-4 en la primera estación, no fueron sometidas a competencia alguna.

Durante la primera estación, las nueve hembras interactuaron 35 veces compitiendo por los nidos. Dichas interacciones variaron entre 1 y 9, siendo los valores ganancia y pérdida de estas, poco dependientes de la posición jerárquica. Así pues, se puede observar como la hembra 1, a la que le

correspondió la mayor posición jerárquica en la primera estación, ganó 9 encuentros competitivos por nidos y perdió uno solo (con la hembra 6).

Las hembras **2,4** y **5** siguieron en interacciones competitivas ganadas y las hembras más pequeñas, denotadas como **7,8** y **9** fueron las que ganaron un menor número (2,3 y 3 respectivamente) de peleas por los nidos y las que más perdieron (5,9 y 6 respectivamente).

Los resultados antes analizados se ven complementados con la aplicación de un estadístico (Test de Wilcoxon) que permitió determinar la posible asociación entre la selección de zonas de anidación por las hembras según su jerarquía.

El test de Wilcoxon dio en este caso un valor de p igual a 0.16143, lo que significa que no existen razones para suponer que existe una ventaja asociada al tamaño de la hembra en lo que a delimitación de la zona de nidificación se refiere ($Z=1.40$).

Estos valores variaron muy poco al compararlos con los encontrados durante la segunda estación. Se debe acotar que en dicha estación, la distribución de las hembras varió, habiendo permanecido juntas en un trío las hembras **2** y **4** y las **5** y **8**, así como en un pequeño grupo las hembras **6,9,10** y **11**. Durante la segunda estación, el número e intensidad con la que se produjeron las interacciones competitivas por las zonas de anidación variaron con respecto a la primera estación (Tabla N° 6.43).

Tabla N° 6.43
Interacciones competitivas por zonas de nidificación hembra - hembra
Lagunas 1,3-4,5,6 y 7- 8
Estación reproductiva 1998 - 1999

H/H	2	4	5	6	8	9	10	11	Total
2		6							6
4	1								1
5					4				4
6						4	1	0	5
8			1						1
9				0			2	1	3
10				0		1		0	1
11				0		0	1		1
Total	1	6	1	0	4	5	4	1	22

Nota: Los recuadros sombreados significan la imposibilidad que las dos hembras involucradas interactúen dadas las distribuciones realizadas.

Como puede observarse (Tabla 6.43), el número de interacciones competitivas por los nidos se vió reducida en número, posiblemente por la ausencia de la hembra 7, así como por la agrupación de las hembras en tríos y parejas, presentándose un único y pequeño grupo de cuatro (4) en la gran laguna, a diferencia de la primera estación donde el grupo fue de nueve (9).

Así pues, la hembra 1 no intervino competitivamente en la segunda estación ya que fue ubicada sola con un macho en la laguna 1; las hembras 2 y 4 fueron ubicadas con otro macho en la laguna 5 y entre ellas se presentaron siete (7) interacciones, seis de las cuales ganó la hembra denotada como 6 y una la hembra 2. En el caso de las hembras 5 y 8 mantenidas en trío con el macho E en la laguna 6, la primera ganó cuatro de las cinco interacciones competitivas ocurridas y en el caso del pequeño grupo de cuatro hembras mantenidas en la laguna 7-8 durante la segunda estación, se pudo observar que se presentaron 10 interacciones, 5 de las cuales ganó la hembra dominante para esa estación (hembra 6) y las restantes cuatro se repartieron entre las restantes tres hembras, siendo las dos más pequeñas (10 y 11) las que ganaron menos interacciones.

• **Preferencia de las zonas de nidificación por parte de cada hembra en ambas estaciones**

Aun cuando no se registraron las condiciones climáticas (temperatura y humedad) a las cuales se encontraban expuestos los diferentes montículos de arena destinados a la nidificación, se analizaron las preferencias de las hembras de acuerdo a los nidos seleccionados. Para esto se tabularon los montículos seleccionados por las distintas hembras para establecer los nidos. Así pues, en la Tabla N° 6.44 se muestran los resultados antes mencionados.

Tabla N° 6.44
Preferencia de zonas de nidificación por las hembras
Lagunas 5-7-8
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

H/NIDO	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9
1	---	---	X	---	---	---	---	---	---
2	---	---	---	---	---	---	X	---	---
3	---	X	---	---	---	---	---	---	---
4	---	---	---	---	X	---	---	---	---
5	X	---	---	---	---	---	---	---	---
6	---	---	---	---	X	---	---	---	---
7	---	---	---	---	---	X	---	---	---
8	---	---	X	---	---	---	---	---	---
9	X	---	---	---	---	---	---	---	---
Total	2	1	2	0	2	1	1	0	0

Nota: Las hembras 10 y 11 fueron excluidas de este análisis (estación 1997-1998) ya que no realizaron anidación alguna.

Como puede observarse, las nueve hembras seleccionaron tres de los nidos con preferencia (nidos 1,3 y 5), anidando dos hembras en cada uno de ellos. Por otra parte, en los nidos 2,6 y 7 anidaron una hembra en cada uno, mientras que los nidos 4,8 y 9 no fueron seleccionados por ninguna de las hembras para anidar en la primera estación.

En el caso de la segunda estación y como se ve en la siguiente Tabla (N° 6.45), la preferencia por las zonas de nidificación varió de acuerdo a la nueva disposición de los montículos destinados para ello y a la nueva distribución de las hembras.

Tabla N° 6.45
Preferencia de zonas de nidificación por las hembras
Lagunas 1,3-4,5,6 y 7-8
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

H/Nido	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14	N15	N16	N17	N18
1																	---	X
2													---	X				
3															X	---		
4													X	---				
5										---	X	---						
6	X	---	---	---	---	---	---	---	---									
8										X	---	---						
9	---	---	X	---	---	---	---	---	---									
10	X	---	---	---	---	---	---	---	---									
11	---	---	---	---	X	---	---	---	---									
Total	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1

Nota: Los cuadros sombreados indican la imposibilidad de las hembras de acceder a los nidos ya que estos no se encontraban en sus respectivas lagunas.

En esta segunda estación, la hembra **1** pudo seleccionar únicamente entre 2 nidos dentro de la laguna (nidos 17 y 18), habiendo anidado en el segundo de ellos (18). Lo mismo ocurrió con la hembra **3** quien igualmente dispuso de dos nidos en su laguna.

Las diferencias comenzaron a presentarse en los casos en que dos o más hembras se encontraban presentes en las lagunas compitiendo por una zona de nidificación. Así pues, las hembras **2** y **4** compitieron por los nidos 13 y 14 ubicados en la laguna 5, habiendo anidado primero la hembra **4** en el nido 15 y posteriormente la hembra **2** en el 14.

En el caso de las hembras **5** y **8**, quienes se encontraron ubicadas en la laguna 6, la cual contó con tres nidos (10,11 y 12), se observó una mayor competencia por las zonas de anidación que en los casos anteriores, habiendo sido la hembra **5** quien ganó el mayor número de interacciones de competencia y seleccionando el nido 11. Por otra parte, la hembra **8** anido en el nido 10.

En el caso del pequeño grupo de 4 hembras mantenidas en la laguna 7-8 durante esa estación, se pudo observar que de los nueve nidos ofrecidos, estas prefirieron el nido 1 en el que anidaron las hembras **6** y **10**, así como los nidos 3 y 5, donde anidaron las hembras **9** y **11** respectivamente. Como puede observarse, esos 3 nidos fueron los escogidos durante la primera estación reproductiva por seis de las hembras presentes en la gran laguna.

- **Registro de nidificaciones tentativas**

En ambas estaciones, las hembras de caimán del Orinoco mantenidas en Pto. Miranda realizaron excavaciones tentativas o nidos falsos los días previos a la construcción del nido definitivo.

Estas hembras procedieron de la misma forma que lo hicieron para la construcción de los nidos definitivos, solo que abandonaron la excavación en algún momento del período de construcción. Así pues, fueron observadas excavando nidos falsos en ambas estaciones (Ver Tablas N° 6.46 y 6.47).

Tabla N° 6.46
 N° de visitas al nido previas a la nidificación
 Lagunas 5-7-8
 Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

Visitas / Nido	Hembra N°								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
N 1	1	---	---	---	3	---	---	---	2
N 2	---	---	2	---	---	---	---	---	---
N 3	4	---	---	---	---	---	---	4	---
N 4	---	---	---	---	---	---	---	---	---
N 5	---	---	1	5	---	3	---	---	---
N 6	---	---	---	---	---	---	3	---	---
N 7	---	3	---	---	---	---	3	---	---
N 8	---	---	---	---	---	---	---	---	---
N 9	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Total	5	3	3	5	3	3	6	8	2

Nota: Los nidos N° 10 y 11 ubicados en la laguna N° 3-4 y el nido N° 12 ubicado en la laguna N° 1 no fueron incluidos en el análisis de esta estación (1997 – 1998) debido a que las hembras presentes en dichas lagunas no anidaron.

Como puede observarse en la tabla 6.46, el número de anidaciones tentativas varió entre 2 y 8 durante la primera estación reproductiva, siendo las hembras 7 y 8 (36%) quienes realizaron el mayor número (6 y 8 intentos respectivamente).

Las hembras 1 y 4 siguieron a las antes mencionadas con 5 nidos falsos cada una (26%), mientras que las hembras 3,5,6 y 9 realizaron números similares de intentos (2 ó 3).

En el caso de la segunda estación, el número de falsos nidos resultó menor, observándose los resultados obtenidos en la siguiente Tabla (N° 6.47).

Tabla N° 6.47
 N° de visitas al nido previas a la nidificación
 Lagunas 1,3-4,5,6,7-8
 Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

Visitas / Nido	Hembra N°									
	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11
N 1						---		---	2	---
N 2						---		---	---	1
N 3						2		---	---	---
N 4						---		1	---	3
N 5						---		---	---	---
N 6						2		1	---	---
N 7						---		---	---	---
N 8						---		---	---	---
N 9						---		---	---	---
N 10					1		2			
N 11					---					
N 12					3					
N 13		1		1						
N 14		---		1						
N 15			---							
N 16			3							
N 17	1									
N 18	---									
Total	1	1	3	2	4	4	4	2	2	4

Nota: Los recuadros sombreados significan la imposibilidad de las hembras en nidificar en esos nidos, dadas sus condiciones de distribución.

Como puede observarse, el número de nidos tentativos en esta estación varió entre 1 y 4, notándose que disminuyó en comparación con la primera estación. Las hembras que menos nidos falsos construyeron fueron las denotadas como **1,2,4,9** y **10** (1 a 2 intentos), mientras que las hembras **3,5,6,8** y **11** realizaron entre 3 y 4 intentos cada una, siendo el promedio total de 2.7.

- **Procedimiento de construcción de los nidos verdaderos por parte de las hembras**

Por lo general, la hembra procedió a realizar la excavación de "nidos falsos" mencionada en el aparte anterior, durante las noches previas a la deposición

de los huevos. Estas visitas previas a la nidificación se presentaron entre 1 y 6 días antes, con días intercalados en los cuales no excavaron y se limitaron a mantenerse cerca de la zona seleccionada como nido.

La construcción del nido definitivo resultó por lo general rápida para lo que se encuentra reportado en la literatura (hasta 6 horas), ya que las 2 hembras a las cuales se les observó construyendo el nido, realizaron la excavación, puesta de los huevos, cobertura del nido y desplazamiento hacia el agua entre 2.4 horas (hembra 3 en la primera estación) y 3,31 horas (hembra 6 en la segunda estación).

Las dos hembras observadas durante la construcción del nido procedieron de forma similar. Dicho procedimiento podría resumirse de la siguiente forma:

La hembra, después de haberse mantenido durante días muy cerca de la playa de nidificación y haber subido a esta para excavar nidos tentativos, se colocó encima del montículo de arena y procedió a excavar con sus patas traseras en forma arrítmica y descansando cada cierto tiempo; dicho proceso de excavación fue variable entre 1.2 y 2 horas, durante las cuales, las hembras, a medida que excavaban, limpiaban la zona empujando la arena excavada con las patas traseras y la cola.

Una vez finalizada la excavación del hoyo, las hembras se colocaron encima de la cámara destinada a alojar los huevos, posicionando la cloaca encima de esta. Posteriormente, después de un período variable entre 10 y 23 minutos comenzó con la puesta de los huevos. Durante dicho período, la hembra mantuvo las extremidades posteriores pegadas al cuerpo y abrió la boca en forma arrítmica a medida que ponía los huevos, pudiéndose observar el esfuerzo que esta realizaba a medida que pasaban los huevos por su tracto reproductivo (contracciones pélvicas) hasta ser depositados en

la cámara. Las contracciones pélvicas al inicio de la puesta se presentaron cada 20 a 25 segundos, mientras que a medida que avanzó el proceso de puesta, dichas contracciones se distanciaron en el tiempo presentándose en intervalos de 60 a 90 segundos hasta que finalizó el proceso de puesta. La deposición de los huevos varió entre 50 y 73 minutos desde su inicio hasta el final.

Una vez depositado el último huevo, la hembra procedió a depositar la arena excavada al inicio en la cámara de los huevos hasta cubrirlos por completo. Posteriormente se colocó encima del hoyo tapado y comenzó a elevarse lentamente y dejarse caer sobre este, de forma de compactarlo. Este comportamiento se ha descrito por otros autores (Deitz & Hines, 1980; Ferguson, 1985; IUCN, 1995a; Joanen & Mcnease, 1975a) como realizado para compactar la arena y no permitir el fácil acceso a los huevos por parte de los depredadores.

- **Características del nido**

Durante ambas estaciones, se realizaron seguimientos de las características de los nidos, evaluando las distintas profundidades de estos (base y tope del nido), así como su forma y la temperatura de incubación de los huevos a la hora de ser estos colectados.

En el caso de la temperatura, el valor presentado en las tablas (N° 6.48 y 6.49), esta referida al promedio de tres mediciones realizadas in situ antes de la extracción de los huevos.

Tabla N° 6.48
Características de los nidos
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

Nido N°	Prof. Tope nido (cm.)	Prof. Fondo nido (cm.)	Temp. (°C) Promedio (3 mediciones)	Hembra N°
1	31	47	30,1	5
1	23	39	30.0	9
2	31	44	29,8	3
3	26	40	29.7	8
3	33	51	30,1	1
5	31	50	29.9	4
5	29	43	30,2	6
6	24	39	30,5	7
7	31	49	30,0	2
Media	28.7	44.6	30.0	—
Desv. Est	3.5	4.7	0.2	—

Prof = Profundidad

Las mediciones fueron realizadas en la cámara del nido al coleccionar la nidada

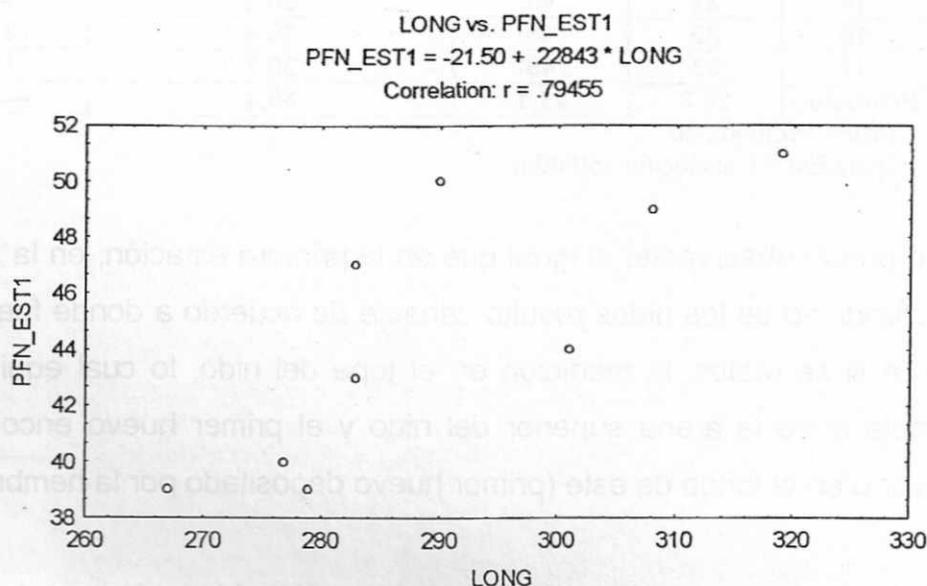
En la primera estación, la profundidad de los nidos resultó variable de acuerdo a donde fue esta medida, osea, a si se realizó la medición en el tope del nido, lo cual equivale a la distancia entre la arena superior del nido y el primer huevo encontrado al excavar o en el fondo de este (primer huevo depositado por la hembra).

En el caso de la profundidad al tope del nido, los valores variaron entre 23 y 33 cm, con un promedio de 28,7.

En el caso de la profundidad al fondo del nido, los valores variaron entre 39 y 51, con un promedio de 44,6. Al estimar la correlación existente entre esta variable y el de L.T de la hembra (cm.), se obtuvo un Coeficiente de Correlación $r = 0.79$ ($p = 0.0105$ / $g.l = 7$), como se observa en la siguiente Figura (N° 6.6).

Nota: Aun cuando no se pudo determinar las horas a las cuales fueron excavados la mayoría de los nidos en ambas estaciones, los dos observados y a los cuales corresponden las descripciones realizadas en los párrafos anteriores fueron excavados entre las 8:20 p.m. y las 11:36 p.m. Los restantes nidos siempre fueron excavados en horas nocturnas.

Figura N° 6.6
Correlación entre L.T Hembra (cm) vs Profundidad fondo nido (cm)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Todos los nidos excavados en esta estación presentaron forma redonda.

En el caso de la temperatura de incubación al extraer los huevos, se observó que fue muy similar y muy poco variable en todos los nidos, con menos de 1° C entre la máxima y la mínima (29,7°C y 30,5°C respectivamente), encontrándose un promedio de 30,03°C.

En la segunda estación (1998-1999), los resultados obtenidos fueron los siguientes:

Tabla N° 6.49
Características de los nidos
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

Nido N°	Prof. Tope nido (cm.)	Prof. Fondo nido (cm.)	Temp. (°C) Promedio (3 mediciones)	Hembra N°
1	20	36	30,3	6
2	25	39	30,0	10
4	21	36	30,3	11
6	23	37	30,1	9

→ ♀ + pequeña
 ♀ puso huevos
 25/ cm. L.T.

10	22	39	31,1	8
12	26	40	30,8	5
13	33	47	31,0	2
14	31	45	30,2	4
16	29	43	29,9	3
17	33	49	30,7	1
Promedio	26,3	41,1	30,4	---

Prof = Profundidad

Desv.Est = Desviación estándar

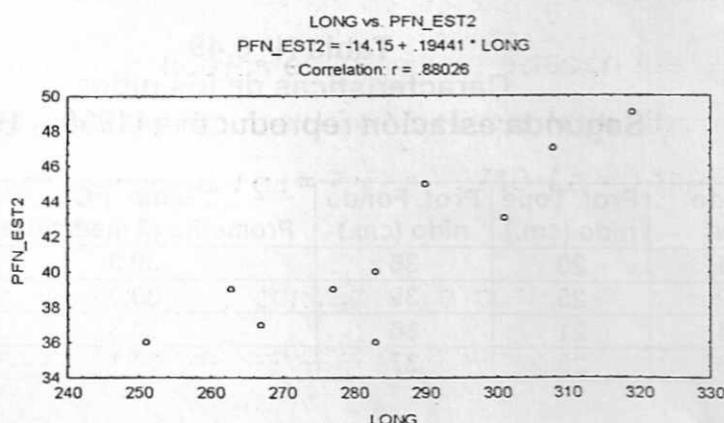
Como puede observarse, al igual que en la primera estación, en la segunda, la profundidad de los nidos resultó variable de acuerdo a donde fue medida, osea, a si se realizó la medición en el tope del nido, lo cual equivale a la distancia entre la arena superior del nido y el primer huevo encontrado al excavar o en el fondo de este (primer huevo depositado por la hembra).

Los valores en cuanto a la profundidad al tope del nido variaron entre 20 y 33 cm, con un promedio de 26,3.

Los valores en cuanto a profundidad al fondo del nido variaron entre 36 y 49, con un promedio de 41,1 y donde igualmente se observa correlación ($r = 0.88 / p = 0.000726 / g.l = 8$) entre el tamaño de la hembra (de acuerdo a su número) y la profundidad al fondo del nido (ver Figura N° 6.7)

Figura N° 6.7

**Correlación entre L.T Hembra (cm) vs Profundidad fondo nido (cm)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)**



La temperatura del nido fue igualmente muy similar en todos ellos, variando entre 29,9°C y 30,8°C, y encontrándose un promedio de 30,4°C.

• **Características de las nidadas en relación a las hembras**

En la Tabla N° 6.50 se resumen las características de las nidadas puestas por las hembras en ambas estaciones reproductivas.

Tabla N° 6.50
Características de cada una de las hembras y sus correspondientes nidadas en ambas estaciones analizadas

Hembra N°	Long (cm)	Peso (gr.)	N° de huevos		Largo huevos (Prom. en cm)		Ancho huevos (Promedio en cm)		Peso huevos (Promedio en gr)		Peso Nidada (gr)	
			Est 1	Est 2	Est 1	Est 2	Est 1	Est 2	Est 1	Est 2	Est 1	Est 2
1	319	211	44	54	7.42	7.50	5.06	5.12	108.6	109.4	4.509	5.907
2	308	201	35	36	7.25	7.25	4.51	4.83	87	89.2	3.328	3.211
3	301	187	41	46	7.32	7.32	4.54	4.59	89	91.06	4.196	4.188
4	290	181	46	33	7.21	7.29	5.10	4.62	109.4	104.22	4.612	3.439
5	283	166	39	44	7.46	7.35	4.74	4.78	96.9	98.8	4.221	4.347
6	283	161	26	50	7.24	7.37	4.98	4.85	107.3	106.3	2.690	5.315
7	279	154	28	—	7.24	—	4.67	—	95.88	—	2.956	—
8	277	140	29	39	6.32	6.39	4.34	4.61	67.5	67.8	2.714	2.644
9	267	131	45	53	7.15	7.24	4.65	4.74	92.58	101.4	4.414	5.374
10	263	131	—	35	—	7.36	—	4.82	—	106.3	—	3.720
11	251	129	—	25	—	6.25	—	4.68	—	68.86	—	1.721
Total	3121	1792	333	415	64.61	71.32	42.59	47.64	854.16	943.34	33640	39866
Media	283.73	162.91	37.00	41.5	7.18	7.13	4.73	4.76	94.91	94.33	3737.7	3986.6
Des est.	20.05	29.11	7.78	9.49	0.34	0.44	0.26	0.16	13.28	15.17	805.05	1310.4

--- = Dato ausente

Relación entre Tamaño de la Hembra (Longitud Total en cm) vs Tamaño de las nidadas (N° de huevos) en ambas estaciones.

El promedio (media) de huevos en la primera estación fue de 37, mientras que en la segunda estación fue de 41.5 (Tabla N° 6.50), sin presentarse variación significativa ($N = 8$ / $g.l = 7$ / $t = -1,710$ / $p = 0.1308$).

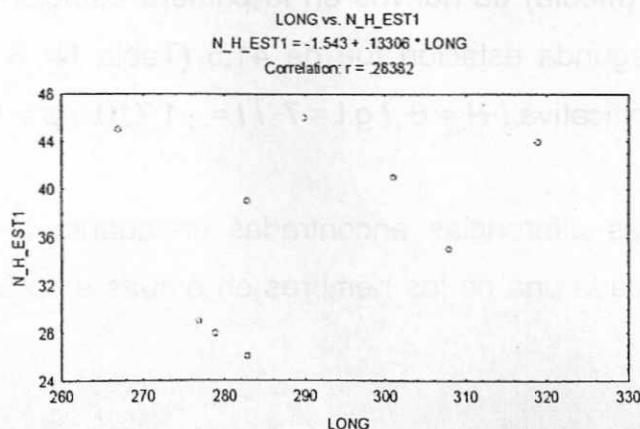
Analizando las diferencias encontradas en cuanto al número de huevos puestos por cada una de las hembras en ambas estaciones, se debe tomar

en cuenta que las hembras **7,10** y **11** no pueden compararse ya que no existen valores en ambas estaciones. Por lo tanto, el análisis individual comparativo se realizó únicamente sobre las 8 hembras restantes.

Así pues, en todos los casos menos en el de la hembra **2**, se presentaron diferencias notables de entre 5 y 14 huevos para la misma hembra entre ambas estaciones. Ejemplo de esto son los presentados por las hembras **4** y **6** que pusieron nidadas diferentes en 13 y 24 huevos respectivamente; lo mismo ocurrió aunque en menor grado con las hembras **1,8** y **9**, quienes presentaron diferencias individuales de 10,10 y 8 huevos respectivamente. Por último, las hembras **3** y **5** resultaron junto a la **2**, las que menos diferencias individuales mostraron entre ambas estaciones (5,5 y 1 huevos respectivamente).

Durante la primera estación reproductiva, las hembras **1,3, 4** y **9** pusieron las nidadas de mayor tamaño (44,41,46 y 45 huevos respectivamente). A estas les siguieron las hembras **2** y **5** quienes pusieron entre 35 y 39 huevos cada una y por último las hembras que pusieron nidadas más pequeñas en esa estación resultaron las denotadas como **6,7** y **8** quienes pusieron entre 26 y 29 huevos (Tabla N° 6.54 y Figura N° 6.8).

Figura N° 6.8
Correlación entre L.T Hembra (cm) vs
Tamaño de la nidada (N° de huevos)
Primera estación reproductiva (1997-1998)

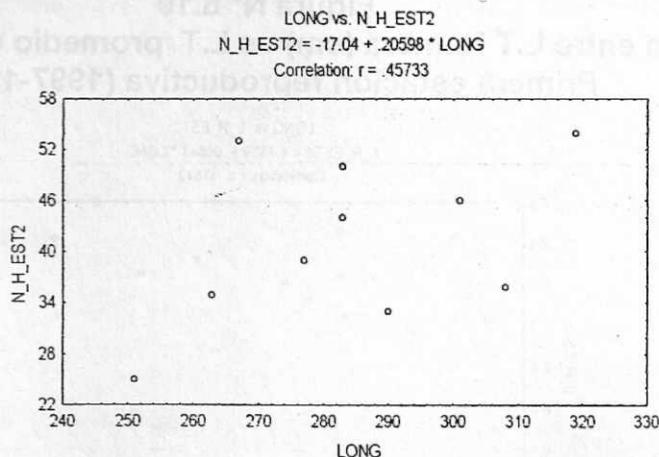


Como puede observarse, el coeficiente de correlación resultó bajo ($r = 0.28$ / $p = 0,459$ / $g.l = 7$) lo que significa no existe correlación entre ambas variables. Los tamaños de nidada son muy variables e independientes del tamaño de la hembra.

En la segunda estación, las nidadas más grandes fueron colocadas por las hembras **1,6** y **9** quienes pusieron entre 50 y 54 huevos cada una. Posteriormente siguieron las hembras **3** y **5** cuyas nidadas variaron entre 44 y 46 huevos y por último el resto de las hembras, cuyas nidadas presentaron entre 25 y 39 huevos.

Los valores fueron analizados obteniéndose que aun cuando el coeficiente de correlación fue mayor ($r = 0.45$ / $p = 0.1838$ / $g.l = 8$) que en la primera estación, no se puede afirmar con certeza que las hembras más grandes pongan nidadas más grandes (ver Figura N° 6.9)

Figura N° 6.9
Correlación L.T Hembra (cm) vs
Tamaño de la nidada (N° de huevos)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



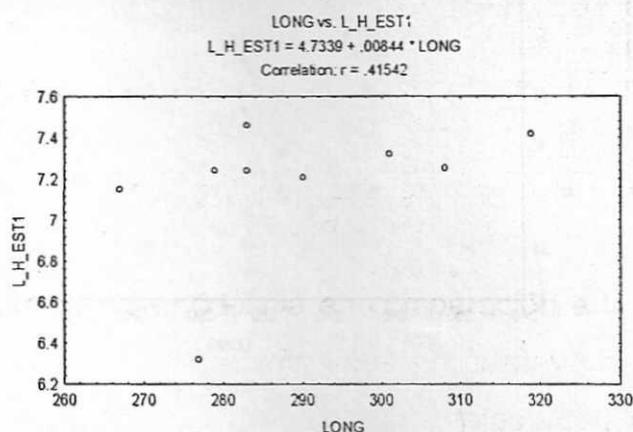
Relación entre Tamaño de la Hembra (Longitud Total en cm) vs Tamaño promedio de los huevos (L.T en cm) en ambas estaciones.

Como se observa en la quinta columna de la tabla 6.50, los promedios del largo de los huevos no variaron significativamente (7.18 cm en la primera estación a 7.13 cm en la segunda). ($N = 8$ / $g.l = 7$ / $t = -1,583$ / $p = 0.1573$)

Así pues, se puede observar que en la primera estación, fueron las hembras **1** y **5** quienes pusieron huevos más largos (promedios de 7.42 y 7.46 cm respectivamente). Las restantes hembras en esa estación, excluyendo a la **8**, pusieron huevos de longitud similar, variable entre 7.15 y 7.32. La hembra **8** puso los huevos de menor longitud, con un promedio de 6.32 cm.

En la siguiente Figura (N° 6.10) se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.41$ ($p = 0.2662$ / $g.l = 7$).

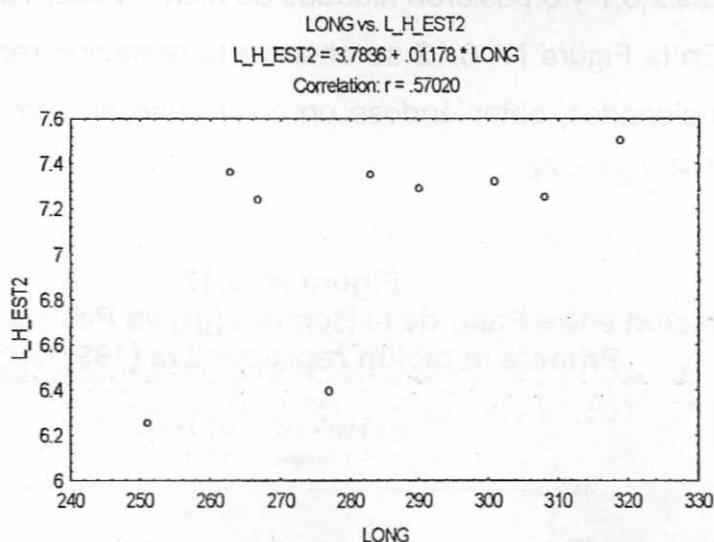
Figura N° 6.10
Correlación entre L.T Hembra (cm) vs L.T promedio de los huevos(cm.)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Durante la segunda estación, se presentaron variaciones individuales del largo de los huevos de cada una de las hembras con respecto a la estación anterior. Así pues, la única hembra que puso huevos por encima de los 7.50 cm de longitud fue la hembra 1. Las hembras 2, 3, 4, 5, 6, 9 y 10 pusieron huevos de longitud similar variando estos entre 7.24 y 7.39 cm, mientras que las hembras 8 y 11 pusieron huevos cuyo promedio no excedió los 6.39 cm de longitud.

En la siguiente Figura (N° 6.11) se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.57$ ($p = 0.085 / g.l = 8$).

Figura N° 6.11
Correlación entre L.T Hembra (cm) vs L.T promedio de los huevos(cm.)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



Se observa una mayor dependencia en comparación a la primera estación, aun cuando es evidente en la gráfica que en la mayoría de los casos, los promedios de longitud e huevos son constantes (con excepción de los tamaños más inferiores), por lo que se puede concluir estadísticamente que

la longitud de los huevos sigue siendo independiente del tamaño de la hembra.

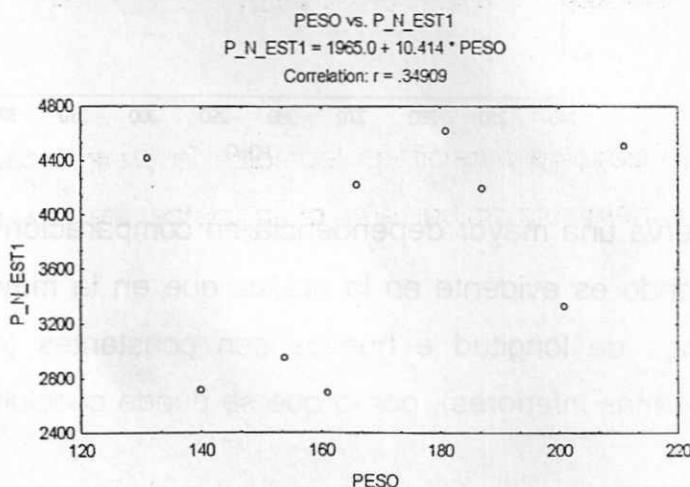
Relación entre Peso de la Hembra (Kg.) vs Peso de las nidadas (g) en ambas estaciones.

El peso promedio de la nidada no varió entre ambas estaciones reproductivas analizadas, ya que en la primera el valor fue de 3.737,78 gr y en la segunda de 3.986,60 gr ($N = 8$ / $g.l = 7$ / $t = - 1,139$ / $p = 0.291$).

Las nidadas variaron entre 2.690 y 4.612 gr. para la primera estación y entre 1.721 y 5.374 gr. para la segunda (Tabla N° 6.50).

Durante la primera estación, fueron las hembras 1,3,4,5 y 9 quienes pusieron nidadas de mayor peso, todas ellas alrededor de los 4.500 gr., mientras que las hembras 2,6,7 y 8 pusieron nidadas de menor peso, variables entre 2.690 y 3.328. En la Figura N° 6.12 se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.34$ ($p = 0.35716$ / $g.l = 7$).

Figura N° 6.12
Correlación entre Peso de la Hembra (gr) vs Peso de la nidada (gr)
Primera estación reproductiva (1997-1998)

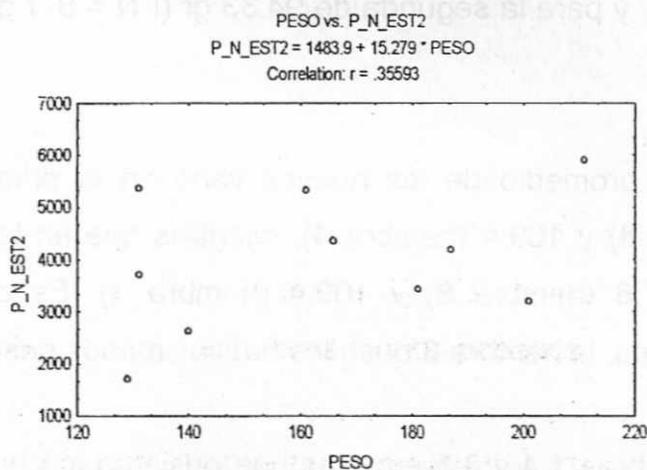


Como puede observarse, el coeficiente obtenido indica una correlación positiva muy baja, no apreciándose ninguna dependencia entre ambas variables analizadas.

En la segunda estación, las hembras **1,3,5,6 y 9** fueron las que pusieron las nidadas más pesadas, todas ellas entre 4.000 y 5.900 gr., mientras que las hembras **2,4,8,10 y 11** pusieron nidadas de menor peso, variables entre 1.721 y 3.439 gr (ver Tabla N° 6.50 antes mostrada).

En la siguiente Figura (N° 6.13) se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.35$ ($p = 0.312 / g.l = 8$).

Figura N° 6.13
Correlación entre Peso de la Hembra (gr) vs Peso de la nidada (gr)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



Como puede observarse, el valor del coeficiente es prácticamente igual al obtenido en la primera estación, lo que indica igualmente independencia entre ambas variables.

Así como se presentaron diferencias en cuanto a peso de la nidada entre las hembras, se pudo determinar que dichas diferencias también se presentaron en forma individual entre ambas estaciones. Así pues, en la Tabla N° 6.54 se observan dos ejemplos notorios como son el de la hembra **1**, cuyas nidadas en ambas estaciones difirieron en 1.398 gr. y de la hembra **6**, cuyas nidadas difirieron en 2.625 gr., seguramente esto y como se describirá en el aparte de Discusión, asociado a la diferencia en el número de huevos puestos en ambas estaciones. Las restantes hembras pusieron nidadas similares en lo que a peso se refiere entre ambas estaciones.

Relación entre Peso de la Hembra (Kg.) vs Peso promedio de los huevos (gr.) en ambas estaciones.

Al igual que para el caso de la longitud de los huevos, el peso de estos varió muy poco entre ambas estaciones, siendo el promedio para la primera de 94.91 gr. y para la segunda de 94.33 gr. ($N = 8$ / $g.l = 7$ / $t = -0,896$ / $p = 0.399$).

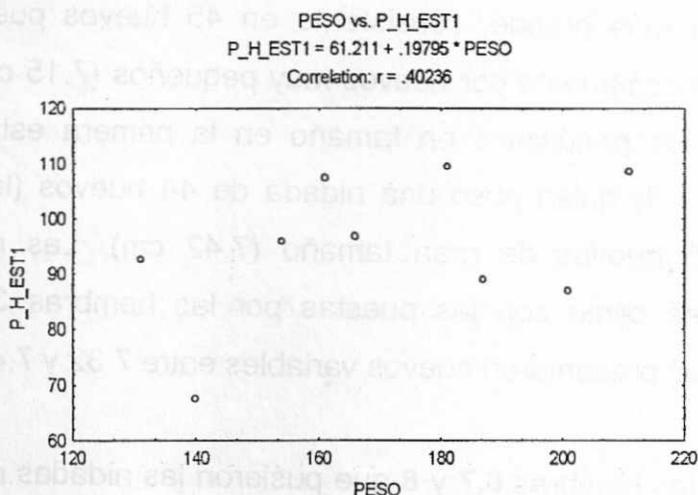
El peso promedio de los huevos varió en la primera estación entre 67,5 (hembra **8**) y 109,4 (hembra **4**), mientras que en la segunda estación varió entre 67,8 (hembra **8**) y 109,4 (hembra **1**). Es de notar que en ambas estaciones, la hembra **8** puso los huevos menos pesados.

Las hembras **1,4** y **6** fueron las que pusieron los huevos de mayor peso en ambas estaciones, variando estos entre 104,22 y 109,4 gr. promedio. Las restantes hembras, presentaron en ambas estaciones pesos similares en lo que a los huevos se refiere.

Es de notar que una de las hembras de menor tamaño, como es la **11**, puso huevos de peso promedio 106,3, muy similares a los puestos por las

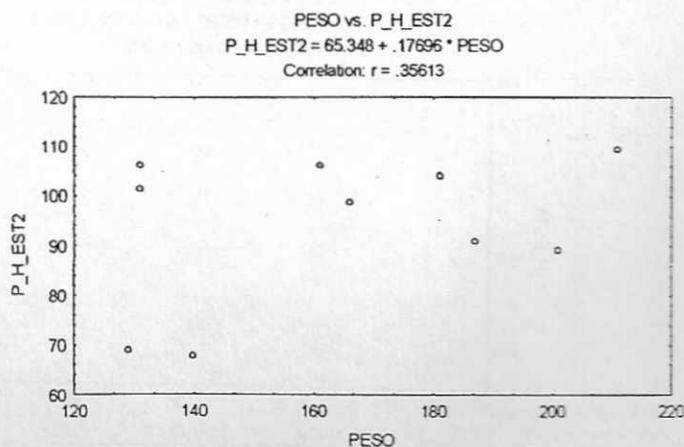
hembras más grandes del grupo en la segunda estación. En la primera estación, el valor del coeficiente fue de $r = 0.40$ ($p = 0.283$ / $g.l = 7$) (Figura N° 6.14)

Figura N° 6.14
Correlación Peso de la Hembra (gr) vs Peso promedio huevos (gr)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Como puede observarse, se obtuvo una correlación positiva baja. El peso promedio es muy variable por lo que no se aprecia dependencia marcada entre ambas variables. Lo mismo ocurrió en la segunda estación, donde el valor del coeficiente resultó menor aun que en la primera ($r = 0.35$ / $p = 0.312$ / $g.l = 8$)

Figura N° 6.15
Correlación entre Peso de la Hembra (gr) vs Peso promedio huevos (gr)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)

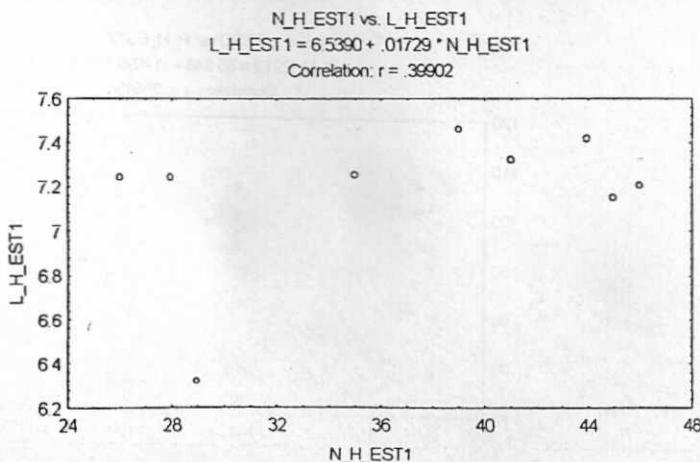


Relación entre el Tamaño de las Nidadas (N° de huevos) y el Tamaño promedio de los Huevos (L.T en cm) en ambas estaciones.

Como se puede observar en la Tabla N° 6.50, durante la primera estación, la nidada más grande (46 huevos) puesta por la hembra 4 resultó la sexta en lo que a mayor tamaño de los huevos se refiere. Por otra parte, la siguiente nidada más grande, consistente en 45 huevos puestos por la hembra 9 estuvo compuesta por huevos muy pequeños (7.15 cm en promedio) siendo estos los penúltimos en tamaño en la primera estación, mientras que la hembra 1, quien puso una nidada de 44 huevos (la tercera más grande), generó huevos de gran tamaño (7.42 cm). Las restantes nidadas más grandes como son las puestas por las hembras 3 (41 huevos) y 5 (39 huevos) presentaron huevos variables entre 7.32 y 7.46.

Entre las hembras 6,7 y 8 que pusieron las nidadas más pequeñas, se pudo observar que las dos primeras presentaron huevos promedios de la misma longitud (7.24 cm), mientras que la último presentó los huevos de menor tamaño de todos en la primera estación (6.32 cm promedio). En la Figura N° 6.16 se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.39$ ($p = 0.287$ / $g.l = 7$).

Figura N° 6.16
Correlación Tamaño de nidada (N° de huevos) vs
L.Total promedio Huevos (cm)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



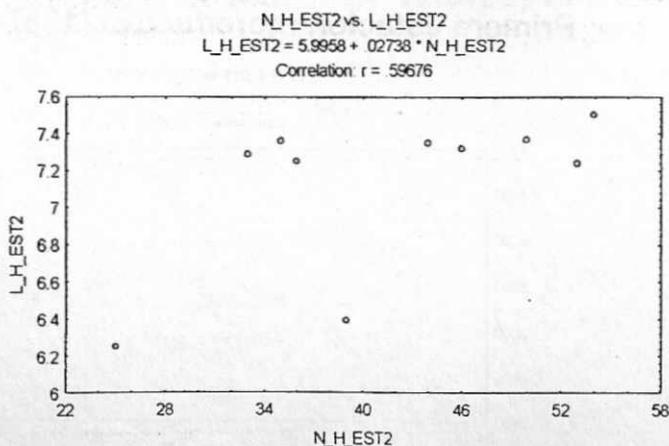
Durante la segunda estación, al haberse producido diferencias en cuanto a el tamaño de las nidadas por hembra se refiere, se produjo igualmente un cambio en el tamaño de los huevos de cada nidada.

Así pues, se pudo observar como la hembra 1 fue la que puso la nidada más grande (54 huevos) cuyos huevos fueron igualmente los más grandes en tamaño. La segunda nidada más grande (53 huevos) puesta por la hembra 9, presentó huevos pequeños (7.24), mientras que la hembra que puso la tercer nidada más grande (6), presentó huevos grandes (7.37) al igual que la hembra 1.

Las hembras 3 y 5, pusieron nidadas grandes (variables entre 44 y 46 huevos), cuyos huevos midieron en promedio casi lo mismo (7.32 y 7.35 cm). Es de notar que al igual que en la primera estación, la hembra 8, puso una nidada mediana (39 huevos) con huevos pequeños (6.39 cm).

En la Figura N° 6.17 se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.59$ ($p = 0.0685$ / g.l = 8).

Figura N° 6.17
Correlación entre Tamaño de nidada (N° de huevos) vs
L.Total promedio Huevos (cm)
Segunda estación reproductiva



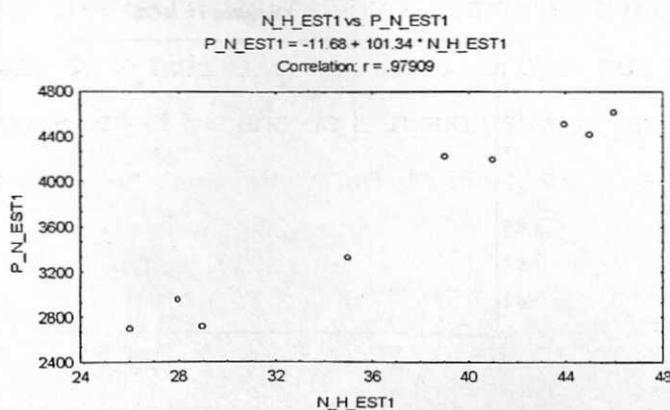
Aun cuando el valor del coeficiente es mayor, sigue siendo bajo como para asegurar una correlación positiva significativa entre ambas variables, lo que significa igualmente que estas son independientes entre si.

Relación entre el Tamaño de la Nidada (N° de huevos) y el Peso de las Nidadas (gr) en ambas estaciones.

Durante la primera estación reproductiva, se observa claramente que las tres nidadas más grandes, compuestas de 46 huevos (hembra 4), 45 huevos (hembra 9) y 44 huevos (hembra 1) resultaron las más pesadas (4.612, 4.509 y 4.414 gr. Respectivamente). Lo mismo ocurrió con las nidadas que siguieron a las tres anteriores en lo que a mayor número de huevos se refiere, puestas por las hembras 3 y 5, en cuyos casos, el peso de la nidada fue mayor que para las restantes hembras, (6,7 y 8).

A diferencia de los valores de correlación obtenidos en los apartes anteriores, al correlacionar estas dos variables se obtuvieron resultados positivos y altos que indican una dependencia entre ambas variables. Así pues, en la siguiente Figura (N° 6.18) se observa la correlación realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.97$ ($p = 0.000004$ / g.l = 7).

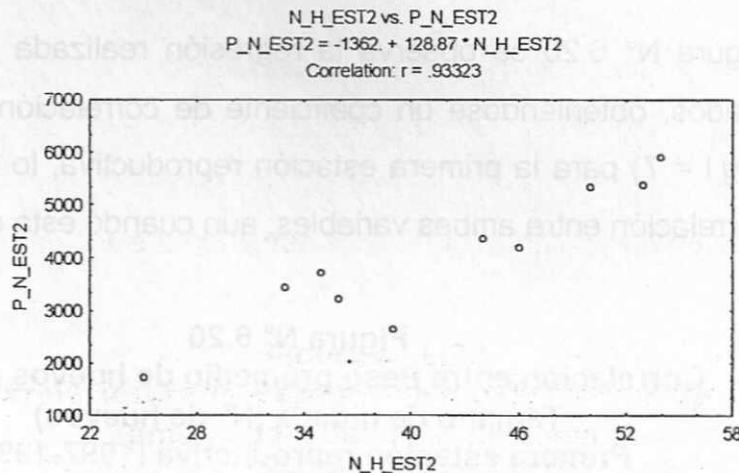
Figura N° 6.18
Correlación entre Tamaño de Nidada (N° huevos) vs Peso Nidada (gr.)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



En la segunda estación, se observa una clara correlación entre el tamaño de la nidada y su peso, donde las hembras que pusieron las nidadas más grandes (1,9,6 y3), cuyos valores variaron entre 44 y 54 huevos, presentaron los mayores pesos de nidadas, variables estos entre 4.188 y 5.907; mientras que las hembras que pusieron nidadas más pequeñas, presentaron igualmente pesos de nidadas menores. Tal es el caso de las hembras 8 y 11 (ver Tabla N° 6.58 mostrada anteriormente).

Así pues, en la siguiente Figura (N° 6.19) se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.93$ ($p = 000080$ / $g.l = 8$).

Figura N° 6.19
Correlación entre Tamaño de Nidada (N° huevos) vs Peso Nidada (gr.)
Segunda estación reproductiva



Como puede observarse en las figuras antes mostradas, a mayor número de huevos mayor peso de la nidada, lo que hace suponer que el peso de los huevos no disminuye con el tamaño de la nidada y que más bien se puede mantener constante o aumentar en virtud de los resultados de correlación antes hallados.

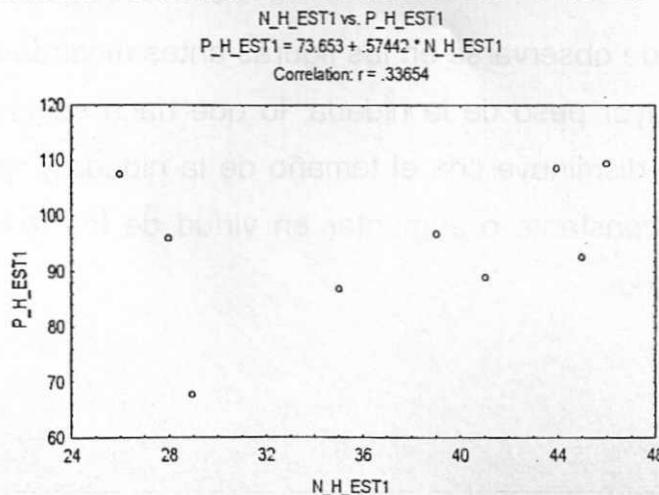
Relación entre el Tamaño de la Nidada (N° de huevos) y el Peso promedio de Huevos (gr) en ambas estaciones.

Al analizar los datos obtenidos para la primera estación reproductiva, se observa que las nidadas más grandes (46, 45 y 44 huevos), como son las de las hembras **4,9** y **1** respectivamente, presentan variaciones en lo que al peso de los huevos se refiere, presentando huevos más pesados (promedios de 109.4 y 108.6 gr.) las hembras **4** y **1**, mientras que la hembra **9** presentó huevos considerablemente más pequeños (promedio de 92,5 gr) ocupando la casilla 6 en lo que a clasificación por tamaño de los huevos se refiere entre las hembras en la primera estación.

Por otra parte, las hembras que pusieron las nidadas más pequeñas como son las **6,7** y **8**, presentaron pesos igualmente distintos entre si, variando estos entre 67,5 (hembra **8**) y 107,3 (hembra **6**).

En la Figura N° 6.20 se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.33$ ($p = 0.375$ / $g.l = 7$) para la primera estación reproductiva, lo que indica que no existe correlación entre ambas variables, aun cuando esta es positiva.

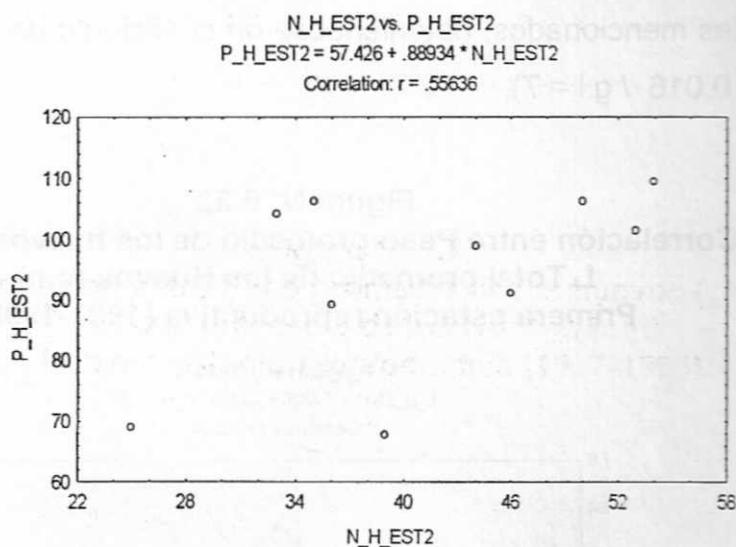
Figura N° 6.20
Correlación entre Peso promedio de huevos (gr.) vs
Tamaño de nidada (N° de huevos)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Durante la segunda estación analizada, se observó que las hembras que pusieron las nidadas más grandes (hembras 1,4 y 9) presentaron igualmente los huevos más pesados, mientras que las hembras cuyas nidadas fueron menores, pusieron huevos igualmente menos pesados, con excepción de las hembras 6 y 10, quienes, aun cuando pusieron nidadas pequeñas, los huevos que las conformaron fueron pesados.

En la siguiente Figura (N° 6.21) se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.55$ ($p = 0.0094 / g.l = 8$) para la segunda estación reproductiva, lo que indica que aun cuando es mayor que el valor obtenido en la primera, no existe correlación entre ambas variables, aun cuando esta es positiva.

Figura N° 6.21
Correlación Peso promedio de huevos (gr.) vs
Tamaño de nidada (N° de huevos)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



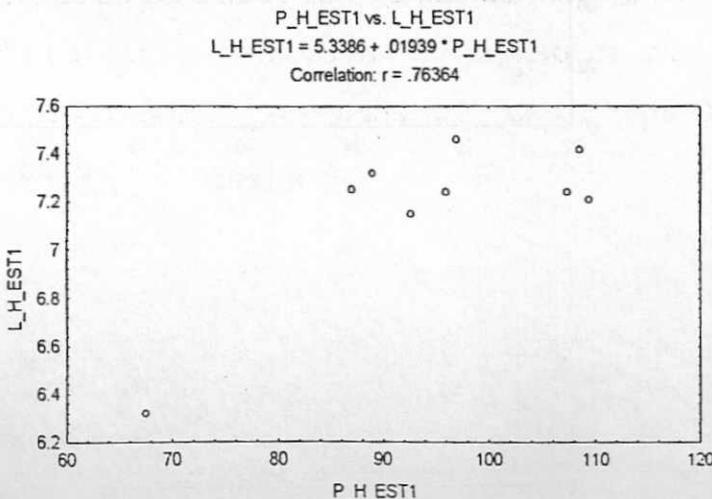
Relación entre el Tamaño promedio de los huevos (L.T en cm) y el Peso promedio de los Huevos (gr) en ambas estaciones.

En la primera estación se observó que los huevos más largos resultaron los más pesados, habiéndose encontrado una correlación positiva significativa.

Así pues, se observa como la hembra 1 puso huevos largos (7.42 cm en promedio) y pesados (108.6 gr promedio), mientras que la hembra 5 puso huevos más grandes (7.46 cm en promedio) que los de la 1 sin embargo fueron mucho menos pesados (96.9 gr promedio). Por otra parte, se pudo observar que las hembras más pequeñas, como la 8 y 9 pusieron huevos pequeños y poco pesados en comparación con el resto.

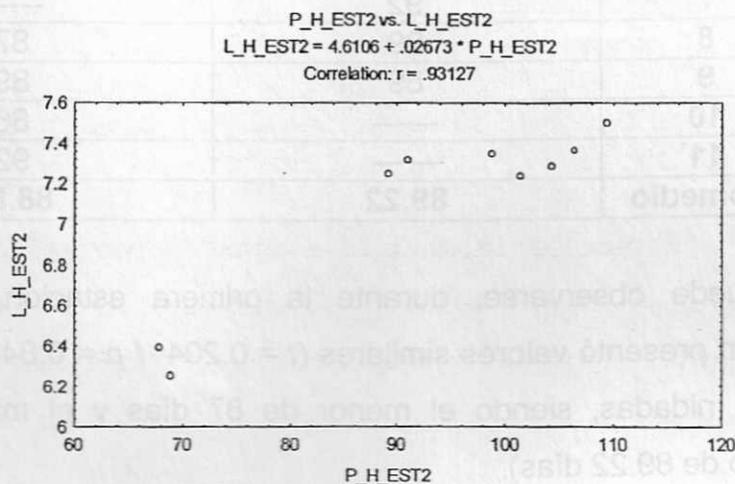
A diferencia de los valores de correlación obtenidos en los apartes anteriores, al correlacionar estas dos variables se obtuvieron resultados positivos y altos que indican una dependencia entre ambas variables. Así pues, en la siguiente Figura (N° 6.22) se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados, obteniéndose un coeficiente de correlación de $r = 0.76$ ($p = 0.016$ / g.l = 7).

Figura N° 6.22
Correlación entre Peso promedio de los huevos (gr.) vs
L.Total promedio de los Huevos (cm)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Durante la segunda estación, la tendencia fue aun más marcada, obteniéndose una coeficiente $r = 0.93$ ($p = 0.000090$ / $g.l = 8$) y observándose una clara dependencia. En la siguiente Figura (N° 6.23) se observa la regresión realizada a los datos antes mencionados.

Figura N° 6.23
Correlación entre Peso promedio de los huevos (gr.) vs
L.Total promedio Huevos (cm)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



- **Incubación artificial de las nidadas**

Análisis del tiempo de incubación de los huevos en cada nidada y por estación

El período de incubación en ambas estaciones fue muy similar. Así pues, en la siguiente tabla (N° 6.51) se muestran el número de días que duro la incubación para las nidadas generadas por cada hembra en ambas estaciones analizadas.

Tabla N° 6.51
Duración del período de incubación (días) en ambas estaciones

Hembra	1 ^{er} Est. (1997 – 1998)	2 ^{da} Est. (1998 – 1999)
1	89	88
2	87	90
3	90	88
4	90	89
5	88	89
6	89	90
7	92	-----
8	89	87
9	89	89
10	-----	86
11	-----	92
Promedio	89.22	88.80

Como puede observarse, durante la primera estación, el período de incubación presentó valores similares ($t = 0.204 / p = 0.843 / g.l = 7$) entre todas las nidadas, siendo el menor de 87 días y el mayor de 90 días (promedio de 89.22 días).

Por otra parte, durante la segunda estación, los períodos de incubación variaron entre 86 y 92 días, siendo el promedio de 88.8 días.

Entre las hembras, no se observaron diferencias individuales notables entre la duración del período de incubación en ambas estaciones, ya que como se puede observar en la anterior tabla, la mayor diferencia fue de 3 días, presentada por la hembra 2.

- **Análisis de tasas de eclosión e índices de fertilidad de las nidadas.**

En la Tabla N° 6.52 se muestra los resultados obtenidos al analizar las tasas de eclosión y los índices de fertilidad obtenidos en cada una de las estaciones reproductivas analizadas.

Tabla N° 6.52
Relación comparativa entre los índices de fertilidad y tasas de eclosión de las hembras en ambas estaciones

Hembra N°	Long (cm)	Peso (gr.)	N° de huevos		Huevos fértiles (N°) / (%)		Huevos infértiles (N°)		Huevos rotos al recolectar		Total crías obtenidas	
			Est 1	Est 2	Est 1	Est 2	Est 1	Est 2	Est 1	Est 2	Est 1	Est 2
1	319	211	44	54	17 (38,6%)	40 (74%)	26 (61,4%)	15 (26%)	1	0	17	40
2	308	201	35	36	11 (31,4%)	22 (61,1%)	24 (68,6%)	14 (38,4%)	0	0	11	21
3	301	187	41	46	6 (14,6%)	5 (10,8%)	35 (85,4%)	41 (89,2%)	0	0	6	5
4	290	181	46	33	4 (8,6%)	2 (6%)	42 (91,4%)	31 (94%)	0	0	4	2
5	283	166	39	44	2 (5,12%)	27 (61,3%)	37 (94,8%)	17 (38,7%)	0	0	2	27
6	283	161	26	50	6 (23%)	0 (0%)	20 (77%)	50 (100%)	0	0	5	0
7	279	154	28	—	8 (28,5%)	—	20 (71,5%)	—	0	—	8	—
8	277	140	29	39	0 (0%)	5 (12,8%)	29 (100%)	34 (87,2%)	0	0	0	4
9	267	131	45	53	0 (0%)	16 (30,1%)	45 (100%)	37 (69,9%)	0	0	0	16
10	263	131	—	35	—	0 (0%)	—	35 (100%)	—	0	—	0
11	251	129	—	25	—	12 (48%)	—	13 (52%)	—	0	—	12
Total	3121	1782	333	415	54	129	278	287	1	0	53	127
Media	283.7	162.9	37.00	41.5	6.00	12.90	30.89	28.70	0.11	0.00	5.89	12.70
Des.est	20.05	29.11	7.78	9.49	5.50	13.35	9.28	13.06	0.33	0.00	5.51	13.34

Relación entre el número de huevos fértiles e infértiles por hembra, nidada y estación reproductiva.

El número total de huevos resultó mayor en la segunda estación, en la que se contó con 10 hembras adultas, las cuales pusieron un total de 415 huevos que en la primera, en la cual se contó con 9 hembras adultas, las cuales pusieron un total de 333 huevos (Tabla N° 6.52).

El porcentaje total de fertilidad para la primera estación (tomando en cuenta todas las nidadas) fue de 16,2 %, mientras que para la segunda, fue de 31 %.

Analizando los porcentajes de fertilidad individualmente por cada hembra, se observa que la hembra **1** presentó en ambas estaciones valores de fertilidad muy distintos entre si, siendo de 38,6% en la primera estación y 74% en la segunda. Lo mismo ocurrió con las hembras **2** y **5**, de las cuales la primera presentó 31.4 % de fertilidad en la primera estación y 61.1% en la segunda, mientras que la segunda presentó 5.1% de fertilidad en la primera estación y 61.3 % en la segunda.

Las hembras **3** y **4** presentaron valores similares de fertilidad en ambas estaciones. En el caso de la hembra **3**, se observa en la Tabla antes mostrada como en la primera estación la fertilidad alcanzo el 14,6% y en la segunda el 10,8%; mientras que en el caso de la hembra **4**, en la primera estación el valor fue de 8,6% y en la segunda de 6%.

Por su parte, la hembra **6** vió reducida drásticamente su fertilidad en la segunda estación (0%) con respecto a la primera (23%); contrario a lo que ocurrió con las hembras **8** y **9**, cuyos índices de fertilidad incrementaron marcadamente en la segunda estación con respecto a la primera. Para la hembra **8**, el valor incrementó de 0% a 12.8 %, mientras que para la hembra **9**, el valor ascendió de 0% a 30,1%.

Con los datos antes descritos se realizó un análisis de correlación en ambas estaciones, tomando en cuenta la jerarquía de la hembra vs su fertilidad, obteniéndose en ambos casos correlaciones (Pearson) negativas. En la primera estación el valor de $r = -0.793$ ($p < 0.01$), lo que evidencia que las hembras de mayor jerarquía son también las más fértiles. Dicho valor disminuyó en la segunda estación, en la cual $r = -0.492$ ($p > 0.05$), debido principalmente a la inusual fertilidad de la hembra **5** en comparación con las restantes.

En la Tabla N° 6.56 es de notar el alto grado de infertilidad presentado por el conjunto de hembras analizadas en la primera estación, en la cual el valor global ascendió a 83.8% de huevos infértiles.

Lo mismo ocurrió en el caso de la segunda estación, donde la infertilidad total (tomando en cuenta a todas las hembras), resultó de 69%, con la diferencia que los porcentajes de fertilidad fueron mayores que la primera y por ende los de infertilidad menores.

- **Análisis de las nidadas, las crías y el tamaño de las hembras y los machos**

Tabla N° 6.53
Relación comparativa entre las características de las hembras y sus crías en ambas estaciones

Hembra N°	Long (cm)	Peso (gr.)	Total crías (N°)		Tamaño promedio Crías (cm.)		Peso promedio crías (gr.)	
			Est 1	Est 2	Est 1	Est 2	Est 1	Est 2
1	319	211	17	40	28.45	28.37	76.78	75.00
2	308	201	11	21	28.28	27.29	71.42	73.85
3	301	187	6	5	27.91	27.82	74.20	73.24
4	290	181	4	2	28.39	25.85	67.16	51.25
5	283	166	2	27	28.20	26.68	67.59	77.07
6	283	161	5	0	27.71	—	68.23	—
7	279	154	8	—	26.93	—	61.01	—
8	277	140	0	4	0	27.16	0	72.73
9	267	131	0	16	0	27.96	0	67.27
10	263	131	—	0	—	—	—	—
11	251	129	—	12	—	27.68	—	72.67
Total	297.4	163	53	127	27.98	27.35	69.48	70.37

Relación entre el Tamaño de la Hembra (L.T en cm) vs el Tamaño promedio de las crías (L.T promedio en cm)

En la tabla N° 6.53 se observa como el tamaño promedio (en cm.) de las crías es similar ($N = 5$ / $g.l = 4$ / $t = 2.249$ / $p = 0.087$) sin haberse encontrado diferencias significativas entre ambas.

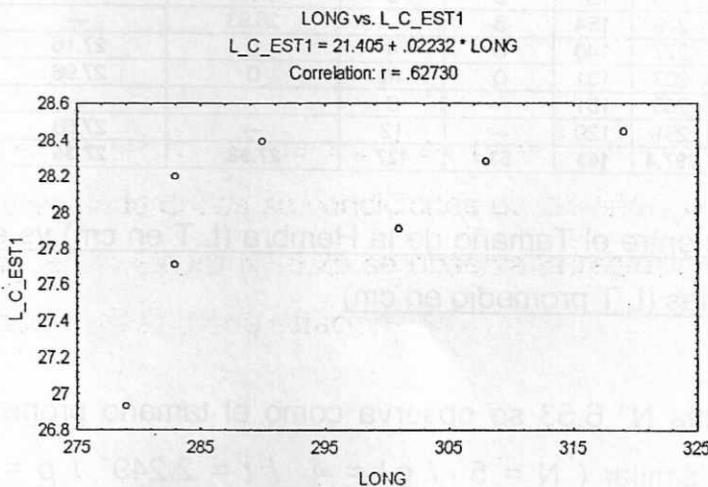
En la primera estación reproductiva las hembras de mayor tamaño como es el caso de las hembras **1,2,4 y 5** produjeron crías más grandes, siendo todas ellas mayores de 28 cm de largo.

Así pues, se puede observar que esas cuatro hembras produjeron crías variables en talla entre 28.20 y 28.45 cm. Una excepción entre las hembras denominadas como "Grandes" en este estudio fue la **3**, quien siendo mayor en tamaño que las hembras **4 y 5**, generó crías más pequeñas (Promedio de 27,91 cm). Las hembras **6 y 7** generaron crías de menor tamaño, variable entre 26,93 y 27,71 cm, siendo las crías más pequeñas en esa primera estación reproductiva.

En la Figura N° 6.24 se observa la regresión realizada a los datos obtenidos en la primera estación.

Figura N° 6.24

**Correlación entre L.T de Hembra (cm) vs L.Total promedio de Crías (cm)
Primera estación reproductiva (1997-1998)**



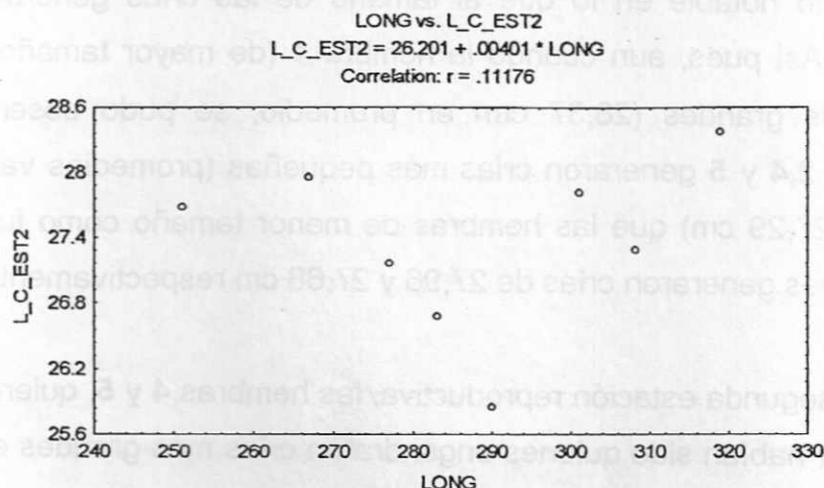
Como puede observarse, no se presenta correlación ($r = 0.62 / p = 0.1315 / g.l = 5$).

En la segunda estación, como se dijo anteriormente, el valor promedio de longitud total de las crías fue mayor que en la primera estación y se presentó un cambio notable en lo que al tamaño de las crías generado por cada hembra. Así pues, aun cuando la hembra **1** (de mayor tamaño) generó las crías más grandes (28,37 cm) en promedio, se pudo observar que las hembras **2,4** y **5** generaron crías más pequeñas (promedios variables entre 25,85 y 27,29 cm) que las hembras de menor tamaño como fueron las **9** y **11**, quienes generaron crías de 27,96 y 27,68 cm respectivamente.

En esta segunda estación reproductiva, las hembras **4** y **5**, quienes junto a la hembra **1** habían sido quienes engendraron crías más grandes en la primera estación, presentaron las crías más pequeñas de todas (en promedio).

Es de hacer notar que para las hembras **7**, **10** y **11** no existen datos comparativos entre ambas estaciones ya que durante la primera estación, las hembras **10** y **11** no se encontraron conformando el grupo de hembras reproductoras, mientras que la hembra **7** no conformó el grupo en la segunda estación. Igualmente se debe acotar que las hembras **8** y **9**, aun cuando estuvieron presente en ambas estaciones, solo produjeron crías durante la segunda estación reproductiva, donde, específicamente, la **9** generó un número alto de estas (16 crías) para ser su primera nidificación en Pto. Miranda, lo que sorprende dadas su condiciones de tamaño y edad (hembra joven y pequeña). En la Figura N° 6.25 se observa la regresión realizada a los datos obtenidos en la segunda estación.

Figura N° 6.25
Correlación entre L.T de Hembra (cm) vs L.Total promedio de Crías (cm)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



Durante la segunda no se observó correlación entre ambas variables, siendo el valor de $r = 0.111$ ($p = 0.7921$ / $g.l = 6$).

Relación entre el Peso de la Hembra (gr.) vs el Peso promedio de las crías (gr. promedio)

Al analizar los resultados obtenidos y mostrados en la Tabla N° 6.53, se puede observar que el peso promedio (gr.) de las crías fue similar ($N = 5$ / $g.l = 4$ / $t = 0.325$ / $p = 0.7614$) en ambas estaciones, siendo ligeramente mayor (70,37gr.) en la segunda estación que en la primera (69,49gr.).

Se observaron diferencias individuales entre las hembras al analizar el peso de las crías generadas por estas en ambas estaciones. Un ejemplo de esto fue el valor en peso presentado por las crías de la hembra 5, quien en la primera estación generó crías con un peso promedio de 67,59gr, el cual fue catalogado como el quinto en la escala de pesos entre las hembras, mientras que en la segunda estación, la misma hembra generó las crías más pesadas, siendo el valor promedio de 77,07 gr.

Por otra parte, las hembras **1,2 y 3** presentaron valores similares de peso en ambas estaciones, siendo por lo general más pesadas las crías en la primera estación que en la segunda (ver Tabla N° 6.53). Lo mismo ocurrió con la hembra **4**, quien en la primera estación generó crías poco pesadas (promedio de 67,16 gr.), ocupando la casilla 6 entre las siete hembras de las cuales se obtuvieron crías, al igual que en la segunda estación, en la que ocupó la octava casilla en peso promedio de sus huevos, con un valor de 51,25 gr. y siendo estos los menos pesados en esa estación.

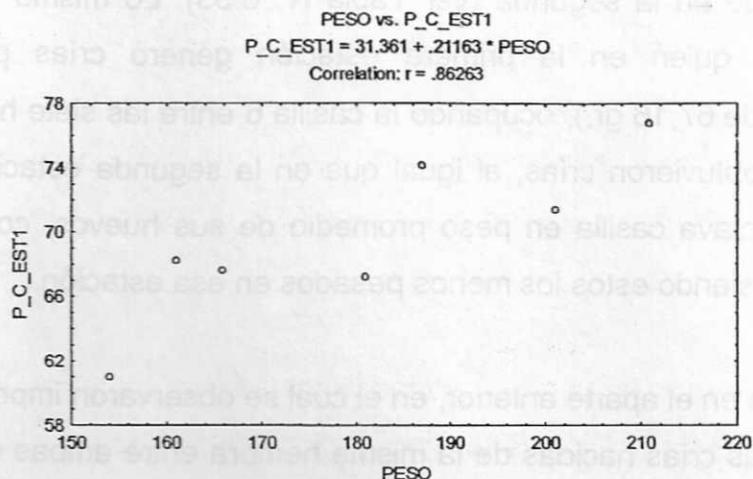
Al igual que en el aparte anterior, en el cual se observaron imposibilidades de comparar las crías nacidas de la misma hembra entre ambas estaciones, se puede observar (Tabla N° 6.53) que las hembras **6 y 7** presentaron crías medianas en la primera estación, mientras que en la segunda, la hembra **7** no estuvo presente durante la estación reproductiva y la hembra **6** puso huevos infértiles en su totalidad.

Lo mismo ocurrió con las hembras **8 y 9**, quienes aun habiéndose reproducido en la primera estación y haber puesto huevos, estos fueron infértiles en su totalidad por lo que no se obtuvieron crías a las cuales realizarles las medidas de peso comparables con las de las crías obtenidas por estas hembras en la segunda estación reproductiva, donde igualmente generaron crías de peso medio con respecto al promedio.

En el caso de la hembra **11**, esta no anidó durante la primera estación reproductiva, pero si lo hizo durante la segunda, en la cual generó 13 crías de peso medio (72,67 gr.).

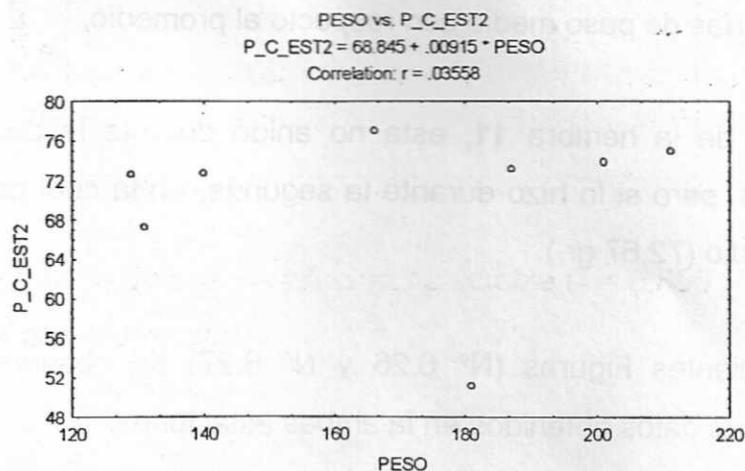
En las siguientes Figuras (N° 6.26 y N° 6.27) se observa la regresión realizada a los datos obtenidos en la ambas estaciones.

Figura N° 6.26
Correlación entre Peso de Hembra (gr) vs Peso promedio de Crías (gr)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Como puede observarse, para esta estación no se obtuvo una correlación entre el peso de la hembra y el de las crías, siendo el valor de $r = 0.86263$ ($p = 0.1245$ / $g.l = 5$), al igual que en la segunda estación (ver figura N° 6.38), donde dicha correlación no es observada ($r = 0.03558$ / $p = 0.9333$ / $g.l = 6$, lo cual concuerda con los resultados obtenidos en el aparte anterior, en el cual se correlacionaron las longitudes totales de ambos (hembras y crías).

Figura N° 6.27
Correlación entre Peso de Hembra (gr) vs Peso promedio de Crías (gr)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



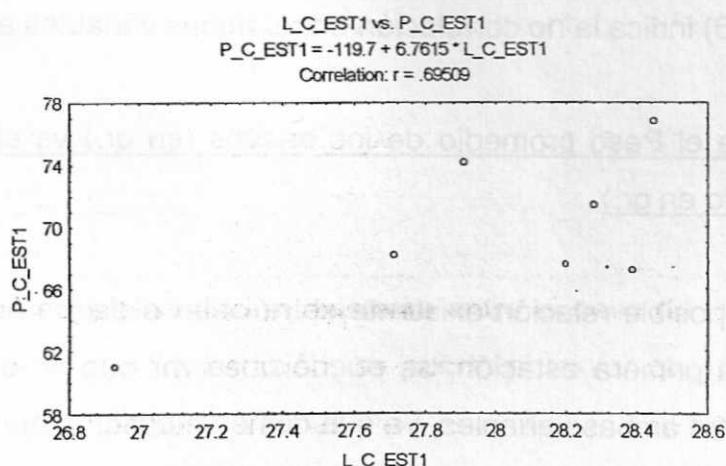
Relación entre el Tamaño promedio de las crías (L.T en cm) vs el Peso de las crías (promedio en gr.)

En la primera estación, las crías generadas por la hembra 1 fueron las más largas y pesadas de todas, estando los dos valores asociados. Lo mismo ocurrió con la hembra 2, quien presentó valores que en ambos casos ocuparon la casilla tres al clasificar a los pesos y L.T de mayor a menor (Tabla N° 6.53).

Esto no fue así entre las restantes hembras, en cuyas crías no se observó asociación alguna entre el peso y la Longitud Total.

En la siguiente Figura (N° 6.28) se observa la regresión realizada a los datos obtenidos en la primera estación.

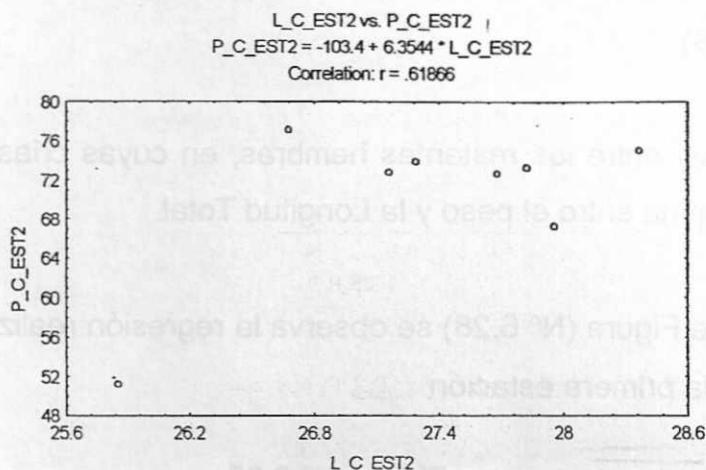
Figura N° 6.28
Correlación entre L.T promedio Crías (cm) vs Peso promedio Crías (gr)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Se observa que se da una correlación apreciable ($r = 0.695 / p = 0.022 / g.l = 5$) en esta primera estación.

Por otra parte, los valores obtenidos durante la segunda estación no difieren mucho de la primera. En la siguiente Figura (N° 6.29) se observa la regresión realizada a los datos obtenidos en la primera estación.

Figura N° 6.29
Correlación entre L.T promedio Crías (cm) vs Peso promedio Crías (gr)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



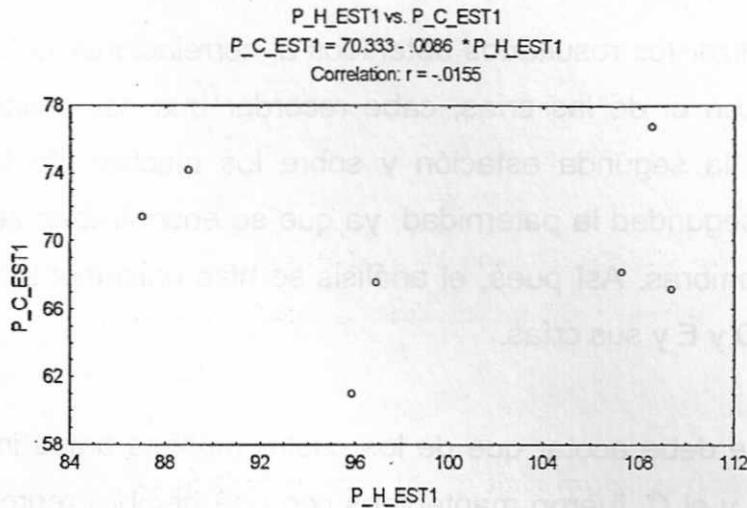
Al igual que para la primera estación analizada, el valor de $r = 0.61866$ ($p = 0.1020 / g.l = 6$) indica la no correlación entre ambas variables analizadas.

Relación entre el Peso promedio de los huevos (en gr.) vs el Peso de las crías (promedio en gr.)

Al analizar la posible relación existente entre el peso de los huevos y el de las crías en la primera estación, se puede observar que no existe ninguna correlación entre ambas variables, ya que como se observa en las Tablas N° 6.52 y N° 6.53 mostradas en párrafos anteriores, los huevos más pesados no generaron crías más pesadas.

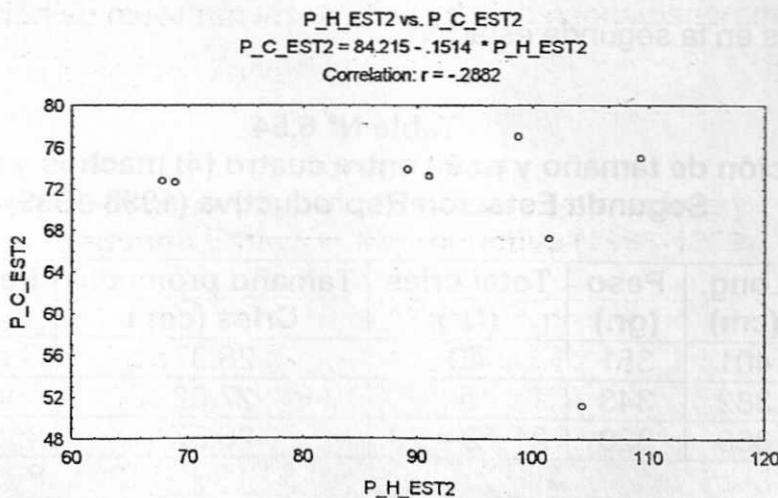
En la Figura N° 6.30 se observa la regresión realizada a los datos obtenidos en la primera estación.

Figura N° 6.30
Correlación Peso promedio de Huevos (gr) vs Peso promedio Crías (gr)
Primera estación reproductiva (1997-1998)



Como se observa en la Figura N° 6.30, el valor de $r = -0.0155$ ($p = 0.9737$ / $g.l = 5$) indica que no existe correlación alguna entre ambas variables. Lo mismo ocurre en el caso de la segunda estación, donde al realizar la correlación respectiva, se obtuvo un valor de $r = -0.2882$ ($p = 0.4887$ / $g.l = 6$) (ver Figura N° 6.31).

Figura N° 6.31
Correlación entre Peso de Huevos (gr) vs Peso promedio Crías (gr)
Segunda estación reproductiva



Relación entre el Largo Total de los Machos (en cm.) vs el Largo Total Promedio de las crías (en cm.)

Antes de analizar los resultados obtenidos al correlacionar la L.T y Peso de los machos con el de las crías, cabe recordar que estos análisis solo se realizaron en la segunda estación y sobre los machos de los cuales se conoció con seguridad la paternidad, ya que se encontraban separados con una o más hembras. Así pues, el análisis se hizo únicamente utilizando los machos **B,C.D** y **E** y sus crías.

Igualmente, se debe acotar que de los cuatro machos antes indicados, dos de ellos, el **B** y el **C**, fueron mantenidos con una hembra reproductora cada uno, mientras que los dos restantes, **D** y **E**, fueron mantenidos en forma de tríos con dos hembras cada uno. De ahí las diferencias en lo que a número de crías engendradas se refiere.

Es por esto, que a continuación se realiza el análisis de correlación entre los machos y las crías evaluando las variables peso y L.T de ambos y no el número de crías generadas por cada uno.

A continuación se muestran las medidas de los neonatos (promedios) versus los machos en la segunda estación.

Tabla N° 6.54
Relación de tamaño y peso entre cuatro (4) machos y sus crías
Segunda Estación Reproductiva (1998-1999)

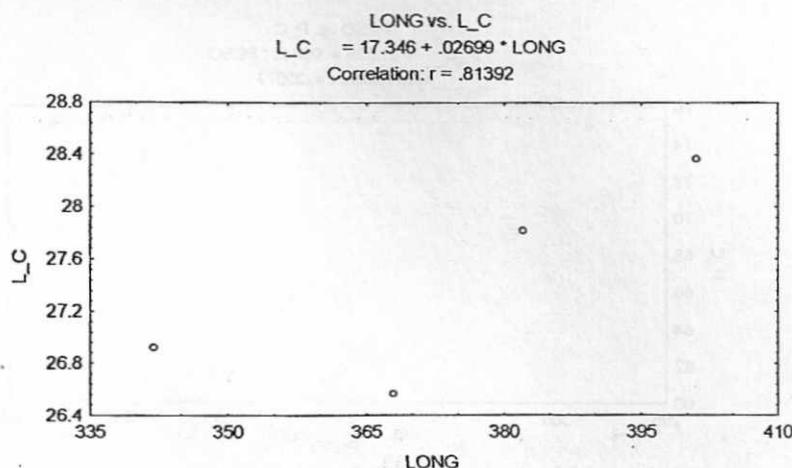
Macho	Long. (cm)	Peso (gr.)	Total crías (N°)	Tamaño promedio Crías (cm.)	Peso promedio Crías (gr.)
B	401	351	40	28.37	75.00
C	382	343	5	27.82	73.24
D	368	320	21 / 2 = 23	26.57	62.55

E	342	302	27 / 4 = 31	26.92	74.90
---	-----	-----	-------------	-------	-------

Nota: Esta relación se muestra únicamente para los cuatro machos denotados como B,C,D y E, en la segunda estación, ya que durante la primera estación, resultó imposible realizarla con ninguno de los machos, puesto que estos se encontraban agrupados y no se pudo determinar la paternidad de estos sobre las crías, ya que muchos de ellos montaron y copularon a una o varias hembras. Lo mismo ocurrió con el grupo de tres machos (G,H e I) en la segunda estación reproductiva.

Al observar los datos indicados en la Tabla N° 6.54, y analizarlos estadísticamente, se observa como los machos de mayor tamaño (L.T en cm) no generaron las crías de mayor tamaño ($r = 0.81392$, $p = 0.18604$ / g.l = 2) (ver Figura N° 6.32).

Figura N° 6.32
Correlación entre L.T Machos (cm) vs L.T. promedio Crías (cm)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



Relación entre el Peso promedio de los machos (en gr.) vs el Peso de las crías (promedio en gr.)

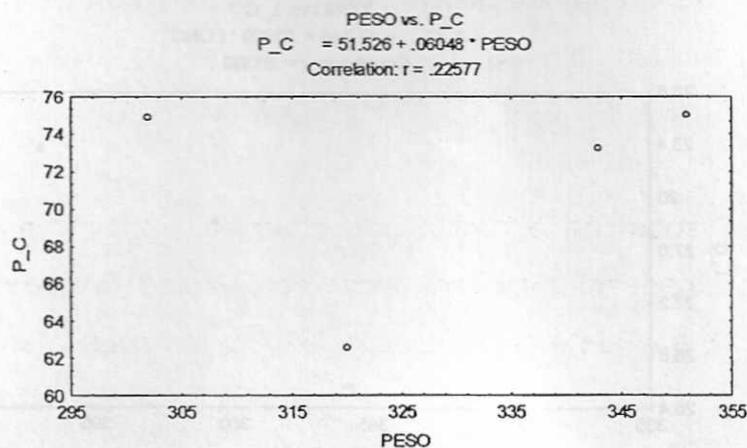
Al igual que lo encontrado al analizar las L.T de machos y crías, cuando se realizaron los análisis con los pesos de ambos, se observó que no existió correlación alguna entre los valores presentados ya que como se observa en la Tabla N° 6.54, aun cuando el macho **B** (más pesado) generó crías más pesadas (75,00 gr.), estas no excedieron notoriamente en peso a las crías

generadas por el macho menos pesado de los analizados en este aparte, el macho **D** (crías con peso promedio de 74,90 gr.)

Igualmente, es notorio que ese macho **D** generó crías más pesadas que los machos **B** y **C**, ambos más pesados que el primero.

Este hecho se observa más claramente en la siguiente Figura (N° 6.33), donde se observa la regresión realizada a los datos obtenidos en la primera estación ($r = 0.2257$ / $p = 0.7742$ / $g.l = 2$).

Figura N° 6.33
Correlación entre Peso de Machos (gr) vs Peso promedio Crías (gr)
Segunda estación reproductiva (1998-1999)



6.11. Cuido parental de los nidos y huevos

El comportamiento defensivo de las nidadas varió en las hembras de caimán del Orinoco según el posible agresor o depredador. Así pues, para su análisis, se establecieron tres categorías en lo que a potenciales depredadores de las nidadas se refiere siendo estas las siguientes:

- Humanos (colectores de las nidadas)
- Otros caimanes
- Varios (Garzas, matos de agua, ameivas, etc.)

Los análisis de dichos comportamientos serán realizados en forma individual para las tres categorías, destacando los comportamientos desplegados por las hembras en cada caso.

- Humanos

Una vez que las hembras pusieron los huevos en los nidos, permanecieron muy cerca de estos en el agua y en la porción terrestre aledaña (Ver Foto N° 28 en el Anexo Fotográfico) por un período variable entre 6 y 22 días, aun cuando los huevos hubieren sido extraídos del nido durante las primeras 24-48 horas posteriores a la nidificación.

En ambas estaciones, se pudo observar que en todos los casos en los cuales se procedió, después de haber observado las marcas o rastros de las hembras acercándose al nido, a excavar estos en busca de las nidadas, las hembras defendieron los nidos.

Se observaron diferencias en lo que al comportamiento defensivo realizado por parte de las hembras cuando estas habían excavado nidos falsos con respecto a los nidos verdaderos o definitivos. Así pues, en todos los casos (65 en total; 38 en la primer estación y 27 en la segunda), en que se excavaron nidos falsos, las hembras realizaron despliegues defensivos desde el agua sin acercarse a la ribera o al nido.

Dichos despliegues consistieron en amagues de ataque con la boca abierta (Ver Foto N° 29 en el Anexo Fotográfico) y emisiones de gruñidos y siseos, acompañados en algunos casos con movimientos violentos de la cola.

En el caso de las anidaciones definitivas, las hembras se comportaron más agresivamente cuando sus nidos fueron excavados. Así pues, durante la primer estación, ocho (8) de las nueve (9) hembras que anidaron, realizaron despliegues defensivos desde el agua y atacaron a los posibles agresores de los huevos (colectores), subiendo a la ribera en algunos casos y posándose sobre el nido sin permitir el acercamiento a este. Lo mismo ocurrió durante la segunda estación donde ocho (8) de las diez (10) hembras se comportaron de igual forma (ver Tabla N 6.55).

Tabla N° 6.55
Defensa de las nidadas por parte de las hembras en relación a los colectores de huevos (humanos) en ambas estaciones

Hembra	Comportamiento		Comportamiento	
	1ª estación reproductiva		2ª estación reproductiva	
	Despliegue en agua	Despliegue en tierra	Despliegue en agua	Despliegue en tierra
1	Intenso	Intenso	Intenso	Intenso
2	Intenso	Intenso	Intenso	Intenso
3	Intenso	Moderado	Moderado	Intenso
4	Intenso	Intenso	Intenso	Intenso
6	Intenso	Intenso	Moderado	Intenso
6	Leve	Intenso	Moderado	Intenso
7	Intenso	Intenso	-----	-----
8	Leve	Nulo	Leve	Nulo
9	Moderado	Moderado	Intenso	Moderado
10	-----	-----	Leve	Nulo
11	-----	-----	Leve	Moderado

Nota: Las categorías mostradas en la tabla anterior fueron establecidas una vez presentados los distintos tipos de comportamientos defensivos, las intensidades y las duraciones con que estos fueron realizados.

Por lo general, las hembras procedieron de la siguiente forma: a medida que se acercaron los colectores al nido, las hembras se mantuvieron en el agua, a escasos metros de este, inflando el cuerpo y emitiendo siseos y burbujes. Una vez los colectores estuvieron a 2 o 3 metros del nido, las hembras salieron del agua corriendo rápidamente a enfrentarlos, abriendo la boca y emitiendo gruñidos.

De los 16 casos en que las hembras subieron a tierra para defender los nidos contra los colectores (Personal de Agropecuaria Pto. Miranda y autor de este trabajo), en 13 de ellos, estas se subieron encima del nido para defenderlo, por lo que fue necesario utilizar métodos de captura convencionales para grandes crocodílidos, de forma de mover a la hembra del nido y mantenerla inmovilizada mientras se extraían los huevos o golpeándolas en el hocico con una vara de 3 m de largo.

Las tres hembras que subieron a tierra y no sobre el nido actuaron de la misma forma que las anteriores, mostrando agresividad hacia los colectores por medio de cortas arremetidas, inflado del cuerpo y gruñidos, además de mantener en todo momento la boca abierta.

Entre ambas estaciones, solo dos hembras (**8** y **10**) no defendieron el nido en forma tan agresiva (ver Tabla N 6.55), habiéndose mantenido en el agua realizando despliegues intimidatorios en forma leve o retirándose mientras los huevos fueron extraídos. Como puede observarse, la hembra **8**, se comportó de esta manera en ambas estaciones, mientras que la hembra **10** lo hizo en la segunda estación.

Por otra parte, en dos casos (1 en cada estación reproductiva), se produjo una defensa del nido por dos hembras al mismo tiempo. En la primer estación reproductiva, fueron las hembras **4** y **6**, quienes habían anidado en

el mismo montículo de arena (nido artificial) en dicha estación. El comportamiento defensivo en este caso fue muy similar al descrito anteriormente en lo que a defensas individuales se refiere, con la excepción que la hembra 4 agredió a la 6 en dos ocasiones durante la defensa. En la segunda estación, fueron las hembras 6 y 10 quienes defendieron el nido, ya que en este habían anidado ambas hembras. En este caso, no hubo agresión entre ellas, siendo la hembra 6 quien defendió más intensamente y desde tierra el nido, mientras que la hembra 10 se mantuvo realizando despliegues intimidatorios desde el agua.

La mayoría de las hembras continuaron defendiendo el nido aun después de que los huevos habían sido retirados.

En el caso de los machos, entre ambas estaciones, se presentaron 6 episodios de defensa de los nidos, en los que estuvieron involucrados 4 machos únicamente (ver Tabla N° 6.56).

Tabla N° 6.56

Defensa de las nidadas por parte de los machos en relación a los colectores de huevos (humanos) en ambas estaciones

Macho	Comportamiento		Comportamiento	
	1ª estación reproductiva		2ª estación reproductiva	
	Despliegue en agua	Despliegue en tierra	Despliegue en agua	Despliegue en tierra
A	Intenso	Nulo	----	----
D	Leve	Nulo	Intenso	Nulo
E	Intenso	Leve	Moderado	Nulo
G	----	----	Leve	Leve

Nota: Las categorías mostradas en la tabla anterior fueron establecidas una vez presentados los distintos tipos de comportamientos defensivos, las intensidades y las duraciones con que estos fueron realizados.

En todos los casos, la defensa de las nidadas fue menos intensa y duradera por parte de los machos que de las hembras, además que estos realizaron

los comportamientos de defensa una vez que las hembras los habían iniciado y nunca antes de ellas.

- Otros caimanes

La defensa de los nidos por parte de las hembras de caimán del Orinoco al acercarse un individuo de la misma especie a su nido varió dependiendo del sexo y la jerarquía del animal que se aproximó.

Así pues, durante la primera estación reproductiva, se pudo observar como las hembras **1,2,4 y 5** fueron más agresivas en lo que a defensa de la nidada se refiere, que las hembras **3,6,7,8 y 9**.

Dicha agresividad se dio en forma más marcada contra los machos que contra las hembras, produciéndose en todos los casos en el agua. En la tabla N° 6.57 se muestran las interacciones de cuidado de las nidadas entre machos y hembras en ambas estaciones.

Tabla N° 6.57
Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia los machos
Sistema de lagunas 5-7-8
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

M/H	1	2	3	4	5	6	7	8	9
A	3	2	2	2	3	0	0	0	0
B	3	6	1	2	1	0	1	0	1
C	1	1	2	0	1	1	1	0	1
D	3	1	1	3	5	0	0	1	0
E	4	0	0	3	2	1	1	0	0
F	1	1	0	0	0	1	1	3	1
G	0	1	0	1	0	3	0	2	2
Total	15	12	6	10	12	6	4	6	5

Durante la segunda estación reproductiva, las agresiones por parte de las hembras se redujeron en numero con respecto a la primera, siendo las hembras **2,5,6** y **9** las más agresivas contra los machos.

En la tabla N° 6.58 se muestran las interacciones de cuidado de las nidadas entre machos y hembras en ambas estaciones.

Tabla N° 6.58
Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia los machos
Segunda estación reproductiva (1997 – 1998)

M / H	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11
B	2									
C			1							
D		6		2						
E					8		2			
G						4		3	1	0
H						3		4	0	0
I						2		1	0	1
Total	2	6	1	2	8	9	2	8	1	0

Nota: La tabla se lee en este sentido = J. Los espacios sombreados significan la imposibilidad de interacciones ya que los animales se encontraban en distintas lagunas.

En el caso de las defensas del nido por parte de hembras hacia otras hembras se pudo observar que las más activas en lo que a este comportamiento se refiere fueron las hembras **1** y **4** en la primer estación y la **6** y **9** en la segunda. En las siguientes tablas (N° 6.59 y 6.60) se muestran las interacciones observadas en cada estación.

Tabla N° 6.59
Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia otras hembras
Sistema de lagunas 5-7-8
Primera estación reproductiva (1997 – 1998)

H/H	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0	0	0	0	0	0	0	0
2	0		0	0	1	1	0	0	0
3	1	0		2	0	2	1	0	0

4	1	0	0	0	0	0	2	0	0
5	3	2	1	2	1	0	0	1	0
6	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	2	0	0	1	0	0	0	0	0
8	1	0	2	3	1	0	1	0	1
9	0	0	1	2	1	2	0	0	0
Total	8	3	4	10	3	6	4	1	1

Nota: La tabla se lee en este sentido = ∟

Como puede observarse, las hembras **4** y **1** resultaron las más agresivas a la hora de defender sus nidos de otras hembras de caimán del Orinoco, siendo poco notoria la diferencia presentada por las restantes hembras (excluyendo a la hembra **6**) en lo que a este comportamiento se refiere.

Durante la segunda estación, la evaluación de este comportamiento varió ya que las hembras se encontraron dispuestas espacialmente de forma distinta a la primera (ver Tabla N° 6.60). Así pues, se observa como las hembras **1** y **3** no fueron incluidas en los análisis por estar conformando parejas con los machos **B** y **C** respectivamente.

Tabla N° 6.60
Defensa de las nidadas por parte de las hembras hacia otras hembras
Segunda estación reproductiva (1998 – 1999)

H/H	2	4	5	6	8	9	10	11
2	---	2						
4	3							
5					2			
6								
8			3					
9				4		1	1	0
10				2		3	0	1
11				1		2	0	1
Total	3	2	3	7	2	6	1	2

Nota: La tabla se lee en este sentido = ∟. Los espacios sombreados significan la imposibilidad de interacciones ya que los animales se encontraban en distintas lagunas.

Las hembras 6 y 9 ubicadas en el grupo de la gran laguna (7-8) resultaron las más activas en lo que a defensa de los huevos se refiere, habiendo realizado 7 y 6 interacciones de defensa respectivamente. Por otra parte, las restantes hembras, independientemente de la distribución espacial a la que estuvieron sometidas (tríos o grupos), presentaron valores similares en lo que a este comportamiento se refiere.

- Varios (Garzas, matos de agua, ameivas, etc.)

En referencia a otros posibles depredadores de las nidadas, solo seis (6) eventos fueron registrados en la Agropecuaria durante ambas estaciones. Cuatro de ellos incluyeron a dos especies de garzas (Garza Blanca Real y Garza Morena) y los otros dos a dos especies de lagartos: el mato de agua (*Tupinambis teguixin*) y la Ameiva (*Ameiva ameiva*).

En los seis casos, las hembras actuaron de la misma forma, corriendo hacia el posible depredador cuando este se acercó a escasos metros (2 – 3 m) del nido y emitiendo un fuerte gruñido con la boca cerrada. Posteriormente, se mantuvieron por unos minutos sobre el nido o cerca de este una vez el depredador había huido.

CAPITULO VII. DISCUSION

El conocimiento de cómo viven los animales en su ambiente y la forma como interactúan entre si y responden a diferentes estímulos (naturales o artificiales) del medio ambiente son en muchos casos, esenciales para poder realizar estudios ecológicos de manejo y conservación de las especies.

A este respecto, el estudio del comportamiento social y reproductivo de las distintas especies de crocodílidos del mundo se encuentra prácticamente en sus inicios, ya que aun cuando estos reptiles presentan tallas considerables, son conspicuos y fueron históricamente numerosos en las comunidades acuáticas y a algunos casos marinas del mundo, la mayoría de las observaciones realizadas han sido de tipo anecdótico y sin validez científica.

Por otra parte, la mayoría de los estudios científicos relativos al grupo de los crocodílidos apuntan hacia las características morfológicas y fisiológicas de estos, lo cual ha servido para la clasificación taxonómica de las distintas especies.

Fue a inicios de 1960, cuando se comenzaron a realizar observaciones sistemáticas de carácter científico, referentes al comportamiento de varias especies de Crocodílidos. Un ejemplo de esto se obtiene al analizarse la gran cantidad de estudios realizados con el aligador norteamericano (*Alligator mississippiensis*) en los Estados Unidos de Norte América, dado que en un momento (1960) constituyó una de las especies de reptiles más amenazadas de extinción en el mundo (Deitz & Hines, 1980).

Es a partir de los años setenta (1970), cuando se comienzan las labores de análisis del comportamiento social de estos reptiles, con estudios como los realizados por Garrick & Lang (1977) y Garrick y Herzog (1978) con el aligador norteamericano. Dichos estudios fueron realizados con poblaciones de animales mantenidas en cautiverio.

A raíz de alguno de esos estudios, se pudo determinar que estos reptiles presentan un comportamiento mucho más complejo de lo que se creía, y son posiblemente los reptiles de comportamiento más sofisticado en el mundo (Garrick y Lang, 1977). Estudios sistemáticos realizados recientemente indican que estos reptiles presentan comportamientos sociales tan complejos como los desplegados por aves y mamíferos. Un ejemplo de esto es la comunicación, la cual incluye señales vocales, visuales, táctiles y olfatorias. Este hecho desencadenó una serie de nuevos trabajos con la intención de caracterizar dichos comportamientos en las diferentes especies del mundo.

Los crocódilidos son animales sumamente tímidos y en la mayoría de los casos de gran movilidad, por lo que resulta trabajoso en lo que a tiempo e inversión económica se refiere, realizar estudios en condiciones naturales. Es por esto que la mayor parte de los estudios realizados sobre el comportamiento de estos animales ha sido realizado en condiciones de semi - cautiverio o cautiverio en zonas protegidas (Parques Nacionales y Reservas Ambientales), en las que se han refugiado la mayor parte de las poblaciones de crocódilidos en el mundo.

El presente estudio realizado en la Agropecuaria Puerto Miranda constituye uno de los casos antes mencionados (estudio en condiciones de cautiverio) y se llevó a cabo con la intención de evaluar el comportamiento reproductivo del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en cautiverio, especie catalogada hoy día como amenazada de extinción.

Es por ello que el aporte realizado por este tipo de estudios es de suma importancia ya que ayuda a conocer aspectos relativos a la reproducción de la especie en cautiverio, lo cual se traduce en la obtención de un número significativo de crías anualmente, las cuales a su vez son criadas hasta que alcanzan la edad y talla necesarias para poder subsistir en sus zonas de origen al ser liberados.

A continuación se analizan y discuten cada uno de los aspectos comportamentales asociados a la reproducción del caimán del Orinoco en Puerto Miranda y los resultados obtenidos en ambas estaciones reproductivas analizadas.

7.1. Muestras observacionales

Al inicio de este estudio, se procedió a consultar una de las fuentes bibliográficas más utilizadas hoy día en lo que a estudio del comportamiento animal se refiere (Martín y Bateson, 1986), la cual sirvió para desarrollar y planear los muestreos llevados a cabo en este estudio y analizar cuales fueron los comportamientos desplegados por el caimán del Orinoco en lo que a su reproducción se refiere.

Dichos estudios estuvieron basadas tanto en la bibliografía existente para ésta y otras especies de crocódilidos, como en observaciones preliminares realizadas sobre los caimanes adultos mantenidos en la Agropecuaria Puerto Miranda y que fueron realizadas en períodos previos a las dos estaciones antes analizadas.

Este sistema de análisis resultó de gran utilidad ya que de acuerdo al procedimiento seguido y descrito en los materiales y métodos de este estudio, se pudo generar una gran matriz en la cual se enumeraron y contabilizaron los distintos comportamientos reproductivos observados para la especie en Pto. Miranda, de forma de facilitar la toma de datos referentes a dichos comportamientos.

Esa organización a la cual se hizo referencia en el anterior párrafo, permitió la selección y establecimiento de categorías, así como los parámetros (duración, intensidad y frecuencia) con los cuales fueron llevados a cabo los distintos comportamientos por los caimanes. De esa forma, se pudieron determinar las bondades y dificultades presentadas por los dos tipos de muestreo observacional (Focal y Grupal) implementados en este estudio, específicamente en lo que a una

especie de carácter anfibio se refiere, como es el caimán del Orinoco. Dichas ventajas y desventajas se resumen a continuación.

El muestreo Focal presentó desventajas en comparación al Grupal, ya que al ser el caimán del Orinoco una especie de hábitos anfibios, presenta gran dependencia por el agua, lo que imposibilitó en muchos casos el registro continuo del comportamiento desplegado por el individuo previamente seleccionado o de las interacciones de este con el resto de los componentes del grupo, independientemente de quien iniciara la interacción. En esos casos y aun cuando el animal no pudiera ser observado, fue necesaria la culminación de la sesión de muestreo sin poder implementar ese u otro tipo de muestreo (Grupal) a los restantes caimanes ubicados en esa u otra laguna.

Otro problema se presentó al implementar este tipo de muestreo en las grandes lagunas, en las cuales se encontraban alojados más de 5 animales (lagunas 5-7-8 en la primera estación y 7-8 en la segunda), ya que, aun cuando cada animal se encontraba codificado y marcado, en algunos casos, en los que las interacciones se presentaban lejos de las pasarelas de observación, resultaba difícil o imposible determinar quienes se encontraban participando y por ende se pudo incurrir en errores de identificación. Sin embargo, en todos los casos en que se presentaron dudas, se incluyó a estos animales dentro de los períodos denominados "Time Out", durante los cuales no se llevó registro de sus actividades.

Por otra parte, al aplicar el sistema de muestreo Grupal, la recopilación de los datos resultó más sencilla, no siendo necesario el seguimiento de un animal determinado y pudiendo registrar los comportamientos desplegados por los distintos componentes de la pareja, trío o grupo, según la laguna y estación analizadas.

Este muestreo fue muy superior en lo que a eficiencia se refiere al realizar los muestreos en horarios nocturnos, en los cuales, se pudo registrar los distintos

comportamientos desplegados por los caimanes, con mayor facilidad que en el caso del muestreo focal.

Por otro lado, el implementar este tipo de muestreo permitió registrar distintas categorías de comportamiento para varios ejemplares a la vez, lo cual no fue posible en el caso del muestreo Focal.

Un problema observado al implementar este muestreo y que ha sido reportado por Martin y Bateson (1986), fue el que existieron algunos individuos más conspicuos en sus comportamientos, sobre todo en el caso de la territorialidad y el cortejo, por lo que para estos individuos, existe una mayor cantidad de eventos registrados que para el resto. Este hecho puede haber generado cierto sesgo hacia esos individuos, aunque de efecto muy leve sobre los resultados obtenidos.

Al analizar lo antes expuesto se debe tomar en cuenta la distribución de horas de observación implementadas en cada estación y para cada una de las lagunas. Así pues, este hecho es relevante ya que para no incurrir en un error de sub-estimación o sobre-estimación de los comportamientos de acuerdo a cada individuo, el número de horas invertidas por laguna en cada una de las estaciones analizadas varió dependiendo del número de animales presentes en cada laguna.

De esta forma, la toma de datos resultó lo más representativa posible, ya que el mayor número de horas de observación fue invertida en las lagunas 5-7-8 y 7-8, dependiendo de la estación analizada y del tipo de muestreo implementado.

Una vez implementados ambos tipos de muestreos en este estudio, considero que, aun cuando el muestreo Focal es considerado como el idóneo a la hora de estudiar el comportamiento de un grupo o de una especie gregaria, este no fue el caso en la Agropecuaria Pto. Miranda ya que ambos tipos de muestreo se complementaron para dar origen a una toma de datos que podría catalogarse

como completa, habiéndose analizado a si todas las interacciones en forma grupal e individual en ambas estaciones reproductivas.

7.2. Tamaño corporal (Longitud Total y Peso)

El tamaño del cuerpo influye prácticamente todos los parámetros de la historia de vida de un animal, ya que refleja las demandas conflictivas y las presiones selectivas (reproducción y supervivencia) de estos, bajo la premisa que diferentes tamaños del cuerpo sirven para distintos propósitos (Peters, 1983).

Presumiblemente, diferentes tamaños corporales son producidos por distintos balances (trade offs) y presiones selectivas entre diferentes poblaciones y sexos con diversas funciones asociadas. Así pues, al analizar el tamaño corporal de cualquier individuo, se debe tomar en cuenta cada uno de los balances más comúnmente estudiados como son los de: relación tamaño corporal – requerimientos energéticos, tamaño corporal – éxito reproductivo y tamaño corporal – tasas de supervivencia entre otros (Pough, 1980; Roff, 1992).

Muchos han sido los estudios realizados sobre estos balances de los distintos parámetros de historias de vida en diversas especies de vertebrados, entre los que se cuentan muy pocos reptiles.

Por lo general, entre los resultados más comúnmente obtenidos se ha observado que el tamaño corporal está correlacionado con las habilidades de competencia y pelea por territorios y parejas, como también con la diferenciación en lo que a explotación del nicho se refiere (Roff, 1992).

El caimán del Orinoco no representa una excepción al respecto, ya que durante distintas etapas de su desarrollo, el tamaño corporal influye, en sus distintas etapas de crecimiento, en el éxito de estos reptiles, debido a su condición de

especie gregaria, a su carácter de gran depredador, así como a su sistema de apareamiento (poligínico).

Dicho tamaño corporal puede medirse tanto por su longitud total como por su peso corporal y ambas variables suelen estar íntimamente relacionadas, aun cuando existe gran variación inter-individual, siendo indicativas del tamaño del animal y viéndose inmersas en los balances antes mencionados que determinan la historia de vida de cada animal (Peters, 1983).

Así pues, en el caso de los caimanes del Orinoco mantenidos en Puerto Miranda, se pudo determinar que existe en ambos sexos, una correlación positiva y significativa entre la longitud corporal y el peso de los caimanes adultos, o sea, tanto para machos como para hembras de caimán del Orinoco, cuanto más largo resultó el animal, más pesado fue.

En el caso de los machos, se pudo observar como el más pequeño midió 193 cm, peso 89 Kg., y el más grande 401 cm y peso 369 Kg. Las diferencias tomando en cuenta ambas variables son notorias, siendo la correlación entre ambos parámetros de $r = 0.99$ ($p = 4.28 \times 10^{-9}$).

Por otra parte, se observó que existió una mayor variación para el peso entre los machos que para la longitud total, lo cual refleja diferencias en la condición física de los animales, ya que para animales de largos similares, los pesos variaron, lo que sería indicativo de la salud de cada uno de ellos.

Para las hembras, los resultados obtenidos indicaron igualmente una correlación existente entre ambos parámetros morfométricos ($r = 0.97$ / $p = 1.16 \times 10^{-9}$), así como también, el valor de los Coeficiente de Variación, indica que las medidas de peso son relativamente más variables que las de longitud.

En ambos casos se pudo observar como el peso guarda una estrecha correlación positiva con la longitud total de los animales.

Teóricamente la relación longitud - peso ha de ser exponencial y no lineal, puesto que el peso está en relación estrecha con el volumen (suponiendo una densidad de masa constante para el animal), y el volumen siempre es proporcional a la tercera potencia de la longitud (Peters, 1983):

$$\text{Peso} \propto \text{Volumen} \propto \text{Longitud}^3$$

Una gráfica del logaritmo del peso vs el logaritmo de la longitud debe dar una línea recta cuya pendiente aproxima a tres. Sin embargo, esto no siempre se cumple y por esto las pendientes, o potencias resultan menores.

Tanto la longitud como el peso resultaron como variables idóneas para separar a los distintos ejemplares de ambos sexos, sobre todo en el caso de los machos, donde los coeficientes de variación (C.V.%) resultaron mayores, pero indicando en ambos casos que existe una correlación entre ambos parámetros.

En ambos casos, machos y hembras, se observa que los animales adultos alcanzan tallas considerables de tamaño y peso. Un tamaño grande como los presentados por esta especie puede aumentar la capacidad competitiva de un organismo o incrementar su éxito como depredador, así como reducir su vulnerabilidad a la depredación. Igualmente, los organismos grandes son más capaces que los pequeños de mantener la constancia de la función corporal ante la variación ambiental (Peters, 1983).

Los factores antes nombrados tienden a incrementar la supervivencia de los organismos de mayor tamaño, sin embargo, generan ciertas desventajas, como por ejemplo, que dicho tamaño corporal resultará difícil de mantener en términos absolutos de energía, ya que es necesario más alimento para evitar la inanición. A

primera vista, este hecho contradice la consideración energética que predice que intraespecíficamente, los animales de mayor tamaño resisten mejor los períodos de reducción de recursos (Pough, 1980; Vanzolini, 1993). La inanición diferencial de los animales grandes puede ser explicada por el hecho que aunque los requerimientos metabólicos por gramo del cuerpo son menores para los individuos grandes, sus requerimientos absolutos de energía, aquellos de los cuales vive y depende, son mucho mayores que los de animales más pequeños (Schmidt - Nielsen, 1984).

Por otra parte, el hecho de alcanzar un tamaño corporal grande, aun con una tasa de crecimiento baja, permitirá a los caimanes ser más prolíficos, como en el caso de las hembras, quienes a mayor tamaño corporal, mayor fertilidad, lo cual ha sido probado en todas las especies de Crocodílidos estudiados hasta hoy día (Cott, 1961; Deitz y Hines, 1980). Igualmente, los animales de mayor tamaño tienden a generar un mayor número de descendientes y a su vez, estos son más grandes. Esto explicaría el que las hembras de caimán del Orinoco, aun cuando alcanzan tarde la madurez sexual, aumentan su fertilidad a medida que pasa el tiempo, pues dicha fertilidad esta correlacionada con el tamaño y la edad (Roff, 1992).

En el caso de los machos, se podría decir que a estos les beneficia el alcanzar grandes tallas corporales, dado que se ha demostrado en diversos estudios (Coulson et al., 1973; Garrick & Lang, 1977; Gorzula, 1978; Thorbjarnarson, 1990), que los machos de mayor longitud y peso, son más propensos a delimitar territorios reproductivos y a acceder a las hembras con mayor facilidad y frecuencia que los machos de menor talla.

7.3. Dimorfismo sexual

Existen muchas diferencias intersexuales de diversas especies animales, a lo que se le considera dimorfismo sexual. Las características sexuales implicadas en dichos dimorfismos han sido clasificadas en primarias y secundarias,

considerando a los órganos reproductivos dentro de las primeras, mientras que las segundas son las que juegan un papel preponderante en la selección sexual, confiriéndole una ventaja a ciertos individuos de una especie sobre otros del mismo sexo en lo que a reproducción se refiere, por medio de la inclusión de características exageradas que incrementan el éxito reproductivo del animal, como por ejemplo, las coloraciones, las vocalizaciones, las glándulas emisoras de feromonas, el tamaño y la agresividad (como en el caimán del Orinoco), todas ellas con la función de incitar a la hembra al apareamiento (Krebs y Davies, 1993).

Aun cuando muchos de los caracteres sexuales secundarios antes nombrados desaparecen durante la estación no reproductiva, otros prevalecen en forma continua, y se van desarrollando con la edad del individuo, como es el caso del tamaño corporal en los crocodílidos.

En especies como las pertenecientes a este grupo (Crocodylidae), las cuales presentan hábitos polígamos (poligínicos en este caso), el desarrollo del dimorfismo sexual se hace más notorio que en especies monógamas, ya que en el primer caso, un macho exitoso podrá aparearse con varias hembras, generando una mayor descendencia que los machos que no sean exitosos en este sentido, los cuales dejarán poca o ninguna progenie durante las estaciones reproductivas (Garrick y Lang, 1977; Krebs y Davies, 1993).

Así pues, a diferencia de la mayoría de las aves y anfibios, cuyos machos por lo general presentan coloraciones llamativas, cantos elaborados o estructuras y glándulas que no son presentadas por las hembras (caracteres dimórficos) y que son desplegadas durante la época reproductiva, los machos de las diferentes especies de crocodílidos, solo presentan un carácter dimórfico apreciable a simple vista el cual es el tamaño corporal, alcanzando tallas superiores en cuanto a peso y longitud que las hembras.

Un ejemplo es el presentado por el aligador norteamericano (*Alligator mississippiensis*) especie en la cual el macho alcanza los 4.5 m de longitud y 500 Kg. de peso, mientras que la hembra no sobrepasa los 3 m de longitud y los 180 Kg. de peso (Garrick, 1975b).

En las diversas especies de Crocodílidos, dicho dimorfismo se acentúa a medida que aumenta el tamaño (Ayarzagüena, 1983; Chabreck y Joanen, 1979; Joanen y McNease, 1982). Así pues, las especies pertenecientes a la sub - familia Crocodylinae, como son el cocodrilo del Nilo, el indo - Pacífico o el del Orinoco, presentan mayor dimorfismo sexual que las especies pequeñas, pertenecientes a los géneros *Paleosuchus* (Alligatorinae) u *Ostealaemus* (Crocodylinae).

En el caso del caimán del Orinoco, y en especial en la Agropecuaria Puerto Miranda, se pudo observar que los individuos machos utilizados durante el estudio resultaron mayores (Longitud total) y más pesados que las hembras, siendo las diferencias de tamaño variables entre 87 cm (entre los animales más grandes de ambos sexos) y 28 cm (entre los animales más pequeños de ambos sexos), habiéndose obtenido un valor de DS aproximadamente 10,1%.

Dicho valor de dimorfismo sexual obtenido debe tomarse como un estimado ya que solo se realizó una medida de longitud total y peso sobre cada uno de los animales en el transcurso del trabajo, dadas las condiciones de agresividad, reducida manipulación que presentan estos reptiles en su etapa adulta y estrés causado por medio de la manipulación. Igualmente, solo se dispuso de un total de 9 mediciones para los machos y 14 para las hembras, lo que constituye un reducido tamaño muestral.

El valor de SSD (Dimorfismo Sexual por Tamaño según sus siglas en ingles) obtenido en este estudio puede ser catalogado como bajo si se compara con el presentado por la mayoría de los valores obtenidos en las distintas especies de crocodílidos estudiados por otros autores (Chabreck & Joanen, 1979;

Thorbjarnarson, 1996), incluido el mismo caimán del Orinoco, a quien le corresponde un valor de D.S cercano al 40 %.

7.4. Madurez sexual

Asociado con el tamaño de los machos y las hembras de cada especie, se encuentra el proceso de madurez sexual. En Crocodílidos, el tamaño reproductivo o madurez sexual, se adquieren a una determinada talla y edad (Ayarzagüena, 1983).

Sobre este aspecto de la biología reproductiva de los Crocodylidae, pocos son los estudios que se han realizado, dadas las dificultades de aplicación de los métodos hasta hoy conocidos para el establecimiento de la madurez sexual: La primera dificultad es que para poder determinar la edad a la cual alcanzan la madurez sexual los Crocodílidos, en primer lugar, se debe obtener los tractos reproductivos de machos y hembras y analizar los diámetros de los folículos ováricos y las gónadas, así como su grado de desarrollo. Para ello los animales deben ser sacrificados, lo cual es impensable de realizar en especies como el caimán del Orinoco, ya que este se encuentra amenazado de extinción.

En el supuesto caso que el caimán del Orinoco no se encontrara en peligro de extinción y fuera necesario establecer la edad y tamaño a la primera reproducción, el sistema de determinación de la madurez sexual antes descrito sería el idóneo, ya que la determinación a nivel fisiológico, es óptima en relación a la realizada a nivel observacional (primera vez a la cual es observado el animal cortejando y copulando), puesto que se conoce que a nivel comportamental, puede existir una barrera de acceso a una pareja que retarde el proceso de desarrollo del animal, principalmente en los machos, ya que estos pueden ser fisiológicamente maduros y ser excluidos del apareamiento por los machos dominantes. Por esto, la edad a la cual los machos comienzan a copular puede depender de factores sociales

como la densidad poblacional y la distribución de clases por tamaño en dichas poblaciones (Stamps et al., 1997).

En segundo término y sin contar con el sacrificio de los caimanes para estudiar el grado de desarrollo de sus tractos reproductivos, se puede mencionar el seguimiento de ciertos individuos en cautiverio durante un largo período de tiempo (entre los 6 y los 14 años) hasta establecer la primera edad a la cual cortejan y cópulan. Así pues, la mayoría de los datos que se tienen acerca de a que edad y talla alcanzan la madurez sexual los machos y hembras de las diferentes especies, provienen de zoológicos o zocriaderos de reptiles, en los que se les ha hecho un seguimiento secuencial del crecimiento y las actividades reproductivas a los animales, desde su nacimiento (Cott, 1961; FAO, 1993; Ayarzagüena, 1983; Hunt, 1973).

En cautiverio, los animales son constantemente alimentados, lo cual les permite un desarrollo más acelerado que en la naturaleza, donde deben competir por el alimento con sus congéneres y otras especies animales. Así pues, *Alligator mississippiensis* alcanza la madurez sexual a los 8 años aproximadamente (tanto machos como hembras), mientras que en la naturaleza, existen casos en que transcurren hasta 14 años sin que los machos y las hembras alcancen la madurez sexual (Garrick, 1975; Joanen & McNease, 1975).

En general, los aligatores y algunas especies de caimanes y cocodrilos pequeños, alcanzan la madurez sexual a relativamente pequeñas tallas (1 - 1,20 m), mientras que las especies de mayores dimensiones (Crocodylinae y Gavialinae) la alcanzan cuando sobrepasan los 2 metros o más de longitud. Así pues, la madurez sexual en las especies de mayor tamaño, entre las que se encuentra el caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) es alcanzada entre los 8 y los 12 años de edad, mientras que las especies de menor tamaño, alcanzan la madurez sexual entre los 4 y los 6 años.

Aun cuando entre los objetivos del estudio, no se encontraba incluida la determinación de la Madurez Sexual de los individuos utilizados en el estudio por razones obvias como la imposibilidad de sacrificar animales, razones de tiempo y por que los distintos machos y hembras provenían de distintas zonas de Venezuela en las cuales no se les había realizado seguimiento alguno, se consideró conveniente realizar una pequeña descripción de las diferencias presentadas en el comportamiento de los caimanes adultos utilizados como pie de cría en ambas estaciones reproductivas y un pequeño grupo de caimanes sub adultos, que se estima, se encuentran cercanos (en edad y talla) de alcanzar la madurez sexual, pero que no se reprodujeron durante el período de estudio.

El grupo de sub adultos antes mencionados fue ubicado en la laguna N° 2, consistiendo de dos machos y tres hembras que fueron incluidos en el programa del estudio durante la segunda estación reproductiva y cuyas medidas estaban cercanas a las reportadas por otros autores (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a y 1993 b) como próximas a alcanzar la madurez sexual.

Ninguno de los machos y hembras sub adultos antes mencionados mostraron comportamientos que incluyeran despliegues de cortejo ni episodios de cópulas durante la estación reproductiva. Tampoco respondieron a los realizados por lo restantes habitantes de las otras lagunas, lo cual fue muy común entre los adultos, quienes al percibir a otro adulto realizando despliegues de cortejo (sobre todo en el caso de los machos) y copulando, en muchos casos fueron incitados a actuar de la misma forma, respondiendo con despliegues de cortejo o acercándose a las paredes que delimitaban ambas lagunas e intentando acceder a la laguna de la cual provenían dichos despliegues.

Comparando el comportamiento y las tallas de los sub adultos con los presentados por los especímenes adultos (machos y hembras) más jóvenes ubicados en las otras lagunas y que sí se reprodujeron en las dos estaciones, podría decirse que son pocas las diferencias encontradas en cuanto al tamaño, lo que induce a

pensar que una talla promedio de 2 m, así como un peso promedio de 120 Kg podrían constituir el límite en lo que a madurez sexual se refiere para los machos de la especie *Crocodylus intermedius*, mientras que un largo total de 250 cm y un peso de 120 Kg parece serlo para las hembras, aun cuando es indispensable realizar estudios destinados a la evaluación de dicha característica reproductiva.

Es importante acotar que en la naturaleza, ambos valores deben ser mayores ya que como se dijo en los párrafos anteriores, estos caimanes han sido criados en cautiverio desde su nacimiento y se sabe que bajo esas condiciones, deberían crecer más rápidamente y alcanzar la madurez sexual a una menor edad que los animales silvestres.

Este hecho se ve corroborado al observar los datos publicados por Thorbjarnarson & Hernández (1993 a y 1993 b), en lo que a la edad y talla a la que alcanzan la madurez sexual, los machos y hembras de *Crocodylus intermedius* en cautiverio (Hato Masaguaral) y en la naturaleza (Río Capanaparo). Así pues, aunque apuntan que en cautiverio, las hembras alcanzaron la madurez sexual entre los 250 y los 300 cm y que en la naturaleza lo hacen entre los 266 y los 306, existieron dos hembras de tallas muy inferiores a esas que anidaron en las playas del río Capanaparo, presentando longitudes entre 178 y 189 cm.

Los mismos autores indican que en lo que a edad se refiere, y aunque variable de acuerdo a los distintos parámetros mencionados en párrafos anteriores, como son alimento y temperatura, los machos de la especie suelen alcanzar la madurez sexual entre los 16 y los 22 años, mientras que las hembras lo hacen entre los 10 y los 12 años.

7.5. Territorialidad y cortejo

La territorialidad, definida como la competencia con miembros de la misma especie por acceso exclusivo a un espacio determinado, es una forma

particularmente extendida e importante de competencia intraespecífica asimétrica. A este respecto, Davies (1978) sugiere que se puede reconocer la existencia de un territorio "siempre que los grupos o individuos estén más separados entre sí que lo que cabría esperar en el caso de una ocupación al azar de los hábitats apropiados".

Sin embargo, es más habitual reservar el término de territorialidad para los casos en los que existe una interferencia activa por la que un área más o menos exclusiva, el territorio, es defendida contra los intrusos mediante una pauta reconocible de comportamiento (Begon et al., 1997).

En el contexto de este estudio, la importancia del territorialismo reside en el hecho de que aquellos individuos que disponen de un territorio, suelen mostrar una eficacia mucho mayor que los que no tienen uno, dado que acceden con más frecuencia a los recursos y parejas en ellos presentes. De hecho, los individuos de una especie territorial que no consigue obtener un territorio a menudo no contribuyen en absoluto a las generaciones venideras.

El territorialismo es, por lo tanto, una forma extrema de competencia asimétrica donde hay vencedores (aquellos que llegan a conseguir un territorio) y perdedores (los que no lo consiguen), y en momento determinado sólo puede existir un número limitado de vencedores. El número exacto de territorios (vencedores) suele ser algo impreciso en un año determinado y varía de año en año en función de las condiciones ambientales y esto en parte determina la disponibilidad de territorios y la densidad poblacional en dichos sectores (Begon et al., 1997).

A este respecto, en algunos estudios realizados en crocodílidos (Garrick, et. al, 1978; Vliet, 1989), se ha demostrado que existe un efecto de densidad poblacional en relación al comportamiento reproductivo de varias especies, especialmente en cuanto a la territorialidad y cortejo. Esto quiere decir que de acuerdo a la cantidad de animales que se encuentran habitando una zona determinada (artificial o

natural), se producen más o menos comportamientos e interacciones, los cuales a su vez son más o menos frecuentes e intensos.

El efecto de dichas densidades poblacionales sobre el comportamiento de los distintos rangos jerárquicos de los animales en un cuerpo de agua determinado (natural ó artificial) puede ser definitivo a la hora de competir por territorios o acceso a parejas. Vliet (1989) reporta que altas densidades poblacionales de *Alligator mississippiensis* en un sector determinado condiciona a una ruptura en esa cadena de dominantes – subordinados, produciéndose comportamientos similares entre ambas categorías sociales y donde aun cuando los animales de mayor talla y edad eran dominantes, se observó una inusual frecuencia de cortejos por parte de animales sub-adultos.

En esos estudios se ha demostrado que por lo general, los animales más jóvenes (tanto machos como hembras) realizan despliegues cuando se encuentran en cautiverio con más frecuencia que cuando se encuentran en la naturaleza. Este hecho no ha sido probado en ningún estudio realizado hasta la fecha con el caimán del Orinoco.

Este hecho tiene gran relevancia a la hora de analizar las diferencias comportamentales en lo que a territorialidad y cortejo se refiere obtenidas al describir cualitativa y cuantitativamente los distintos aspectos comportamentales de los caimanes de la Agropecuaria Puerto Miranda cuando fueron sometidos a las distintas distribuciones espaciales en ambas estaciones, ya que al realizar dicha distribución, se delimitaron los niveles poblacionales de los animales por laguna.

7.5.1. Interacciones territoriales y rangos jerárquicos

La mayoría de las especies de crocódilidos pueden ser consideradas como gregarias dado que por lo general, conviven en forma de grupos durante gran

parte del año. Los tamaños de los grupos y las interacciones entre sus componentes depende de varios factores, como son el tipo de hábitat que ocupan (zonas llantos o selváticas), la disponibilidad del alimento, el tamaño de los animales y la alteración de los ecosistemas en los que habitan.

Esta alteración en cuanto a los grupos es más notoria en las especies gregarias, que en las especies que presentan hábitos solitarios. Por lo general, las especies más gregarias, como es el caso de la baba (*Caiman crocodilus*), el cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*) y el Mugger (*Crocodylus palustris*) presentan grandes densidades poblacionales por espacio territorial, por lo que las interacciones sociales o antagónicas se presentan con más frecuencia. Este tipo de especies gregarias están asociadas a zonas llanas o ecosistemas abiertos de aguas claras (grandes ríos como el Amazonas, Nilo y Ganges), donde los recursos alimentarios y territoriales son suficientes para toda la población, puesto que en este tipo de agua, el recurso alimentario, aunque no muy diverso es muy abundante.

El caimán del Orinoco, objeto de este estudio pertenece al anterior grupo de especies gregarias, ya que antes de haber sido prácticamente extinto de sus zonas de origen, se conoce (Medem, 1983) que conformaba grandes poblaciones, en las cuales existía una marcada territorialidad (determinada por la estacionalidad) por parte de los machos.

Por otro lado, otras especies, por lo general, las de menor tamaño, como son las pertenecientes a los géneros *Paleosuchus* y *Ostealaemus*, son más solitarias y pocas veces se les ve congregadas en un mismo sector. Estas especies, son territoriales durante todo el año (Magnusson, 1989) y cuidan sus territorios de posibles intrusos (tanto machos como hembras), por lo que existen pocas posibilidades de que los grupos aumenten.

Hoy día, el aspecto de territorialidad ha sido bien estudiado para la especie del caimán del Orinoco (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a y 1993 b; Seijas, 1994;

Ramo et al., 1992), encontrándose que en poblaciones mantenidas en cautiverio y en la naturaleza existe una marcada territorialidad, sobre todo con el comienzo de la época reproductiva y específicamente desplegada por los machos.

Así pues, la gregaridad y territorialidad del caimán del Orinoco en las zonas en las cuales habita está sujeta a cambios anuales, ya que, cuando se acerca la época reproductiva y durante ésta, comienza la competencia por el establecimiento de territorios reproductivos por parte de los machos dominantes, dándose la realización de despliegues de agresividad y fuerza con la intención de establecer dichos territorios y abarcando el mayor área posible, así como el mayor número de hembras.

Dicha territorialidad fue variable en este estudio, dependiendo de la estación analizada (dadas las distribuciones espaciales de los caimanes en las lagunas), del mes del año, así como de los individuos que la realizaban, habiéndose creado rangos jerárquicos en los casos en que se encontraban varios animales conformando un grupo, así como observado diferencias en lo que a la frecuencia y tipo de despliegues realizados se refiere.

A continuación se analiza cada uno de los aspectos antes mencionados.

• **Cronología de eventos territoriales**

En ambas estaciones analizadas, los machos comenzaron los eventos territoriales antes que las hembras, lo cual posiblemente está asociado con que los machos deben establecer sus territorios al inicio de la época reproductiva de forma de posteriormente atraer a las hembras con sus despliegues de cortejo, mientras que para las hembras, los eventos de competencia llevados a cabo durante ambas estaciones estuvieron relacionados con la delimitación de zonas de anidación.

No se observaron diferencias marcadas en la cronología de establecimiento de territorios reproductivos entre machos durante ambas estaciones analizadas, lo que indica que la distribución espacial adoptada en cada una de ellas no influyó sobre este parámetro reproductivo. Tampoco fueron observadas diferencias en lo que a realización de despliegues territoriales por parte de individuos dominantes y subordinados en ambas estaciones analizadas, ni para los machos ni para las hembras.

• Interacciones territoriales macho – macho

En ambas estaciones, fueron los machos dominantes (los que ganaron un mayor número de combates o interacciones agresivas), quienes protagonizaron y ganaron el mayor número de eventos territoriales, presentándose un orden jerárquico según el tamaño del animal, donde los más grandes ocuparon las primeras casillas en dicha clasificación jerárquica y acapararon la mayor porción de la laguna en la cual se encontraban.

Este hecho fue corroborado al observar la existencia de una correlación directa entre el tamaño y jerarquía del animal versus la frecuencia con que participó y ganó los de eventos de territorialidad. Así pues, durante la primera estación reproductiva, de los siete machos que rivalizaron en el sistema de lagunas 5-7-8, los machos de mayor talla ganaron el mayor número de interacciones territoriales, mientras que en la segunda estación reproductiva, el caimán de mayores dimensiones mantenido en el grupo ubicado en la laguna 7-8 **G**, ganó 35 (64%) de las 55 interacciones presentadas. En ambos casos (estaciones), los animales de mayor talla patrullaron la laguna en la que se encontraban, desplazando por medio de despliegues o agresiones al resto de los machos.

Este hecho fue muy notorio al cambiar la distribución de los animales en la segunda estación, ya que el macho **G**, el cual durante la primera estación se había mantenido alejado del centro de la laguna y de la zona en la cual se encontraban

el mayor número de hembras, debido a su bajo rango jerárquico, durante la segunda estación cambió su comportamiento, ya que debido a su talla, resultó el más dominante en dicha estación, patrullando el centro de la laguna y delimitando su territorio, el cual prácticamente ocupó la totalidad de la porción acuática de la laguna en la segunda estación.

Lo inverso ocurrió con los machos que se encontraron en las posiciones, más bajas de la escala jerárquica como por ejemplo los denominados como **E, F y G** en la primera estación y **H e I** en la segunda, quienes perdieron casi todas las interacciones en las que participaron.

Al comparar el número de despliegues e interacciones territoriales presentadas por los machos cuando se encontraban conformando un grupo o cuando eran separados en forma solitaria con una o más hembras, se pudo observar diferencias entre ambas estaciones.

Así pues, los machos **B y C**, quienes realizaron entre 24 y 20 despliegues territoriales en la primera estación, lo hicieron 17 y 11 veces respectivamente en la segunda, en la cual se encontraban con una hembra cada uno. Por otro lado, los machos **D y E**, quienes habían sido subordinados cuando conformaron el gran grupo en la primera estación reproductiva, ganaron 6 y 3 interacciones respectivamente, mientras que en la segunda estación, cuando se encontraron sin competidores machos en la laguna, incrementaron el número de despliegues territoriales a 14 y 21 respectivamente, lo que sugiere que la frecuencia con que se ejecutan los despliegues territoriales en esta especie en cautiverio determina la jerarquía de dominancia, donde los machos alfa los realizan frecuentemente y los subordinados en forma esporádica.

Por otro lado, los caimanes de menor talla y mantenidos en forma de pareja durante la primera estación reproductiva, como fueron **H e I**, realizaron despliegues de territorialidad con la misma frecuencia en ambas estaciones, aun

cuando fueron cambiados al grupo ubicado en las lagunas 7-8 durante la segunda estación. Esto posiblemente se deba a que son los caimanes más jóvenes y de menores dimensiones en la Agropecuaria, por lo que de acuerdo a la clasificación jerárquica, les corresponde la nominación de subordinados, siempre estando dominados por el resto de los machos. Aun así, es de notar que durante la primera estación reproductiva, estos dos machos realizaron un mayor número de despliegues territoriales que los machos de mayores dimensiones que se encontraban en la gran laguna **D,E,F** y **G**, pero que tenían por encima de ellos a tres machos dominantes como fueron **A,B** y **C**.

Los resultados antes discutidos concuerdan con información existente, referente a la territorialidad observada entre los machos de otras especies de crocodylidos (*Crocodylus porosus*, *Crocodylus moreletti*, *Crocodylus niloticus* y *Caiman crocodilus* entre otras), donde, independientemente de la distribución a la que son sometidos, los animales de mayor tamaño son por lo general los más agresivos y por ende los dominantes (IUCN, 1994b; Joanen & McNease, 1981b; Webb & Anthony, 1987).

• Interacciones territoriales hembra - hembra

Aun cuando Thorbjarnarson & Hernández (1993 a) reportan que las hembras de caimán del Orinoco no resultaron territoriales en el Hato Masaguaral, en el caso de Puerto Miranda, varios fueron las interacciones territoriales observadas entre las hembras. Así pues, a diferencia de los machos, las hembras interactuaron territorialmente en pocas ocasiones durante ambas estaciones analizadas y a través de dichas interacciones, sin que esto permitiera generar un orden jerárquico, ya que a diferencia de los machos, las hembras dominantes perdieron con frecuencia eventos territoriales con hembras de menores dimensiones.

Así pues, las hembras **1,2** y **3** ganaron 44 de los 61 eventos territoriales realizados en la primera estación por las nueve hembras mantenidas en las lagunas 5-7-8,

mientras que las seis restantes hembras ganaron 17 eventos, la mayoría de ellos entre si. Las hembras **10** y **11** no realizaron despliegues de territorialidad alguno durante la primera estación reproductiva, lo que al igual que para los machos **H** e **I**, posiblemente este asociado a su menor edad y a que se encontraban solas en las lagunas con ambos machos, lo cual no les permitió interactuar con otras hembras.

Comparando estos valores con los encontrados en la segunda estación, se pudo observar como el comportamiento de las hembras varió poco, aun cuando estas fueron sometidas a diferentes distribuciones espaciales. Así pues, las hembras **1** y **3**, las cuales fueron mantenidas en parejas, disminuyeron el número de interacciones pues como es lógico, en la laguna ocupada por ellas no existían hembras con las cuales rivalizar ni por los machos ni por las zonas de nidificación. Lo contrario ocurrió con las hembras **8** y **5** quienes fueron mantenidas en forma de trío con uno de los machos en la segunda estación y entre las cuales el número de interacciones territoriales ganadas o perdidas varió entre 8 y 14, siendo la de mayor tamaño la dominante.

Por otro lado, la hembra más grande (**6**) mantenida en la gran laguna durante la segunda estación, presentó un comportamiento dominante que contribuyó con el establecimiento de una nueva escala jerárquica, ya que de ser subordinada en la primera estación (perdió la mayoría de los encuentros con las hembras de mayor tamaño), pasó a ser la dominante, ganando 11 de las 17 interacciones presentadas con las restantes 3 hembras (**9,10** y **11**). Por otro lado, las hembras más pequeñas (**10** y **11**), realizaron diversos despliegues territoriales, a diferencia de la primera estación.

En la literatura (Hunt, 1975; Ramo et al., 1992), se reportan pocos casos en los que las hembras actúan de forma territorial entre si. Este no fue el caso de Puerto Miranda, ya que aun cuando no con la frecuencia con que los machos interactúan territorialmente, las hembras también lo hicieron y se tienen reportes del personal

que maneja la Agropecuaria en los pasados años, que dichas interacciones han terminado en peleas con las consecuentes heridas en las hembras, las cuales han debido ser atendidas en algunos casos por un veterinario de fauna silvestre.

Tanto para machos como para hembras, en Puerto Miranda, se pudo determinar que el establecimiento de territorios se realiza por medio de despliegues visuales, acústicos y físicos, a los que se encuentran asociadas las peleas, donde el tamaño y la agresividad juegan un papel determinante y donde se observaron diferencias relacionadas con la densidad poblacional de caimanes por laguna entre ambas estaciones, por lo que se podría decir que en este estudio, se observó una dependencia entre el territorialismo y la densidad poblacional, o más particularmente, la regulación del número de propietarios vs la disponibilidad de territorios.

Así pues, la dominancia encontrada estuvo referida al tamaño, edad, peso y agresividad de los individuos, donde, los que reunieron éstas características en forma exagerada tuvieron acceso a los territorios de mayores dimensiones y a más parejas. Los animales dominantes constantemente enfatizaron su rango por medio de despliegues que fueron respetados por el resto de los animales. Para esto, patrullaron constantemente el área que consideraban su territorio, realizando despliegues y en algunos casos, atacando a los posibles intrusos o competidores.

Existen especies en las que estos rangos jerárquicos se establecen en forma similar a la presentada por el caimán del Orinoco en Puerto Miranda. Por ejemplo, otras de las especies del género *Crocodylus*, presentan una alta tasa de mortalidad de subadultos y adultos durante la época de reproducción, dado que los individuos son sumamente agresivos y las peleas son frecuentes (un ejemplo de esto son *Crocodylus porosus* y *Crocodylus niloticus*). Por otra parte, los Alligatorinae, son más pacíficos en cuanto a esta actividad, al igual que los géneros *Tomistoma* y *Gavialis*. (Crocodylinae y Gavialinae respectivamente),

donde por lo general, los despliegues visuales son suficientes para disuadir a los adversarios y pocas veces se producen peleas (Cott, 1961; Webb, 1977a).

Las hembras de casi todas las especies, por lo general pueden desplazarse libremente entre los territorios de los diferentes machos sin ser agredidas (Webb, 1977a; David, 1994). Estas pueden escoger en su recorrido al macho que consideran óptimo para aparearse, permaneciendo un cierto tiempo (mientras dura el cortejo y la cópula) en el territorio de este, como también pueden, una vez finalizada la cópula, seguir su recorrido y aparearse con otros machos (dominantes o no).

Existen especies, como en el caso del *Crocodylus porosus*, en las que los machos se vuelven tan agresivos en la defensa del territorio reproductivo, que atacan a las hembras (aun no se ha determinado si las confunden o no con otros machos), hasta llegar al punto de producirles la muerte (Webb, 1987). En la Agropecuaria Puerto Miranda no se observó nunca este hecho, aun cuando en algunos casos, los machos dominantes persiguieron por largos trechos de las lagunas a las hembras que no estaban dispuestas a copular una vez que estos decidían cortejarlas.

Evidentemente, cualquier beneficio que un individuo obtenga del territorialismo analizado en los apartes anteriores, debe ser valorado frente a los costes de defender el territorio. En algunos animales, esta defensa implica combates constantes con los competidores, mientras que en otros, como es el caso del caimán del Orinoco, se observa un reconocimiento mutuo más sutil de los competidores mediante claves y despliegues como los descritos en el etograma, llegando en pocos casos a producirse peleas, ya que las escalas jerárquicas mantenidas en los grupos ayudan en la disminución de encuentros agresivos, sobre todo entre los machos (Krebs y Davies, 1993; Begon et al., 1997).

Pero incluso cuando las probabilidades de daño físico son mínimas, los animales territoriales gastan típicamente energía en patrullar y señalar sus territorios, y este coste energético debe ser menor que los beneficios si el territorialismo ha de ser favorecido por la selección natural.

Probablemente, el beneficio más común que obtiene un individuo por el hecho de ser territorial estriba en una mayor tasa de ingestión de alimento en condiciones naturales o de consecución de parejas, como en el caso de este estudio. Este hecho es difícil de observar directamente, aun cuando se han obtenido pruebas indirectas satisfactorias en los estudios en que se ha observado un cambio del comportamiento territorial como respuesta a la variación referida al número de potenciales parejas en especies poligínicas o de recursos como alimento (Krebs y Davies, 1993; Begon et al., 1997).

En estos casos, los costos de defensa aumentan rápidamente al aumentar el tamaño del territorio, lo cual probablemente ocurre en la naturaleza con las poblaciones de caimán del Orinoco, ya que deben recorrer constantemente los territorios establecidos por ellos, los cuales suelen ser mucho más grandes que las lagunas en las cuales están distribuidos en Puerto Miranda (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a y b). Por otra parte, en este estudio, aun cuando los animales no invierten mucha energía en el desplazamiento y patrullaje del territorio, es posible que al estar concentrados en un pequeño sector, deben interactuar agresivamente más a menudo que en la naturaleza, lo que explicaría la gran cantidad de encuentros agresivos observados en ambas estaciones reproductivas analizadas. Dicha inversión energética en peleas podría ser mucho más costosa, sobre todo en el caso de los machos alfa, quienes están constantemente enfatizando su rango por medio de despliegues, agresiones y peleas.

Una variante de este comportamiento que ha sido probada en otras especies de animales gregarios o grupales, es que los machos subordinados, aprovechan el gasto en tiempo y energía que invierten los machos dominantes en pelear, para

realizar cópulas con algunas de las hembras presentes en el territorio, a los cuales se les suele denominar como machos satélites. Dichos machos no disponen de un territorio establecido y se mantienen trasladándose de uno a otro, evitando ser agredidos por los dominantes pero actuando de forma oportunista con las hembras. Este hecho se observó en varios casos en la Agropecuaria Puerto Miranda, donde, mientras dos machos rivales de similares tallas se encontraban realizando despliegues territoriales en un sector de la laguna, un macho subordinado cortejó repetidamente a alguna de las hembras, teniendo éxito en ciertos casos.

El problema para los subordinados, es que la selección de pareja la realiza la hembra, por lo que si ésta no está receptiva para el, aun cuando el macho dominante no intervenga, son pocas las posibilidades de apareamiento del subordinado.

Resumiendo lo expuesto en los párrafos anteriores, el territorialismo puede ser considerado como una pauta de comportamiento sutil y flexible que ha evolucionado como resultado de las ventajas netas que proporciona a los competidores individuales. Como consecuencia independiente de esto, existe una influencia reguladora particularmente intensa sobre las poblaciones en cuestión, lo cual aplica a la población del caimán del Orinoco que fueron estudiadas en este proyecto, aun cuando esta se haya encontrado sujeta a su delimitación en forma artificial y obligada.

7.5.2. Interacciones de cortejo

Es sabido que la selección sexual opera en dos formas: favoreciendo la habilidad de un sexo (usualmente los machos) de competir directamente entre si por la fertilización del otro sexo (hembras), por ejemplo por medio de peleas, a lo que se denomina selección intra-sexual; o favoreciendo el desarrollo de ciertos rasgos en un sexo que sean atractivos para el otro sexo (selección inter-sexual). Por lo

general, ambos tipos de selección actúan en forma paralela (Krebs & Davies, 1993).

La intensidad de la selección sexual depende del grado de competencia por la pareja, lo cual a su vez varía de especie a especie dependiendo de dos factores: la diferencia inter-sexual en lo que a la inversión parental se refiere y las proporciones sexuales que generan la mayor o menor disponibilidad de uno u otro sexo para aparearse (Krebs & Davies, 1993).

En el caso de los crocódilidos, el esfuerzo y la inversión reproductiva es desigual, generándose un sistema de apareamiento de tipo poligínico, donde el macho invierte poco o nada en el cuidado de las nidadas y crías, mientras que la hembra realiza ese trabajo en todo momento a partir de la puesta de los huevos en el nido. Por esta razón y como ocurre en la mayoría de las especies polígamas, la no inversión de tiempo y energía en el cuidado parental por parte del macho le confiere un alto potencial reproductivo, de forma de poder acceder a varias hembras durante la misma estación reproductiva.

El cortejo forma parte de la selección sexual y de pareja antes mencionadas y la mayoría de las ideas postuladas para explicar la selección sexual coinciden en que en ésta, son por lo general los machos quienes toman la iniciativa, siendo la realización de combates y cortejos más numerosa e intensa en las especies polígamas. En estos casos, por lo general, aunque ambos sexos presentan hábitos de vida similares, existen mayores diferencias en lo que a colores, estructuras o tamaño se refiere, lo cual es causado por la selección sexual, donde por lo general algunos machos van desarrollando a través de sucesivas generaciones, cierta ventaja sobre los demás machos (en el caso de los caimanes, mayor tamaño y agresividad), transmitiendo esas ventajas a su progenie (Gould & Gould, 1997).

Por otro lado, la otra parte de la selección sexual está basada en las hembras, quienes deben realizar la escogencia del macho, evaluando atributos personales de este, como son coloraciones, estructuras, morfología o eficiencia en la competencia con otros machos, desplegadas durante el cortejo de los primeros.

Existen especies de aves, anfibios e insectos, en las que las estructuras y adornos, así como los colores llamativos juegan un papel importante en la selección de pareja, dado que son utilizadas durante el cortejo, por lo general realizado por los machos.

Por otro lado, existen especie de los mismos grupos antes mencionados que han desarrollado una variedad y riqueza de cantos y otras claves acústicas, las cuales se considera son más efectivas que las visuales, ya que no son interceptadas por barreras físicas y permiten aumentar las posibilidades de encuentro entre componentes de distinto sexo.

Por último, existen especies cuyas coloraciones no son llamativas pero que utilizan la combinación de claves visuales, acústicas y táctiles durante el cortejo, como es el caso de las diferentes especies de crocodílidos, donde también, el tamaño corporal juega un papel determinante, ya que en estas especies, la selección intra e intersexual parecen estar íntimamente asociadas.

Así pues, el caimán del Orinoco, al igual que las restantes especies de crocodílidos, presenta un sistema de apareamiento poligínico, donde cada macho se aparee con varias hembras (siempre que su estatus y condición se lo permitan). Por esta razón, las proporciones de sexos y la estructura social de la especie son importantes a la hora del cortejo y apareamiento.

Por ejemplo, la proporción de machos y hembras del cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*) es de 1 macho para 20 hembras en los grandes lagos (Cott, 1961), mientras que se reduce a 1 macho para 5 hembras en los ríos. Para otras

especies que son más territoriales, las proporciones varían por lo general entre 1 macho para 1 a 3 hembras, por lo que la posibilidad de cortejar y aparearse para los machos, varía dependiendo del ecosistema habitado, y muchos machos sub-adultos o adultos de menores tamaños, migran hacia zonas en las cuales la competencia por territorios y hembras es menor (Cott, 1961).

En este estudio, las proporciones de sexos fueron distribuidas según la bibliografía consultada, tomando en cuenta el tamaño de las lagunas, así como las características de los machos y hembras estudiados, lo cual no permitió la radiación de animales antes citadas por ser condiciones de cautiverio. De ésta forma se pudo determinar el efecto demográfico en ambas estaciones.

• Cronología de eventos de cortejo

Al igual que lo descrito en el aparte anterior de territorialidad y asociado a este está el proceso de cortejo, ya que ambos comportamientos se presentan en forma asociada en ésta y otras especies de crocodílidos.

Así pues, para los machos, resultaron los meses de octubre y noviembre los de mayor actividad de cortejo en ambas estaciones, habiéndose producido entre esos dos meses 59% de los despliegues durante la primera estación y 60 % durante la segunda. El tercer mes más activo para los machos en lo que a cortejo se refiere fue el de septiembre, aportando entre el 20 y el 22 % en ambas estaciones. El pico de mayor actividad para los machos en la primera estación fue entre el 13 de Octubre y el 21 de Noviembre, mientras que para la segunda estación fue entre el 27 de Octubre y el 16 de Noviembre.

Durante los estudios realizados, no fueron observadas diferencias de la cronología de despliegues de cortejo entre los machos dominantes y los subordinados.

En el caso de las hembras, el mes de mayor actividad resultó ser noviembre durante la primera estación reproductiva y el de octubre durante la segunda. Así pues, las hembras realizaron 33% de los despliegues en el mes de noviembre (primera estación) y 50% en el mes de octubre durante la segunda estación analizada. En ambas estaciones, el siguiente mes de mayor actividad resultó ser septiembre con un aporte cercano al 20 % en ambas estaciones reproductivas. Durante los meses de agosto y diciembre, las hembras desplegaron poca actividad de cortejo, al igual que ocurrió con los machos en ambas estaciones.

El pico de mayor actividad para las hembras en la primera estación fue entre el 27 de Septiembre y el 16 de Noviembre, mientras que para la segunda estación fue entre el 21 de Septiembre y el 13 de Noviembre. Según lo antes descrito puede observarse, que aun cuando las condiciones de agua y alimento se mantuvieron constantes por ser realizado este estudio en cautiverio, las hembras presentes en Puerto Miranda mostraron la misma estacionalidad reproductiva que sus congéneres silvestres.

Al igual que en el caso de los machos, durante los estudios realizados, no fueron observadas diferencias en lo que a la cronología de realización de despliegues de cortejo entre las hembras dominantes y los subordinadas se refiere.

- **Interacciones de cortejo llevadas a cabo en ambas estaciones**

Al igual que en el caso de los eventos territoriales, durante la condición de agregados en la primera estación y en el pequeño grupo de la segunda estación, los machos dominantes cortejaron, más veces que los subordinados. Esto ya ha sido reportado para otras especies de crocódilidos como es el caso del estudio realizado por Garrick et. al, (1978) quienes reportan que la mayoría de los eventos de cortejo son realizados por machos y hembras adultos de *Alligator mississippiensis* en cautiverio y en la naturaleza.

Este hecho es evidente al observar que en la primera estación, de los nueve machos congregados en la gran laguna, el macho alfa **A**, realizó el 27,3 % de los eventos de cortejo hacia las hembras; mientras que durante la segunda estación, el macho de mayor talla (**G**), ubicado en el grupo de siete caimanes ubicados en la laguna 7-8 realizó 45,5 % de los eventos de cortejo iniciados por los machos hacia las hembras. Por otra parte, en ambas estaciones, se pudo observar como los machos de menores dimensiones o subordinados iniciaron un menor número de eventos de cortejo sobre las hembras cuando se encontraban en presencia de machos dominantes.

Comparando las dos estaciones en número de veces en que los machos iniciaron el cortejo sobre las hembras, dependiendo de su disposición espacial en las lagunas, se pudo observar que los machos dominantes **B,C** y **D**, quienes habían iniciado el 60 % de los cortejos cuando se encontraban agrupados en la primera estación, redujeron el número de eventos de cortejo en la segunda estación, cuando fueron dispuestos en parejas o tríos, presumiblemente por el mismo efecto analizado en el aparte de territorialidad, o sea, que en sus nuevas lagunas solo tenían una o dos hembras a las cuales cortejar, mientras que en la primera estación habían 9.

Por el contrario, los machos subordinados, **G,H** e **I**, de los cuales el primero fue el último en la escala jerárquica del grupo en la primera estación y los dos restantes fueron mantenidos con una hembra joven cada uno durante la misma estación, incrementaron marcadamente el número de eventos de cortejo iniciados cuando fueron ingresados en el pequeño grupo de siete caimanes (laguna 7-8) en la segunda estación. Este hecho se debe probablemente a la extracción de los machos dominantes en dicha laguna, ya que se conoce que en muchas de las especies de crocódilidos, los machos dominantes inhiben y hasta interrumpen los intentos de cópula de los subordinados, aun cuando los primeros no presenten interés en la hembra que estaba siendo cortejada (Garrick y Herzog, 1978; Vliet, 1989).

Por otra parte, se observó que los machos dominantes prefirieron cortejar a las hembras dominantes o grandes en ambas estaciones analizadas, posiblemente como una estrategia de reproducción, en la cual invertirían más tiempo en el cortejo sobre hembras que probablemente sean más fértiles, ya que en estos reptiles, las hembras de mayor talla y edad son por lo general más fértiles, prolíferas y se reproducen con más frecuencia que las de menor talla o jóvenes.

En el caso de las hembras, y contrario a lo reportado en la literatura (Whitaker & Whitaker, 1984; Vliet, 1989; Messel et al., 1982), se pudo observar que éstas fueron menos propensas que los machos a iniciar el cortejo, ya que en la primera estación, los machos lo iniciaron en 312 ocasiones y en la segunda en 193 ocasiones, mientras que las hembras lo hicieron 63 veces en la primera estación y 74 veces en la segunda.

Este hecho posiblemente puede ser resultado de la condición de cautiverio a la que se encuentran sometidos los animales, ya que los machos son los que comienzan con los eventos territoriales y de cortejo meses antes de que lo hagan las hembras. Existe la posibilidad que el comportamiento de estos animales fuera distinto al ser estudiados en la naturaleza, donde las hembras pueden recorrer grandes trechos del cuerpo de agua habitado, seleccionado en dicho recorrido al macho al cual incitar a la cópula (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 b).

Otro hecho es que los machos dominantes impiden el despliegue del comportamiento reproductivo de los restantes machos, persiguiéndolos y agrediéndolos en las lagunas, lo cual hace que los subordinados se alejen a las zonas más escondidas y recónditas de éstas y no estén presentes en las zonas habitadas por las hembras. Este hecho podría inducir a las hembras a someterse a los cortejos de los machos dominantes y a no interactuar con los restantes machos.

En ambas estaciones analizadas fueron las hembras dominantes las que iniciaron el mayor número de eventos de cortejo sobre los machos, habiendo realizado las hembras **1,2,3 y 4**, 65% de los cortejos en la gran laguna durante 1997-1998 y la hembra **6**, 47% de los eventos en la segunda. En ambas estaciones, las hembras antes mencionadas fueron las dominantes. Contrario a esto, las hembras de menor tamaño o subordinadas iniciaron muy pocos eventos de cortejo, variando estos entre 3 y 6 en la primera estación y 6 y 7 en la segunda.

Comparando ambas estaciones, se puede observar que las hembras denominadas como dominantes durante la primera estación, redujeron el número de eventos de cortejo cuando fueron distribuidas en forma de parejas o tríos en la segunda reproducción. Este hecho puede deberse a que el número de machos a los cuales seleccionar para el cortejo se vio reducido y a que las parejas y tríos fueron establecidas por el autor de este estudio y el gerente de la Agropecuaria basados en las tallas de los animales y su comportamiento (dominantes o no), lo que puede haber obligado a ciertos animales de diferente sexo a interactuar entre sí dado que no podían movilizarse a otras lagunas.

Igualmente, la diferencia encontrada en la frecuencia con que fueron iniciados los eventos de cortejo por las hembras dominantes en la segunda estación puede haberse visto alterada en el caso de las hembras mantenidas en parejas y tríos, ya que las hembras **1 y 3** interactuaron con un macho cada una sin tener la competencia de otra hembra, mientras que las parejas de hembras **2-4 y 5-8** interactuaron juntas con un solo macho, posiblemente compitiendo por este. Aun así, el número de eventos de cortejo realizados por las hembras en pareja o tríos no resultó en grandes diferencias.

Un hecho curioso es que una sola de las hembras subordinadas durante la primera estación, incremento el número de cortejos realizados cuando estuvieron en presencia o ausencia de hembras dominantes. Así pues, la hembra **6** inició 4 eventos de cortejo en la primera estación reproductiva, en la cual tenía a 5

hembras por encima de ella en la escala jerárquica, mientras que durante la segunda estación, al ocupar la condición de hembra alfa en el pequeño grupo mantenido, inició 18 eventos de cortejo, muchos más que las otras tres hembras.

En el caso de las hembras **10** y **11**, quienes habían sido mantenidas formando parejas en la primera estación, se observó como su comportamiento varió poco en lo que a iniciar cortejos se refiere, lo cual es contrario a lo encontrado para los dos machos que fueron mantenidos con ellas en la primera estación. Esto posiblemente se deba a dos causas, una de ellas es el efecto de dominancia ejercido por la hembra **6** en la segunda estación, y otro a que dos de los machos mantenidos con ellas se mantuvieron poco accesibles por la presencia del macho alfa **G**.

Por otra parte, se observó cómo la mayoría de las hembras prefirieron cortejar a los machos dominantes que a los subordinados en ambas estaciones. Este hecho puede deberse a que las hembras estén seleccionando a los machos óptimos en lo que a calidad genética se refiere, dadas sus condiciones de dominantes (tamaño y agresividad), como también a lo expuesto en el párrafo anterior, o sea, que al estar los animales restringidos a un área determinada y no poder movilizarse fuera de ella, los dominantes dispersen a los restantes caimanes y seleccionen las mejores zonas de la laguna en las cuales se encuentren las hembras, quienes a su vez deberán seleccionar a estos machos para el cortejo.

7.5.3. Despliegues y claves utilizadas para el establecimiento de territorios reproductivos y cortejo

Durante la realización, se pudo observar como los despliegues de territorialidad y cortejo realizados por machos y hembras de caimán del Orinoco se encuentran íntimamente relacionados. Dichos despliegues presentados en forma de claves son catalogables como comportamientos estereotipados que se presentan en una u otra secuencia, dependiendo de la especie o del individuo.

Las claves antes mencionadas presentan por lo general dos funciones alternas o paralelas, sobre todo en el caso de los machos, como es la de establecer territorios reproductivos, informando a los otros machos la talla, agresividad, condición jerárquica y ubicación en la cual se encuentra el emisor (territorialidad) y la de atraer a una posible pareja (cortejo).

En Puerto Miranda, analizando ambas estaciones reproductivas, se identificaron y registraron un total de cuatro (4) claves acústicas, dos (2) claves visuales, cuatro (4) claves acústico - visuales y dos (2) claves táctiles, las cuales variaron en frecuencia e intensidad dependiendo del sexo y el estatus del animal.

Todas ellas han sido reportadas para otras especies de crocodílidos, como es el caso de *Caiman crocodilus* (Thorbjarnarson, 1990; Ayarzagüena, 1983), *Alligator mississippiensis* (Garrick, 1974 y 1975); *Crocodylus moreletti* (Hunt, 1973), así como para la misma especie de caimán del Orinoco (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a y 1993 b).

Para los machos en Puerto Miranda, las claves más utilizadas en ambas estaciones fueron el burbujeo (clave acústica), el inflado del cuerpo (clave visual) y el roce de mandíbulas y dar vueltas (claves táctiles), lo que indica que estos se comunican o enfatizan el mensaje dirigido a machos y hembras combinando varios de los despliegues de forma de enfatizar su rango o intenciones de cortejo.

De esta forma se pudo observar que en el caso de los machos, cuando estos se encontraban en condición de agregados (primera estación reproductiva), eran más propensos a la realización de despliegues (737) que en la segunda (456), lo cual posiblemente está asociado a una mayor competencia por territorios y hembras, dado que en dicha estación había 16 animales en la misma gran laguna (5-7-8).

Por otro lado, cuando los machos fueron cambiados de distribución y colocados en forma de pareja o tríos, el número de despliegues realizados por ellos disminuyó, aun cuando pudieran ser catalogados como dominantes por su tamaño y jerarquía en la pasada estación. Este hecho se observa fácilmente al comparar los valores totales de despliegues presentados por los machos dominantes **B,C** y **D**, los cuales realizaron entre 91 y 122 despliegues cada uno en la primera estación, mientras que en la segunda, variaron entre 50 y 81. Estos resultados sugieren que al reducirse la competencia por las hembras y territorios, estos animales no necesitan invertir tiempo y energía en la realización de los despliegues, como lo hacen cuando están agrupados. Osea, se podría pensar que estos comportamientos vienen determinados por las densidades poblacionales de los animales.

En el caso de los caimanes subordinados, su comportamiento igualmente cambio cuando eran mantenidos en grupo o separados. Así pues, el macho **G**, quien había sido subordinado durante la primera estación reproductiva, realizando despliegues en 31 ocasiones, al ser colocado en grupo y presentar las mayores dimensiones y el más alto rango jerárquico en el grupo ubicado en la segunda estación, cambio de comportamiento, patrullando la laguna constantemente y enfatizando su rango, así como cortejando a un mayor número de hembras (69 despliegues en total).

Por otro lado, los dos machos más pequeños, **H** e **I**, quienes habían sido mantenidos en forma de parejas en la primera estación, en la cual no realizaron más de 21 despliegues cada uno, al ser agregados en la segunda y disponer de mayores territorios y más hembras a las cuales cortejar, cambiaron su comportamiento y se volvieron más agresivos y activos en lo que a despliegues se refiere, realizando entre 48 y 58 en esa estación.

Resumiendo, se puede referenciar a la tabla N° 6.39 del aparte de resultados en la que se mostraron las diferencias encontradas en cuanto a eventos de cortejo y

territoriales presentados por machos dominantes y subordinados. En dicha tabla, se observa como los machos dominantes realizaron un total de 888 (74%) despliegues cortejo-territoriales, mientras que los machos subordinados realizaron 306 (26%) despliegues entre ambas estaciones analizadas.

En la misma tabla, se puede observar cómo los machos dominantes y subordinados, realizaron un número mayor de despliegues acústicos (37%), que visuales (32%) o táctiles (31%) en la primera estación analizada, aun cuando las diferencias encontradas en dicha estación no son tan notorias como durante la segunda, donde los despliegues acústicos conformaron el 53 % (244 de los 456 totales), y los despliegues visuales y táctiles presentaron frecuencias similares mientras que en la segunda los valores fueron menores (23 % y 24% respectivamente).

Un hecho curioso y ya reportado por Thorbjarnarson & Hernández (1993 a) es que en algunos casos, sobre todo en la segunda estación, en la que los machos dominantes fueron separados en forma de parejas o tríos, estos respondieron a los despliegues de otros machos de laguna a laguna, o sea, sin tener visibilidad del otro animal, y por lo general lo hicieron desplegando claves con componentes acústicos como rugidos, headslappings o jawclaps. Esto induce a pensar que, sobre todo en el caso de territorialidad, las claves acústicas prevalecen sobre las demás, lo cual tiene sentido si se piensa que estos animales habitan en zonas abiertas y la visibilidad en el medio acuático es limitada.

En el caso de las hembras, las claves más frecuentemente utilizadas fueron las mismas que para los machos. La excepción la constituyen los siseos, ya que el valor de esta clave fue mayor que el presentado por los machos en ambas estaciones. Este hecho ya ha sido reportado por Thorbjarnarson (1990) para otra especie de crocodílido como es la baba (*Caiman crocodilus*).

Es importante acotar que a diferencia de los machos, en el caso de las hembras, el número total de despliegues fue similar en ambas estaciones, siendo 370 en la primera y 365 en la segunda, lo que induciría a pensar que no se presentaron variaciones al modificar las distribuciones espaciales de éstas; pero este no fue el caso, pues se presentaron descensos e incrementos individuales entre ambas estaciones.

Al igual que en los machos, las hembras dominantes realizaron un mayor número de despliegues cuando se encontraron agrupadas en la primera estación, siendo las hembras **1,2** y **3** las más activas al respecto. Aun así, las diferencias entre la frecuencia de realización de despliegues entre las dominantes y las subordinadas ubicadas en dicha laguna no fue tan marcada como en los machos. Esto se observa claramente, al notar como la hembra **9**, quien ocupó la última casilla en la escala jerárquica de ese grupo en la primera estación realizó aproximadamente la mitad de despliegues que la de mayor rango jerárquico.

Durante la segunda estación y con la nueva distribución de las hembras dominantes en las lagunas, se observó el mismo efecto que el presentado por los machos, o sea, las hembras dominantes, al no tener tantas hembras cerca con las cuales competir y tantos machos a los cuales cortejar, redujeron el número de despliegues. Un claro ejemplo de esto se observa al analizar la frecuencia con que las hembras **1,2** y **3** realizaron despliegues en la primera estación (50 – 67 veces) con respecto a la segunda (27 a 43 veces).

Por otro lado las hembras que habían ocupado rangos de subordinadas en la primera estación, como la **6** y la **9**, al ser ubicadas en un grupo con dos hembras más pequeñas (**10** y **11**) en la segunda estación, se volvieron más agresivas e incrementaron el número de despliegues realizados por ellas. Lo mismo ocurrió con las hembras **10** y **11**, quienes habían sido mantenidas en forma de pareja con dos machos pequeños durante la primera estación reproductiva, habiendo

realizado únicamente 3 despliegues cada una, mientras que en la segunda estación realizaron entre 36 y 40 despliegues.

Resumiendo, se observa como las hembras dominantes realizaron un total de 509 (69%) despliegues cortejo-territoriales, mientras que las hembras subordinadas realizaron 226 (31%) despliegues entre ambas estaciones analizadas.

En la misma tabla, se puede observar cómo, las hembras dominantes realizaron un número mayor de despliegues táctiles durante la primera estación (46%), que acústicos (41%) y visuales (13%) durante la primera estación reproductiva en la cual se encontraban agrupadas en la gran laguna, mientras que cuando fueron separadas en tríos y parejas durante la segunda estación, realizaron un número mayor de despliegues acústicos (41%) que visuales (21%) y táctiles (38%).

Al igual que se presentaron diferencias intrasexuales en lo que a frecuencia y tipo de despliegues realizados, también se presentaron diferencias intersexuales, siendo los machos en ambas estaciones, quienes realizaron una mayor diversidad de despliegues que las hembras.

Así pues, los machos realizaron cuatro claves, todas ellas con mayor connotación territorial que de cortejo, que no fueron utilizadas en ninguna estación por las hembras. Estas fueron el Headslapping, las emisiones dorsales sub-audibles y el arqueo y movimiento de la cola (tail-wagging). Por lo general, estos despliegues llevados a cabo por los machos estuvieron asociados entre sí, presentándose en un mismo episodio. Este hecho ya ha sido reportado por otros autores (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 b) para la especie, tanto en la naturaleza (Río Capanaparo) como en cautiverio (Hato Masaguaral), describiéndolo de la siguiente forma:

El macho se acerca nadando lentamente a las zonas más profundas del cuerpo de agua (río o laguna) en posición "cuerpo inflado", en muchos casos acompañado

por el levantamiento de la cola. En ese momento, comienza a patrullar lo que considera su territorio, realizando en algunos casos las emisiones dorsales descritas en el etograma. Una vez terminado el patrullaje, por lo general se acerca a las zonas menos profundas (orillas) y se posiciona en forma perpendicular a esta. Posteriormente posiciona la cola sobre la superficie del agua, moviéndola de lado a lado en intervalos irregulares hasta llevar a cabo el headslapping.

El comportamiento antes descrito fue llevado a cabo de la misma forma en Puerto Miranda, aunque en muchos casos, cada uno de los despliegues que conforman el episodio antes descrito fue realizado en forma separada, siendo por lo general el Headslapping y el movimiento de la cola los más frecuentemente realizados.

En Aligatores, el headslapping es realizado tanto por machos como por hembras, aun cuando predomina en los primeros (Garrick, et al, 1978). Por otra parte, Thorbjarnarson (1990) y Ayarzagüena (1983) indican que aun cuando no fueron observados directamente, escucharon a machos de baba (*Caiman crocodilus*) realizar este tipo de despliegue con poca frecuencia.

Las claves visuales como la postura inflada, el arqueado de la cola, la generación de gotas de agua a partir de la vibración de los músculos dorsales, se realizan por lo general durante un período de tiempo suficiente para permitir ser reconocido o notado por los restantes componentes de la población. Los componentes auditivos como los gruñidos, rugidos, siseos, las vibraciones subaudibles, headslapping y Jawslap agudizan más aun la posibilidad de ser notado del emisor.

Dichas señales vocales indican información a otros congéneres acerca de la ubicación, sexo, tamaño y posiblemente identidad del animal que la realiza. Garrick et al (1978), sugiere que las señales vocales son más efectivas que las visuales, tanto para atraer a las hembras como para advertir a otros machos, ya que en las segundas, si los animales se encuentran separados por una considerable distancia o barrera física (vegetación por ejemplo), la señal de

advertencia o atracción no sería eficiente. Los mismos autores apuntan que las señales visuales tienen importancia en cortas o moderadas distancias, sobre todo en especies que viven en hábitats abiertos, como por ejemplo los aligátor norteamericanos que viven en los pantanos y entre los cuales prevalecen las señales acústicas sobre las visuales.

El caimán del Orinoco, a diferencia del aligátor norteamericano, vive en diversos hábitats, como son los grandes ríos Orinoco y Apure, así como en medianos y pequeños caños, por lo que no se pueden hacer generalizaciones en lo que al tipo de señales que prevalecen en cada uno de esos hábitats.

Antes de finalizar con el análisis de los despliegues de cortejo y territorialidad, debe destacarse el hecho que aun cuando se encuentra reportado en la literatura, que tanto machos como hembras de algunas especies de crocodílidos utilizan claves olfatorias para atracción de los componentes del sexo opuesto, como es el caso reportado por Garrick (1975b), donde se indica la liberación de una sustancia aceitosa en el agua cercana a la cloaca anal (posiblemente una feromona) durante los encuentros agresivos y despliegues nupciales por parte del aligátor norteamericano (*A. Mississippiensis*), este hecho no fue detectado en el presente estudio, aun cuando no se puede descartar que haya ocurrido.

Así pues, el papel de las claves olfatorias en la comunicación territorial y de cortejo no ha sido bien estudiado en crocodílidos. El caimán del Orinoco, al igual que muchas especies de Crocodílidos presenta dos pares de glándulas (cloacales y gulares), cuyas funciones no han sido demostradas fehacientemente hasta hoy día, aun cuando se piensa que juegan un importante papel en las actividades de cortejo e incitación (comunicación química) a la cópula entre ambos componentes de la pareja.

Similar a lo observado por Thorbjarnarson (1991) para las babas, la secreción presente en las glándulas antes mencionadas incrementa en cantidad durante la

estación reproductiva, por lo que se presume que este relacionado con la reproducción de los Crocódilidos, aun cuando durante el período de estudio, no fueron observadas las manchas oleaginosas presentes en el agua y reportadas por algunos autores (Vliet, 1989), las cuales podrían actuar como feromonas y dispersarse en el agua para atraer a miembros del sexo opuesto. El mismo autor (Thorbjarnarson, 1990), observó a una hembra de caimán del Orinoco vertiendo el almizcle ubicado en las glándulas gulares mientras desenterraba los huevos de su nido, por lo que podría también ser considerada como una forma de comunicación entre individuos directamente emparentados (hembras y sus crías).

Para poder determinar si existe o no este comportamiento en los caimanes del Orinoco mantenidos en Puerto Miranda, sería necesario realizar un muestreo de la calidad del agua una vez observados (en caso de producirse) dichos almizcles o feromonas, de forma de detectar que tipo de sustancias son las vertidas por las glándulas antes mencionadas

Todos los comportamientos de cortejo y territorialidad antes descritos y analizados forman parte del sistema de comunicación entre estos animales y son utilizados en el contexto de la comunicación social, dentro de la cual se encuentra la comunicación sexual. Estos despliegues son complejos y envuelven estímulos dirigidos a varios aparatos sensores, incluyendo a los visuales, táctiles, acústicos y olfativos (Garrick, 1974). El ambiente acuático en el cual se transmiten estas señales indudablemente incrementa sus capacidades de transmisión y la habilidad de los animales que las realizan.

Muchos autores han descrito la asociación existente entre las señales antes citadas y la actividad de reproducción de los crocódilidos (Thorbjarnarson & Hernández, 1973 b; Ferguson, 1985; IUCN, 1994a; Lance, 1989), aduciendo que la evolución de dichos despliegues parece haberse producido para maximizar la efectividad de estos en el agua, ecosistema en el cual habitan.

Es importante acotar que aun cuando se tendería a pensar que los comportamientos desplegados por los caimanes en cautiverio, tanto de territorialidad como de cortejo podrían presentar variaciones de tipo aberrantes en comparación con el presentado en la naturaleza, se tienen reportes de muchas de las especies de crocódilidos estudiados en las que se observaron ninguna o ligeras variaciones entre el comportamiento en la naturaleza y cautiverio (Whitaker, 1987; Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a; Medem, 1981; Joanen & McNease, 1975a), lo que induce a pensar que ésta (Caimán del Orinoco) y todas las especies pertenecientes a las tres familias de Crocodylidae utilizan los despliegues comportamentales antes mencionado en forma muy similar si están o no en cautiverio.

7.6. Cópula

La cópula se dió entre los meses de agosto y diciembre, presentando un pico entre finales de octubre y principios de noviembre. Esta cronología de cópulas difiere de la observada por Thorbjarnarson & Hernández (1993 a) para la misma especie en el Hato Masaguaral, donde la cópula se dió entre el 24 de noviembre y el 17 de enero, lo cual está asociado a la cronología de los distintos eventos reproductivos que anteceden u ocurren posteriormente a la cópula, ya que en Masaguaral, la época de cortejo y establecimiento de territorios por parte de los caimanes allí mantenidos se inicia por lo general un mes más tarde que en Puerto Miranda, lo que implica que cada una de las fases reproductivas posteriores se vean igualmente retrasadas.

Se podría pensar que este hecho encuentra su explicación en las condiciones climatológicas, sobre todo en el caso de la precipitación, ya que las lluvias entrarán antes en la zona de Apure, donde se encuentra limitando Puerto Miranda que en la de Guárico, donde esta Masaguaral. Dicho comienzo de las lluvias induciría a acelerar el proceso cortejo – cópula – nidificación, lo cual ayudaría a explicar la diferencia encontrada entre ambas localidades. Por otra parte, la

disponibilidad de agua (cursos de agua y lagunas) como producto de las lluvias es distinta en ambos estados, siendo Guárico mucho más seco que Apure. Este hecho podría incidir igualmente en la época en la cual comienzan los eventos reproductivos los caimanes mantenidos en cada estado.

De acuerdo a los estudios realizados en crocodílidos, por lo general la cópula se presenta en forma muy similar en las distintas especies del grupo. Así pues, esta puede darse de dos formas: con el macho encima de la hembra o debajo de ésta.

De acuerdo a lo antes refererido, y a lo observado en Puerto Miranda, el proceso allí observado puede resumirse de la siguiente forma: cuando la hembra inició el cortejo, procedió en forma muy similar en todos los casos. Así pues, una de las actividades más comunes resultó la de acercarse lentamente al macho y levantar la cabeza, exponiendo su garganta. Posteriormente, la hembra procedía a rozar con su hocico, las mandíbulas, cuello, cabeza y cuerpo del macho, las cuales son consideradas como zonas erógenas de gran sensibilidad debido a los receptores cutáneos allí presentes (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a). Seguidamente, la hembra comenzaba a dar vueltas alrededor del macho y a empujarlo, montándose finalmente en el dorso de este. Una vez que el macho decidía aparearse, respondía por medio de pequeños empujones y levantamientos de la cola gruñendo, emitiendo burbujeos y acompañando a la hembra en las vueltas. Finalmente ambos animales se orientaron lado a lado y la hembra o el macho procedieron a montar al compañero, pasando la cola por debajo de la de este y colocando las cloacas opuestas entre si de forma de permitir la cópula. Durante este período, los animales se mantenían abrazados con sus patas anteriores.

En los casos en que fue el macho quien inició el cortejo, este procedía a levantar levemente la cabeza e inflar el cuerpo. En algunas ocasiones, los machos paralelamente al comportamiento antes mencionado, levantaban la cola fuera del agua a la vez que inclinaban la cabeza oblicuamente (hasta de 40 grados) sobre la superficie del agua o realizaban el descrito "Headslapping. Una vez finalizado este

paso, muchos de los machos procedían a montar a la hembra y copular de la forma antes descrita, mientras que otros desarrollaban emisiones dorsales sub – audibles.

De las 103 cópulas observadas entre ambas estaciones, 89 (86,4%) de ellas se presentaron con el macho encima de la hembra, independientemente de quien hubiera iniciado el cortejo. Este hecho concuerda con la mayoría de los estudios relativos al cortejo y cópula en crocodílidos (Ferguson, 1985; Garrick, 1975a; Joanen & McNease, 1975 a).

Se debe acotar que la cópula siempre se dio en el agua, no habiendo sido registrado ningún evento en tierra. Igualmente acotable es el hecho que la mayor parte de las cópulas se presentaron en las zonas más profundas de las lagunas.

Existen especies que presentan comportamientos específicos durante la cópula. Por ejemplo, los machos de algunas especies utilizan las patas y el hocico para sujetar a la hembra durante la cópula. Un ejemplo de esto lo tenemos en el Gavial (*Gavialis gangeticus*) el cual presenta una estructura en el hocico denominada "Ghara", la cual aunque presenta otras funciones principales, es utilizada por el macho como gancho para sujetar el hocico de la hembra durante la cópula (Whitaker & Whitaker, 1984; Whitaker & Basu, 1980). En Puerto Miranda, no se observó ningún tipo de comportamiento específico como el antes descrito, al igual que no ha sido reportado en otros trabajos y estudios realizados sobre la misma especie (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 a y 1993b; Ramo et al, 1992).

7.6.1. Interacciones de cópula en ambas estaciones

En la primera estación se observó cómo, correspondiéndose con el número de veces con que los machos dominantes cortejaron a las hembras, estos copularon igualmente un número de veces mayor que los machos subordinados. Así pues, el número de cópulas por macho varió entre 0 y 23, siendo los dominantes, y en

especial el macho **A** (37% de las cópulas), los que tuvieron acceso a las hembras con más frecuencia y copularon con éstas.

Por otra parte, los machos subordinados realizaron muy pocas cópulas, de las cuales la mayoría fueron con hembras jóvenes y consideradas las más pequeñas de las hembras. Este hecho se debe a que estos machos se encontraban constantemente huyendo de los dominantes y refugiándose en las zonas más alejadas de la laguna, lo que contribuyó a aumentar la tasa de encuentros entre ellos y propiciar las pocas cópulas registradas. En el caso de los dos machos que fueron mantenidos en forma de parejas durante esa primera estación reproductiva, **H** e **I**, no se observó ninguna cópula con las hembras presentes en sus respectivas lagunas.

En la segunda estación reproductiva y como producto del cambio de distribución espacial de los animales en las lagunas, se observó como los machos dominantes disminuyeron el número de cópulas realizadas, por la simple razón que solo fueron ubicados con una o dos hembras en vez de con 9 como en la primera estación.

Por otra parte, los machos subordinados **G**, **H** e **I**, quienes habían realizado pocas o ninguna cópula en la primera estación reproductiva, al ser nuevamente agrupados en la gran laguna y no estar sujetos a la presencia de los machos dominantes, copularon entre 1 y 7 veces con las hembras allí presentes, siendo el macho de mayor tamaño (**G**) el que realizó el mayor número de cópulas por su carácter de dominante.

Analizando las hembras, se pudo observar que durante la primera estación, el número de veces que copularon las dominantes y subordinadas no resultó tan diferente como en el caso de los machos, ya que las hembras **1** y **2** realizaron el mismo número de cópulas que las hembras **6** y **7** (realizando entre 7 y 8 cópulas cada una), mientras que las hembras **3** y **5** copularon 11 veces cada una con varios de los machos ubicados en la gran laguna. Las dos hembras antes

mencionadas resultaron las más propensas a movilizarse en la gran laguna durante la segunda estación, respondiendo positivamente a la mayoría de los eventos de cortejo iniciados por los machos, sobre todo los de mayor talla.

Un hecho curioso fue que la hembra **8**, no permitió la cópula con ninguno de los machos que la cortejaron durante dicha estación reproductiva y aun siendo de mayor talla que la hembra **9** y casi de la misma talla que la **7**, la **8**, se mostró poco dispuesta a la cópula.

Entre las hembras, al igual que durante la primera estación, fueron pocas las diferencias encontradas en lo que al número de veces con que cada una de ellas copuló en la segunda estación. Así pues, se pudo observar que las cópulas variaron entre 1 y 7, siendo la hembra **9** ubicada en la laguna 7-8, la que copuló más veces en dicha segunda estación. Este hecho es resaltante ya que dicha hembra se mantuvo poco activa sexualmente durante la primera estación, debido principalmente a su condición de subordinada, mientras que en la segunda, dado que el grupo de hembras con el cual fue agrupada en la laguna 7-8 resultó variable en talla siendo dos de ellas (**10** y **11**) más pequeñas y una sola de mayor talla (**6**) y que el espacio en el que podía desenvolverse era mayor pues no se encontraba bajo el efecto de dominancia de las otras 7 hembras.

En el caso de las hembras que resultaron dominantes durante la primera estación reproductiva, como es el caso de las hembras **1,2,3,4** y **5**, se observó una ligera disminución en el número de cópulas que efectuaron. En caso que esta aparente relación sea cierta, tal vez se deba a la diferente distribución a la que fueron sometidas, pasando de un grupo grande (9 hembras y 7 machos) a componer tríos y parejas en la segunda estación, con lo cual los índices de competencia por acceso a los machos se vio reducida, e igualmente pudo ocurrir que en los casos en que se les colocó con un solo machos en la segunda estación, las hembras no estuvieran receptivas a ser cortejadas y copuladas por dicho macho.

Por otro lado, las hembras **10** y **11**, quienes no efectuaron cópulas durante la primera estación en la que compusieron parejas con los machos **H** e **I**, copularon efectivamente durante la segunda estación, cuando fueron sometidas a la nueva distribución de grupo (3 machos y 4 hembras) en la laguna 7-8. Así pues, la hembra **10** fue observada copulando al menos 1 vez con el macho **G** y realizando varios intentos de cópula con los machos **H** e **I** durante la segunda estación. Aun cuando esos intentos de cópula no fueron contados como tal en los resultados por la dificultad de observar si después de la monta se dio la cópula, es posible que algunos de ellos hayan ocurrido. En el caso de la hembra **11**, se observaron al menos tres cópulas, dos con el macho **G** y una con el macho **I**.

7.6.2. Duración de los eventos de cópula

Según la bibliografía consultada (Garrick, 1975 b; Ferguson, 1985; Lang, 1976) los eventos de cópula registrados en distintas especies de crocódilidos varían entre 5 y 15 minutos. En el caso de Puerto Miranda, la cópula tuvo una duración variable de 0.20 a 14.3 minutos, con un promedio de 3.32 minutos.

Según Thorbjarnarson (1990), los eventos de cópula son más largos en cautiverio que en la naturaleza. Posiblemente este hecho se deba a que en la naturaleza, los caimanes, sobre todo en el caso de los machos, existe un mayor estrés a la hora de competir y defender territorios y parejas, al igual que aumentan las posibilidades de depredación y se dificulta la consecución de alimento, debiéndose invertir mayor energía en ello que la que necesitan invertir animales que se encuentran en cautiverio, donde se les ofrece alimento constante, no hay depredadores y donde la escala jerárquica establecida a inicios de la estación reproductiva reduce el patrullaje de territorios. Un ejemplo de esto es la pareja de caimanes del Orinoco mantenida en el Hato Masaguaral por más de 20 años, la cual en época reproductiva, realiza el cortejo en forma lenta y pausada, mientras que otros individuos de la misma especie que han sido mantenidos juntos en el Hato por menos de un año, nunca han sido observados realizando los despliegues

de esa forma, siendo por lo general el acercamiento y la monta del macho a la hembra realizado en un corto período de tiempo (Thorbjarnarson, 1990).

7.7. Período de anidación

Una vez finalizada la época de cortejo y cópula y fecundadas las hembras, posteriormente a los meses de gestación, comenzó el período de anidación y desove del caimán del Orinoco.

La época de nidificación en los Crocodílidos ha sido una de las fases más estudiadas durante el período reproductivo de estos reptiles. Esta incluye una serie de factores y variables como son la estacionalidad y distribución geográfica así como características morfológicas de cada especie (Lutz & Dimbar-Cooper, 1984).

A continuación se describen y analizan cada una de las etapas involucradas en este proceso reproductivo según los resultados obtenidos en este trabajo.

7.7.1. Cronología de eventos de anidación.

Como se observó en el aparte de resultados, el caimán del Orinoco presentó un período de anidación antes del cual fueron excavados nidos falsos o tentativos. En relación a estos, se observó que las hembras comenzaron a realizarlos en los meses de enero (finales) y febrero (principios), casi siempre unos días antes de realizar la construcción del nido definitiva. Este hecho concuerda con las anidaciones falsas realizadas por las diferentes especies de crocodílidos estudiadas hasta hoy día (Ayarzagüena, 1983; Medem, 1981).

Así pues, especies como la baba (*Caiman crocodilus*), el aligador norteamericano (*Alligator mississippiensis*), el cocodrilo indo-pacífico (*Crocodylus porosus*) entre otros, construyen nidos falsos los días previos a la excavación definitiva,

posiblemente debido a que deben realizar pruebas tanto en la zona a anidar, de forma de poder evaluar la consistencia del terreno (arena o material vegetal), la temperatura y la humedad (Ayarzagüena, 1983; Chabreck, 1978; Webb, 1977b).

Dicha evaluación previa de las hembras probablemente se hace más eficiente a medida que ésta envejece y adquiere más experiencia, a través de lo cual podrá seleccionar en mejor forma la zona de anidación, asegurando que la nidada esté a resguardo de inundaciones, desecaciones, depredadores, etc. Aunque no ha sido probado, en la literatura consultada se sugiere que las hembras de mayor edad presentan mayores índices de evasión de inundaciones y desecaciones que las hembras jóvenes (Cott, 1961; Thorbjarnarson, 1996).

En cuanto a las anidaciones definitivas presentadas en Puerto Miranda, se observó que existieron diferencias entre ambas estaciones analizadas. Así pues, se puede observar que durante la primera estación, de las nueve hembras que anidaron, seis de ellas lo hicieron en el mes de febrero, mientras que una lo hizo a finales de enero (día 30) y dos de ellas (las más pequeñas), lo hicieron en marzo. En la segunda estación, de las diez (10) hembras que anidaron, solo dos de ellas (las número 6 y 10) anidaron en enero, mientras que las demás lo hicieron en febrero.

Estos resultados muestran que fue el mes de febrero el preferido por las hembras para la anidación, habiéndose dado 6 (67%) de las anidaciones en la primera estación y 8 (80%) en la segunda. Así pues, el pico de anidación en la primera estación resultó entre el 11 y el 23 de febrero, mientras que durante la segunda estación, se encontró entre el 6 y el 23 de febrero.

Según Thorbjarnarson y Hernández (1993 b), la anidación del caimán del Orinoco se da durante la estación seca, y entre los meses de enero y febrero, cuando los niveles de los ríos están bajos y se encuentran posibles áreas de anidación expuestas.

Por lo general, la anidación de esta especie puede dividirse en tres categorías: los anidadores tempranos (con eclosión en mediados y final de marzo), los anidadores medianos (eclosión entre principios y mediados de abril) y los anidadores tardíos (entre finales de abril y principios de mayo).

Los caimanes ubicados en el río Caura y en los ríos de Colombia pertenecen por lo general a la primer categoría. Los mismo parece ocurrir con los animales que habitan en el río Tucupido de Venezuela, ya que los huevos criados en la UNELLEZ (incubación artificial) eclosionaron entre la ultima semana de marzo y la primera de abril).

Los caimanes mantenidos en el río Orinoco corresponden a la segunda categoría, o sea, anidadores medianos, mientras que los caimanes de los ríos Capanaparo y Cojedes pueden catalogarse como anidadores tardíos (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 b).

Estas diferencias en las épocas de anidación están por lo general sujetas a los regímenes hidrológicos de los ríos en los que habitan los caimanes. Esto se debe a que los ríos que comienzan a subir temprano en la época de anidación de los caimanes, como por ejemplo, los ríos Meta y Arauca, lo hacen en Marzo, lo que obliga a los caimanes a anidar temprano en la estación. Por otra parte, los ríos de régimen y crecidas intermedias como el Orinoco y sus mayores tributarios comienzan a incrementar en a finales de abril y por último los ríos de régimen tardío lo hacen a finales de mayo, como es el caso del Capanaparo y el Cojedes.

Estas relaciones en lo que a la época de anidación y a los regímenes de los ríos sugiere dos cosas:

- a) que las inundaciones pueden resultar una causa importante en la muerte de las nidadas y tienen un efecto importante en la determinación de cuando las hembras realizan las puestas
- b) Los caimanes anidan lo más tarde posible, ya que los que pudieran anidar antes en los ríos que no se inundan no lo hacen y esperan al final de la época de sequía.

Por otro lado, el mismo autor, reporta para la especie que el pico del período de puestas en el río Capanaparo, se da en la primera semana de febrero, habiéndose encontrado un único nido el 28 de enero y el último los primeros días de marzo.

Por su parte, Godshalk (1982) reporta anidaciones de caimán del Orinoco en el río Cojedes, el 26 de febrero, el cual contenía 35 huevos a una profundidad de 40 cm. Otros autores como Franz et al. (1985) encontraron evidencias de nidos de caimán del Orinoco en fecha 26 de marzo de 1982 en el río Caura y Medem (1981) por su parte, reporta nidificaciones de la especie en el río Guaviare en el mes de febrero.

Tomando en cuenta los reportes antes mencionados, los caimanes de Puerto Miranda entrarían en la categoría de anidadores tardíos, ya que la mayoría de los huevos eclosionaron entre mediados de abril y principios de mayo. Lo mismo ocurre con los caimanes mantenidos en cautiverio en el Hato Masaguaral, el cual se encuentra a aproximadamente 90 km. al norte de Pto. Miranda, presentándose las anidaciones en los meses de febrero y marzo y las eclosiones entre abril y mayo.

Aun cuando son pocos los reportes realizados en lo que a zonas geográficas en las cuales anida el caimán del Orinoco, lo expresado en párrafos anteriores sugiere que la época de anidación se encuentra igualmente determinada por la estacionalidad y la distribución geográfica.

Este hecho ya ha sido determinado en varias especies de crocodylidae, como por ejemplo en la baba (*Caiman crocodilus*), ya que al igual que *Crocodylus intermedius*, esta ultima presenta diferencias cronológicas en cuanto a su período reproductivo en un mismo país y hasta en diferentes países. Así pues, en la Tabla N° 7.1, se muestran los reportes de anidación de *C. Crocodilus* para diferentes países y por diferentes científicos.

Tabla N° 7.1
Diferencias geográficas en la época de anidación de *C.crocodilus*

País	Medem (1983)	Ayarzagüena (1983)	Thorbjarnarson (1990)
Venezuela (Río Orinoco)	Ago - Oct		
Venezuela (El Frío)		Jul - Sept	
Venezuela (Masaguaral)			Jul - Ago
Colombia (R. Amazonas)	Enero - Mar		
Colombia (R. Atlántica)	Nov - Dic		
Colombia (Sta. Marta)	Julio - Ago		
Colombia (R. Magdalena)	Junio - Ago		
Brasil I	Mayo - Junio		
Brasil II	Oct - Nov		
Perú	Enero - Mar		
G. Francesa	Mayo - Julio		
Ecuador	Julio - Oct		

En Venezuela, el período de anidación posiblemente se divide en dos, ya que como se observa, uno abarca entre julio y octubre (llanos y R. Orinoco), mientras que aunque no está probado, se sospecha que en la región Atlántica venezolana (cerca del Lago de Maracaibo), la época reproductiva varía, abarcando los meses de febrero a abril (Ayarzagüena, 1997; comunicación personal).

Pocas son las especies con las cuales puede realizarse este tipo de análisis, dado que no presentan distribuciones geográficas tan extensas. Medem (1983) reporta diferencias entre las épocas de nidificación de otras especies de Alligatorinae, como son *Paleosuchus palpebrosus*, *P. trigonatus* y *Melanosuchus niger*, pero los datos no son suficientes como para establecer diferencias significativas como en el caso anterior (baba).

Otro ejemplo muy característico es el presentado por la especie de cocodrilo de Nueva Guinea (*Crocodylus novaguineae*), el cual, aun considerándose la misma especie, conforma dos poblaciones diferentes en la misma isla. Estas poblaciones están divididas por una porción terrestre que es insalvable actualmente, dividiendo a la isla en un hemisferio norte y otro sur. Así pues, la población del norte es más grande, coloca nidadas y huevos más grandes que la del sur y anida en una época diferente del año, dado que lo hace durante el período seco mientras que la del sur lo realiza durante el período húmedo (Joanen & McNease, 1981).

Estas diferencias en cuanto al período de nidificación presentadas por el caimán del Orinoco, la baba, el cocodrilo de Nueva Guinea y posiblemente existente en otras especies de Alligatorinae y Crocodylinae, implican una variación en cuanto a los restantes pasos de la reproducción de estos reptiles, alterándose la duración de la siguiente secuencia:

Período de cortejo y cópula) - Período de gestación ($1^{1/2}$ a $2^{1/2}$ meses) Período de anidación ($1^{1/2}$ a 2 meses) - Período de incubación (1 a 3 meses) - Eclosión - Cuido parental de las crías (1 a 12 meses).

Esta secuencia es variable entre las diferentes especies y es por lo general más larga en las especies de menor tamaño que no son gregarias y viven en zonas selváticas, como son los géneros *Paleosuchus* y *Ostealaemus* (Magnuson, 1989; Waitkuwair, 1989).

En la tabla N° 7.2, se muestran los reportes de anidación según la distribución geográfica ocupada, para varias de las especies de crocodílidos del mundo, incluyendo al caimán del Orinoco.

Tabla N° 7.2
Epoca de anidación de algunas especies de Crocodílidos

Nombre Científico	Epoca de anidación	Distribución geográfica	Referencia bibliográfica
Sub Familia Crocodylinae			
<i>Crocodylus acutus</i>	Enero - Febrero Abril - Mayo	EE.UU a Venezuela, México y Perú	IUCN (1989)
<i>Crocodylus cataphractus</i>	Abril - Junio	Africa Occidental	IUCN (1989)
<i>Crocodylus intermedius</i>	Enero - Febrero	Venezuela y Colombia	Ayazagüena (1983) Thorbjarnarson(1990)
<i>Crocodylus Moreletti</i>	Abril Junio	Méjico, Belice, Guatemala	Hunt (1973) IUCN (1989)
<i>Crocodylus niloticus</i>	Julio - Agosto	Africa	IUCN (1989)
<i>Crocodylus palustris</i>	Mayo - Junio	India, Ceilán	Whitaker & Whitaker (1984)
<i>Crocodylus porosus</i>	Marzo Marzo	India Australia	IUCN (1991)
<i>Ostealaemus tetraspis</i>	Abril - Mayo	Senegal a Congo	IUCN (1989)
<i>Tomistoma schlegelii</i>	Junio - Julio	Borneo, Sumatra y malasia	IUCN (1995)
Sub - Familia Alligatorinae			
<i>Alligator mississippiensis</i>	Julio - Agosto	EE.UU	Garrick (1983)
<i>Alligator sinensis</i>	Julio - Agosto	China	Lee Rue (1994)
<i>Caiman crocodilus</i>	Junio - Octubre Enero - Marzo	Méjico a Brasil	Ayazagüena (1983); Medem (1983); Thorbjarnarson (1990)
<i>Caiman latirostris</i>	Agosto Noviembre	Brasil, Bolivia y Argentina	Medem (1983)
<i>Cainan yacare</i>	Agosto - Dic.	Sudeste de Suramerica	Medem (1983)
<i>Melanosuchus niger</i>	Sept. - Dic. Agosto - Nov	Hoya del Amazonas	Medem (1983)
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	Junio - Julio	Amazonas y Guayana	Medem (1983) y Magusson (1989)
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	Agosto Noviembre	Amazonas Guayana	Medem (1983); y Magusson (1989)
Sub - Familia Gavialinae			
<i>Gavialis gangeticus</i>	Marzo - Mayo	India, Nepal, Bangladesh y Pakistán	Whitaker & Basu (1980)

Fuente: Recopilación y elaboración propia

Corno puede observarse, la subfamilia Alligatorinae es muy homogénea en cuanto a la época de anidación, ya que las estaciones de nidificación de la mayoría de las especies abarcan principalmente los meses de julio a septiembre, coincidiendo en la mayoría de los casos con mediados o finales de la estación de lluvia. De esta forma, evitan el efecto destructivo de las crecidas del agua sobre los huevos

(ahogamiento), así como también, aseguran una constante fuente de calor gracias a las altas tasas de radiación presentes durante estos meses secos.

Por otra parte, la sub - familia *Crocodylinae*, a la cual pertenece el caimán del Orinoco, presenta una mayor heterogeneidad en cuanto a la época de anidación, probablemente debido a que esta familia presenta especies en los cuatro continentes (Africa, Oceanía, Asia y América), donde son mayores las variaciones estacionales.

7.7.2. Competencia por zonas de anidación

En la mayoría de las especies de crocodílidos, al llegar la época de anidación, las hembras comienzan a buscar y delimitar la posible zona para la construcción del nido. El proceso de selección depende en la mayoría de los casos, de la disponibilidad de zonas idóneas para ello, las densidades poblacionales de la especie, el rango jerárquico de las hembras y el tipo de nido utilizado (Cott, 1961; Parker & Begon, 1986).

Así pues, por lo general, son las hembras más grandes y experimentadas, las que salen victoriosas al competir por las playas o zonas de vegetación para anidar (Cott, 1961). En algunos casos, sobre todo en especies gregarias, varias hembras seleccionan la misma playa arenosa (*Crocodylinae* y *Gavialinae*) o la misma zona (*Alligatorinae* y *Crocodylinae*) para desovar. En estos casos, las hembras de mayor talla y peso empujan con sus cuerpos a las jóvenes, desplazándolas del territorio. Si las segundas persisten en establecer sus nidos en el mismo sitio, se pueden presentar agresiones contra ellas, aunque no es usual.

Así pues, en Puerto Miranda, en los casos en que las hembras se encontraron agrupadas en ambas estaciones, se observó competencia por las zonas de anidación. Dicha competencia se dió con diferentes intensidades, dependiendo de los individuos que interactuaron.

Este hecho ya ha sido reportado en varias especies de crocodílidos (Cott, 1961; Hunt, 1973), siendo variable la agresividad con que las hembras defienden y delimitan sus posibles zonas de anidación.

En Puerto Miranda, las hembras procedieron a competir ya fuera realizando despliegues de agresividad como gruñidos y siseos, empujándose cuando dos o más se encontraban encima del montículo o agredándose físicamente (2 veces observado), por medio de mordiscos en la cola y las patas traseras en el agua.

Aun cuando las agresiones se presentaron con poca frecuencia, en la mayor parte de los encuentros observados, las hembras más grandes intimidaron a las que se acercaban a inspeccionar la posible zona de nidificación por medio de la emisión de sonidos o acercándose a éstas.

Durante la primera estación, las hembras interactuaron 35 veces compitiendo por los nidos, siendo los valores de ganancia y pérdida de éstas, poco dependientes de la posición jerárquica ($p = 0.161$), ya que aunque la hembra 1 ganó 9 encuentros de competencia por los nidos y perdió un solo encuentro (con la hembra 6), las restantes hembras ganaron entre 2 y 5 eventos competitivos, donde por tomar un ejemplo, se observó como las hembras más pequeñas (8 y 9) en el grupo de la laguna 5-7-8 durante esa estación ganaron más eventos competitivos que las hembras 3 y 7, ambas más grandes.

Estos valores variaron muy poco al compararlos con los encontrados durante la segunda estación, donde el número de interacciones competitivas por los nidos se vio reducida, posiblemente por la ausencia de la hembra 7, así como por la agrupación de las hembras en tríos y parejas, presentándose un único y pequeño grupo de cuatro (4) en la gran laguna, a diferencia de la primera estación donde el grupo fue de nueve (9).

Así pues, la hembra **1** no intervino competitivamente en la segunda estación ya que fue ubicada sola con un macho en la laguna 1; las hembras **2** y **4** fueron ubicadas con otro macho en la laguna 5 y entre ellas se presentaron siete (7) interacciones, seis de las cuales ganó la hembra denotada como **6** y una la hembra **2**. En el caso de las hembras **5** y **8** mantenidas en trío con el macho **E** en la laguna 6, la primera ganó cuatro de las cinco interacciones competitivas ocurridas y en el caso del pequeño grupo de cuatro hembras mantenidas en la laguna 7-8 durante la segunda estación, se pudo observar que se presentaron 10 interacciones, 5 de las cuales ganó la hembra dominante para esa estación (hembra **6**) y las restantes cuatro se repartieron entre las restantes tres hembras, siendo las dos más pequeñas (**10** y **11**) las que ganaron menos interacciones.

Aunque no existen reportes con los cuales comparar los resultados obtenidos en este estudio, es posible que el número de interacciones competitivas por los nidos en Puerto Miranda haya sido mayor que el esperado, ya que en la naturaleza, la disponibilidad de zonas de anidación es mayor a lo largo de la ribera de los caños y ríos en los que habita la especie.

7.7.3. Preferencia por zonas de anidación

Durante la primera estación reproductiva, tres de los nueve nidos artificiales instalados en la gran laguna fueron preferidos por 6 de las hembras, anidando dos de ellas en cada uno. Estos nidos fueron los identificados con los números 1,3 y 5 y los tres se encontraban ubicados en la porción más alejada de las zonas de acceso a la laguna por los trabajadores de la Agropecuaria.

El hecho que dos hembras aniden en un mismo sector (anidaciones comunales) ya ha sido reportado para otras especies de crocodílido como es el caso de *Melanosuchus niger*, *Gavialis gangeticus* y *Caiman crocodilus* (Cott, 1961; Whitaker & Whitaker, 1984), donde varias hembras anidan muy cerca unas de otras, sugiriéndose que en algunos casos, se podría dar una defensa comunal de

las nidadas, saliendo beneficiadas todas las hembras. Dicha defensa comunal, aun cuando no esta probada, es posible que exista por dos razones. La primera es que las hembras defiendan sus nidadas en forma voluntaria y las de las demás hembras en forma involuntaria por estar estas muy cerca de su nidada o que lo realicen en forma conjunta, haciendo más eficiente el cuidado.

Por otra parte y como ocurrió en dos ocasiones en este estudio, una vez que la primera hembra ha realizado la puesta, se corre el riesgo que la segunda al realizar la excavación del nido rompa algunos de los huevos de la primera o altere los valores de temperatura y humedad a la cual están los primeros huevos, peligrando la nidada completa.

De los seis restantes nidos presentes en la primera estación, tres de ellos fueron escogidos por una hembra cada uno y los otros tres fueron obviados por estas. Entre los tres nidos no seleccionados se encontraron los denominados como 8 y 9, posiblemente por que se encontraban muy cerca de las zonas de observación y manejo de las crías de caimanes, por lo que la constante presencia de trabajadores de la Agropecuaria pudo incidir en la no selección de dichos nidos.

Durante la segunda estación, las hembras fueron distribuidas en forma distinta, por lo que se construyeron 9 nidos más hasta totalizar 18. Al analizar los mismos nidos ubicados en la gran laguna (7-8), se pudo observar como, dos de las cuatro hembras seleccionaron el nido 1, mientras que las dos hembras restantes seleccionaron los nidos 3 y 5, coincidiendo todos ellos con los seleccionados por las seis hembras en la primera estación.

Es indudable que las características presentadas por los nidos 1,3 y 5 resultaron idóneas para la anidación de las hembras en ambas estaciones, pero durante el estudio y por cuestiones de tiempo, no se realizaron registros en lo que a número de horas de radiación solar recibida, altura de la ribera, temperatura y humedad se

refiere, lo cual posiblemente hubiera dado luces acerca de las causas de la preferencia mostrada por las hembras hacia dichos nidos.

Lo antes expuesto concuerda en parte con lo expresado por Thorbjarnarson (1993II), cuando indica que en la naturaleza (Capanaparo), las hembras de caimán del Orinoco seleccionan dos tipos de hábitats para desovar los huevos, como son el tope de las riberas y las playas de arena. En el primer caso, la elección parece estar relacionada con la evasión de la muerte de las crías por inundaciones. Estos hechos concuerdan con lo reportado para varias especies de crocodílidos, quienes año tras año vuelven a las mismas zonas de anidación para realizar el desove de los huevos, lo que indica una preferencia en lo que a la zona seleccionada se refiere (Thorbjarnarson y Hernández, 1993 b; Whitaker y Basu, 1980; Whitaker y Whitaker, 1984).

7.4. Construcción del nido

Los Crocodylidae, en general, presentan dos patrones básicos de anidación: anidar en bancos y playas de arena o construir nidos de material vegetal y lodo. En la tabla N° 7.3 se observan las características de los nidos de algunas especies pertenecientes a las tres sub-familias, de acuerdo al material utilizado (Campbell, 1972).

Tabla N° 7.3

Características de los nidos de algunas especies de crocodílidos

Nombre Científico	Tipo de Nido
<i>Crocodylus acutus</i>	Arena y Mat. vegetal
<i>Crocodylus intermedius</i>	Arena
<i>Crocodylus plaustris</i>	Arena
<i>Crocodylus porosus</i>	Mat.Vegetal y Arena
<i>Tomistoma schlegelii</i>	Mat.Vegetal
<i>Crocodylus niloticus</i>	Arena
<i>Ostealaemus tetraspis</i>	Mat.Vegetal
<i>Crocodylus johnsoni</i>	Arena
<i>Crocodylus moreletti</i>	Mat.Vegetal
<i>Alligator mississippiensis</i>	Mat.Vegetal

<i>Melanosuchus niger</i>	Mat. Vegetal
<i>Caiman crocodilus</i>	Mat. Vegetal
<i>Caiman yacare</i>	Mat. Vegetal
<i>Caiman latirostris</i>	Mat. Vegetal
<i>Alligator sinensis</i>	Mat. Vegetal
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	Mat. Vegetal
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	Mat. Vegetal
<i>Gavialis gangeticus</i>	Arena

Fuente: Greer, 1970

Como se puede observar, la mayoría de las especies (18), construyen nidos con material vegetal, mientras que las cinco restantes los construyen de arena. Una excepción es el caimán de la costa (*Crocodylus acutus*), el cual, construye ambos tipos de nido (arena y material vegetal) dependiendo de la zona en la que se encuentre. Así pues, esta especie, la cual abarca Norte, Centro y Sur América construye nidos de arena y vegetación por igual en todo el continente americano (Campbell, 1972).

Por otra parte, el cocodrilo indo - Pacífico (*Crocodylus porosus*), construye nidos de material vegetal en Australia, mientras que los hace de arena en el continente asiático.

En todos los casos, la forma del nido, ya sea vegetal o de arena, es redonda y esto probablemente se debe a que la hembra, al cavar, realiza un recorrido de las extremidades desde el cuerpo hacia afuera, o sea, en forma de media luna. Al esto ser realizado con las cuatro patas y encontrarse la hembra en medio de lo que será la cámara del nido, le confiere dicha forma (Campbell, 1972).

Se considera que las especies que construyen nidos de material vegetal, son más evolucionadas que las que lo hacen en hoyos de arena o tierra (Ayarzagüena, 1983), ya que además de optimizar la temperatura en el interior de estos gracias a la descomposición del material vegetal, junto a la radiación directa, estas especies presentan otra ventaja; esta consiste en que la difusión de gas en el interior de los huevos, cuya finalidad es permitirle la respiración a las crías y además ablandar la

casaca de los huevos para permitirles la salida parece que resulta mayor en los nidos construidos con material vegetal que los construidos en hoyos de arena. (Thorbjarnarson, 1996).

En el caso del caimán del Orinoco, la anidación corresponde a la del primer tipo, o sea a la de excavar nidos en la arena.

Por lo general el procedimiento de anidación es realizado en horas nocturnas por la mayoría de las especies de crocodílidos en el mundo, aun cuando una excepción se puede extraer del trabajo de Thorbjarnarson & Hernández (1993 a), quienes reportan en el Hato Masaguaral la anidación por parte de una hembra en horas diurnas, lo cual es inusual para esta especie. En Puerto Miranda, aun cuando se invirtieron un considerable número de horas en observaciones nocturnas con la intención de registrar las anidaciones, solo pudo observarse a dos de las hembras realizarlo, una en cada estación reproductiva.

El procedimiento por el cual las hembras excavaron el nido ya fue descrito detalladamente en el aparte de resultados, pudiéndose resumir en lo siguiente: la hembra realizó la excavación utilizando sus patas traseras, hasta hacer un hoyo de profundidad variable, dependiendo de la talla del animal (longitud de las patas), y tapándolo con el material escarbado una vez colocados los huevos. Una vez terminado este proceso, precedieron a colocarse encima del nido de forma de darle consistencia. Esta última acción se reporta en la literatura como realizada por las hembras con la intención de aplanarlo y darle consistencia suficiente para que sea más difícil depredarlo.

En algunos casos (4 en total, tomando ambas estaciones analizadas), las hembras colocaron una primera tanda de huevos, los cubrieron con arena de la excavada y encima de esta, pusieron el resto de los huevos, cubriendo el nido totalmente al terminar. Este comportamiento no fue el usual, ya que por lo general pusieron

todos los huevos a la vez y los cubrieron, colocando su vientre sobre el tope del nido

El procedimiento de puesta observado en Puerto Miranda es similar al reportado para las distintas especies de crocodílidos que construyen nidos en la arena o tierra (Cott, 1961; Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a; Whitaker & Whitaker, 1984 y Whitaker & Basu, 1980).

7.7.5. Características del nido

En la literatura se reporta que los nidos excavados por las especies que los construyen en arena o tierra suelen ser montículos formados con material arenoso, cuyo diámetro varía entre 1 y 3 m con un promedio de 1.5 m, siendo la profundidad promedio de 45 cm, aunque ambos parámetros varían en función del tamaño de la hembra, o bien, de la cantidad de material disponible para su elaboración. En la tabla N° 7.4 se observan las dimensiones de los nidos de algunas especies pertenecientes a las tres sub-familias (Campbell, 1972; Thorbjarnarson, 1996; Whitaker & Basu, 1980).

Tabla N° 7.4
Dimensiones de los nidos de algunas especies de crocodílidos

Nombre Científico	Tamaño de Nido
<i>Crocodylus acutus</i>	Veg = 3 m D / 15 – 40 cm P Arena = 37 cm P
<i>Crocodylus intermedius</i>	30 - 40 cm P
<i>Crocodylus plaustris</i>	27 - 41 cm P
<i>Crocodylus porosus</i>	1 m D / 50 cm P
<i>Tomistoma schlegelii</i>	1 m D / 25 cm P
<i>Crocodylus niloticus</i>	40 – 56 cm P
<i>Crocodylus siamensis</i>	-----
<i>Ostealaemus tetraspis</i>	1 m D
<i>Crocodylus johnsoni</i>	12 – 22 cm P
<i>Crocodylus moreletti</i>	1 m D / 30 cm P
<i>Alligator mississippiensis</i>	2 - 3 m D / 40 cm P
<i>Melanosuchus niger</i>	3 m D
<i>Caiman crocodilus</i>	2 m D / 40 cm P

<i>Caiman yacare</i>	1 a 1,5 m D/
<i>Caiman latirostris</i>	2 m D
<i>Alligator sinensis</i>	10 - 20 cm P
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	2 m D
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	-----
<i>Gavialis gangeticus</i>	30 - 50 cm P

P = Profundidad / D = Diámetro

X = Doble anidación reportada

Fuente: Greer, 1970; Thorbjarnarson, 1996; Medem, 1981 y 1983

Las dimensiones reportadas en la tabla anterior, indican que el tamaño de los nidos está sujeto al de las hembras, pues como se observa, los nidos de material vegetal construidos por las especies de mayor talla como son *C. porosus* y *C. acutus* llegan a los 3 metros de diámetro y 40 de profundidad, mientras que las especies pertenecientes a los géneros *Paleosuchus* y *Caiman*, cuyas tallas son mucho menores, construyen nidos que no sobrepasan el 1 ½ m de diámetro. Por otra parte, la profundidad de los nidos en la arena, depende del largo de las patas delanteras de la hembra, con lo cual, especies de gran tamaño, como *C. intermedius* y *C. niloticus* construyen nidos de gran profundidad (hasta 56 cm), mientras que especies como *C. johnsoni* y *C. palustris*, los cuales son de menores tallas, cavan nidos que no sobrepasan los 41 cm. de profundidad.

Comparando los valores antes mostrados con los presentados por *Crocodylus intermedius* en Puerto Miranda se puede notar que las profundidades del nido presentadas por las hembras en ambas estaciones analizadas 44 y 41 cm aproximadamente, se encuentran cercanas a las reportadas para las especies que excavan en arena, incluyendo al mismo *Crocodylus intermedius*, las cuales varían entre 27 y 53 cm (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a).

Corroborando lo antes mencionado se tienen los reportes provenientes de varios estudios sobre la profundidad del nido excavado por hembras de caimán del Orinoco en otras localidades de Venezuela, entre las que podrían mencionarse los de Thorbjarnarson & Hernández (1993 a y 1993 b), con profundidades de nido en el Río Capanaparo (Edo. Apure) de 45 a 64 cm; el de Godshalk (1982), con nidos promedio de 40 cm de profundidad en el Río Cojedes; el de Ramo et

al.,(1991), con nidos variables entre 40 y 45 cm de profundidad en el zoológico de la UNELLEZ y por último los reportados por Medem (1981), con nidos de aproximadamente 43 cm en el Río Guavire (Colombia).

Por otra parte, al analizar la posible relación entre el tamaño de la hembra y la profundidad de los nidos, se pudo observar que existía una correlación positiva entre los valores presentados en ambas estaciones, lo que concuerda con otros reportes realizados en estudios en los que se evaluó dicha correlación y que induce a pensar que efectivamente, el largo de las patas de las hembras, determina la profundidad del nido. Este hecho podría influir en la proporción de sexos generadas a partir de las nidadas de cada hembra, ya que según su tamaño, se podría pensar que las de menor talla, al excavar nidos menos profundos tenderían a generar más neonatos machos que las de mayor talla, ya que estas construyen nidos más profundos los cuales podrían presentar temperaturas más bajas y por lo tanto generar más hembras, aun cuando este hecho debe ser comprobado para esta y otras especies de crocodylidos.

Se podría pensar que en la naturaleza, este hecho podría tener efecto sobre la supervivencia futura de los huevos una vez excavado el nido y depositados estos, ya que las hembras de menor tamaño ponen los huevos a aproximadamente 30-40 cm de la superficie de la tierra, donde las condiciones de temperatura y humedad relativa serán diferentes de las zonas en las cuales aniden las hembras más grandes, cuyos nidos estén a unos 60 cm de profundidad.

Esta aseveración tiene sentido si se considera que los huevos de los reptiles son cleidóicos (adaptación a la vida terrestre), donde la cáscara y las membranas actúan como resistencia al agua y al intercambio de gases entre el huevo y el ambiente, por lo que están sujetos a los cambios estacionales, aun cuando las fluctuaciones de temperatura y humedad sean menores a nivel del subsuelo que de la superficie (Lutz & Dumbar – Cooper, 1984). Este tipo de huevo aumenta en masa por medio de la toma de agua desde el suelo, la cual es intercambiada de

dos formas; por difusión de vapor de agua o por fluido líquido, el cual ocurre a través de varias membranas fibrosas o poros discretos en la cáscara (Seymour & Ackerman, 1980).

En este tipo de huevo, a medida que avanza el desarrollo embrionario sobrevienen cambios en los gases internos, incrementando el metabolismo respiratorio, descendiendo la presión parcial de oxígeno (PO_2) en la cámara de aire e incrementando la presión parcial de dióxido de carbono (PCO_2). En este hecho radica la importancia de donde coloca la hembra los huevos (tipo de material) y a que profundidad, ya que la meta del intercambio de gases antes mencionado es la difusión a través del gradiente de presión entre el nido y la atmósfera (Lutz & Dumbar – Cooper, 1984).

Cuando se hace referencia a la importancia de la zona en la cual la hembra excava el nido, se refiere a la permeabilidad del suelo, ya que si la arena o tierra está muy compactada una vez la hembra entierra los huevos, no se dará la difusión de gases antes mencionada y los embriones no se desarrollarán (Lutz & Dumbar – Cooper, 1984).

Posiblemente lo antes mencionado tenga relación con la selección de las zonas de nidificación por parte de las hembras en Puerto Miranda, ya que el suelo sobre el cual habían sido colocados los montones de arena variaba en lo que a composición se refiere, siendo algunas zonas más arcillosas y otras más arenosas y aun cuando las hembras construyeron los nidos en la arena, el suelo bajo esta posiblemente retenga más o menos la temperatura y la humedad, de acuerdo a su composición.

En el futuro, sería conveniente llevar ese tipo de registros en la Agropecuaria y contrastarlo tanto con la profundidad a la que son excavados los nidos como con las condiciones imperantes en estos antes y durante la anidación, midiendo parámetros como temperatura, humedad e índices de radiación solar diaria.

En relación a la temperatura, se ha demostrado en diversos estudios sobre otras especies de crocodílidos, como la temperatura dentro de los nidos varían entre 27 y 33° C, con variaciones de 3 a 4 ° C (Chabreck, 1978; Webb et al., 1977; Ayarzagüena, 1983).

En Puerto Miranda, se pudo observar que los valores en ambas estaciones resultaron similares, variando en la primera de 29,7° a 30,5° C con un promedio de 30,03° C y en la segunda entre 29,9° y 30,8° C con un promedio de 30,4° C. Estos valores son similares a los reportados por Ramo et al. (1992), quienes encontraron temperaturas variables entre 30 y 32° C en los nidos construidos por las hembras de caimán del Orinoco mantenidas en la UNELLEZ.

La temperatura a la cual son incubados los nidos es de suma importancia para los reptiles en general y específicamente para los crocodílidos, ya que se ha demostrado que para 8 de las 23 especies hoy día reportadas, el sexo de las crías viene determinado por la temperatura de incubación. Este efecto será discutido en el aparte de incubación, ya que los huevos, una vez colocados fueron trasladados a la incubadora artificial.

7.7.6. Características de las nidadas

Aun cuando hasta hoy día, ha resultado difícil dar una explicación al número y tamaño de los huevos puestos por aves y reptiles, dado que se han observado grandes variaciones entre las especies que conforman dichos grupos, se ha podido observar que las características de estos vienen determinadas por las historias de vida de las hembras que los desovan (Roff, 1992).

La fecundidad tamaño - específica es un parámetro importante dentro de la historia de vida de cualquier animal, particularmente en especies longevas e iteróparas con crecimiento indeterminado como es el caso de los crocodílidos. Así

pues, en la teoría de historias de vida, la energía que la hembra debe invertir en la reproducción puede clasificarse utilizando tres (3) parámetros: masa de los huevos, tamaño de la nidada (en N° de huevos o en gramos) y frecuencia de anidación. La existencia de un balance (trade – off) entre el tamaño de los huevos y el de la nidada es un basamento imprescindible a la hora de analizar la teoría de historia de vida de una especie determinada (Stearns, 1992).

Pocos son los estudios que se han llevado a cabo para analizar estos parámetros, algunos de ellos habiendo sido analizados por Roff (1992), en los cuales se han estudiado los balances antes mencionados en varias especies de reptiles y aves.

Los estudios, tanto descriptivos como comparativos de las estrategias relacionadas con dichas historias de vida en reptiles han estado principalmente enfocada en los lagartos y tortugas, habiendo revelado una gran variabilidad en las características de ambos grupos (Thorbjarnarson, 1996) y encontrándose que éstas se encuentran directamente asociadas al tamaño corporal.

Este no ha sido el caso de los crocodílidos, quienes aunque constituyen un pequeño grupo con tres sub-familias, cuyas características son homogéneas en lo que a gran tamaño, madurez sexual retardada, inversión reproductiva a largo plazo, oviparidad, uno o menos nidos por año y una distribución tropical o subtropical, han sido poco estudiados al respecto.

La teoría de un huevo considerado como óptimo en cuanto a tamaño y peso fue descrita por Smith y Frewell (1974). Esta predice que existe una asociación entre el tamaño del huevo y el de la nidada, mientras que no existe una correlación directa entre el tamaño de la hembra y el del huevo, lo cual ha sido probado en lagartos pero no en otros reptiles (Thorbjarnarson, 1996). En la mayoría de las especies, el tamaño de la nidada es determinado hereditariamente, probablemente como consecuencia de años de selección natural, o sea, "selección del número óptimo de huevos por nidada".

Por otra parte, se piensa que son varios los factores, en su mayoría ambientales, que influyen en el número de huevos a depositar. Estos incluyen: heredabilidad, tamaño del animal, edad del animal, tipo de nido, tamaño del nido, tamaño de los huevos, número de huevos por estación reproductiva (asociada a las condiciones ambientales imperantes para el momento de la anidación), intensidad de la depredación, densidad poblacional, distribución geográfica, época del año y número de huevos y crías que la hembra puede sacar adelante (Welty, 1982).

En aves, ocurre que especies de gran tamaño como los pingüinos y los albatros, los cuales ponen un único huevo de grandes dimensiones. Igualmente, otras especies de gran tamaño como las águilas así como especies de muy pequeño tamaño como los colibríes, ponen dos huevos por año, mientras que la mayoría de los passeriformes, los cuales presentan por lo general tallas medianas a pequeñas, ponen de 6 a 12 huevos. En este grupo, se considera que esto ocurre ya que para las especies más pequeñas, es más difícil evadir la depredación que para las más grandes, con lo cual deben generar mayor número de crías para aumentar sus probabilidades de supervivencia (Smith & Frewell, 1974). Aun cuando esto es lógico, en el caso de las aves de gran tamaño, las cuales incrementan las posibilidades antes mencionadas de cuidar de la nidada y crías, se pensaría que deberían colocar un número de huevos mucho mayor que el registrado (1 a 3), pero esto no ocurre.

A diferencia de lo propuesto por Smith y Frewell (1974) y de lo observado en aves, en crocodílidos, por medio de comparaciones interespecíficas, se ha demostrado una tendencia de las hembras de mayor tamaño a depositar nidadas más grandes y más pesadas, tanto en número como en masa de los huevos. Este hecho ha sido probado por medio de varios estudios, entre los que se encuentran el realizado recientemente por Thorbjarnarson (1996), en el cual, se analizaron (entre otras), las relaciones antes mencionadas para varias especies de este grupo, corroborándose que el tamaño de la hembra se encuentra

significativamente correlacionado con el tamaño de la nidada, de los huevos y su masa (Thorbjarnarson, 1996).

Como puede observarse, en la tabla N° 7.5, los valores promedio de las longitudes de las hembras, el tamaño de las nidadas, los huevos y el peso o masa de estos (Thorbjarnarson, 1996), indican una relación directa entre las tres variables, donde las hembras de mayor tamaño, correspondientes a 5 especies de Crocodylinae (*C. acutus*, *C. intermedius*, *C. niloticus*, *C. porosus* y *T. schlegelii*) y 1 de Alligatorinae (*M. niger*), las cuales sobrepasan los 2.5 m. de longitud son las que ponen nidadas y huevos de mayor tamaño y peso.

Tabla N° 7.5
Datos relativos al tamaño de la nidada, los huevos y su peso versus el tamaño de la hembra para diversas especies de crocodilidos

Nombre Científico	Talla hembra	Tamaño nidada	Peso huevos (gr.)	Peso nidada (gr.)
Sub Familia Crocodylinae				
<i>Crocodylus acutus</i>	266 cm	47.6	107.1	5098
<i>Crocodylus intermedius</i>	299 cm	39.8	110.4	4394
<i>Crocodylus plaustris</i>	232 cm	23.4	99.5	2328
<i>Crocodylus porosus</i>	270 cm	47.8	109.2	5220
<i>Tomistoma schlegelii</i>	305 cm	31.8	139.9	4449
<i>Crocodylus niloticus</i>	281 cm	35.6	112.8	4016
<i>Crocodylus siamensis</i>	232 cm	28.4	106.9	3036
<i>Crocodylus cataphractus</i>	232 cm	19.5	146	2847
<i>Crocodylus rhombifer</i>	219 cm	25.4	104.3	2649
<i>Crocodylus novaeguineae</i>	208 cm	29.4	88.5	2602
<i>Ostealaemus tetraspis</i>	131 cm	12.3	55	1677
<i>Crocodylus mindorensis</i>	178 cm	18.3	73.6	1347
<i>Crocodylus johnsoni</i>	188 cm	12.4	69.7	846
<i>Crocodylus moreletti</i>	203 cm	30.2	79.5	2401
Sub Familia Alligatorinae				
<i>Alligator mississippiensis</i>	227 cm	35.4	183	2712
<i>Melanosuchus niger</i>	280 cm	39.3	143.6	5644
<i>Caiman crocodilus</i>	143 cm	24.4	62.9	1598
<i>Caiman yacare</i>	----			
<i>Caiman latirostris</i>	161 cm	31.4	76.2	2393
<i>Alligator sinensis</i>	151 cm	25.7	48.2	1239
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	125 cm	15.1	67.2	1015
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	108 cm	13.3	68.6	912
Sub Familia Gavialinae				
<i>Gavialis gangeticus</i>	341 cm	38.9	161.4	6279

Fuente: Thorbjarnarson, 1996

Al comparar los valores mostrados en la tabla anterior con los resultados obtenidos en Puerto Miranda, se observa que el tamaño de la nidada (N° de huevos) en ambas estaciones (37 y 41.5) es similar al reportado para especies de tallas equivalentes como *Crocodylus niloticus* y *Melanosuchus niger*. Todos ellos presentando valores promedio cercanos a los 40 huevos por nidada.

Dicho valor se encuentra igualmente dentro del promedio presentado por otros reportes sobre caimán del Orinoco en distintas localidades de Venezuela y Colombia, como se observa en la siguiente Tabla (N° 7.6).

Tabla N° 7.6
Reportes relativos al tamaño de la nidada de *Crocodylus intermedius* en Venezuela y Colombia

Localidad	Tamaño nidada (N° Huevos)	Fuente
Hato Masaguaral (Edo. Guárico)	30 – 40	1
Río Capanaparo (Edo. Apure)	21 – 65	2
Río Cojedes	13 – 52	3
Río Cojedes	40 – 70	4
Río Cojedes	35	5
Río Guavire (Colombia)	57	6
Zoocriadero UNELLEZ (Edo. Portuguesa)	37-52	7

1 = Thorbjarnarson & Hernandez (1993 a)

2 = Thorbjarnarson & Hernandez (1993 b)

3 = Ayarzagüena (1988)

4 = Seijas (1998)

5 = Godshalk (1982)

6 = Medem (1981)

7 = Ramo et al., (1991)

Por otro lado, la masa promedio de los huevos encontrada en Puerto Miranda (94.91 gr. en la primera estación y 94.33 en la segunda) es menor que la reportada para la misma especie en tres estudios anteriores (ver Tabla N° 7.7), e igualmente pequeña tomando como referencia la masa presentada por huevos de especies de talla similar al Caimán del Orinoco (ver Tabla N° 7.6 antes mostrada).

Este hecho podría deberse a la baja tasa de ingestión de alimento por parte de las hembras en Puerto Miranda, ya que aun cuando la Agropecuaria intenta compilar la mayor cantidad de alimento para suministrárselas, existen épocas de baja disponibilidad de alimento, lo cual implica una reducción en la condición física de las hembras que a su vez podría influir en la inversión de energía y alimento al producir los huevos.

Tabla N° 7.7
Reportes relativos a la masa de los huevos de *Crocodylus intermedius* en Venezuela

Localidad	Peso Huevos (gr)	Fuente
Hato Masaguaral (Edo. Guárico)	100 – 115	1
Río Capanaparo (Edo. Apure)	115 – 121	2
Zoocriadero UNELLEZ (Edo. Portuguesa)	102.8 – 113.8	3

1 = Thorbjarnarson & Hernandez (1993 a)

2 = Thorbjarnarson & Hernandez (1993 b)

3 = Ramo et al., (1991)

Lo mismo ocurrió con el peso de la nidada, siendo la reportada promedio variable según el estudio y la localidad. Así pues, Thorbjarnarson & Hernández (1993 a y 1993 b), reportan valores variables entre 3210 y 4530 gr. En el Hato Masaguaral, así como nidadas de 4500 y 5700 gr. en el Río Capanaparo, valores estos que al ser promediados resultan más altos que los encontrados en Puerto Miranda (variable entre 3.700 y 3.900 gr.), aun cuando en ambas estaciones se obtuvieron valores individuales de peso de la nidada (la hembra 1 pudo una nidada de 5.900 gr.) superiores al reportado en la tabla antes mostrada.

Es difícil darle una explicación lógica a lo antes descrito, ya que aun cuando se tendería a pensar que las hembras más grandes presentarían nidadas de mayor tamaño, ya fuera por su mayor capacidad de almacenar más huevos en el tracto reproductivo como por acceder más fácilmente al alimento que las hembras más pequeñas, se observaron casos como la hembra 9, quien resultó de las más pequeñas en largo y peso, puso nidadas casi tan pesadas como la hembra 1 en ambas estaciones.

Por otra parte, comparando el peso de las nidadas obtenido en este estudio (ambas estaciones) con el presentado por especies de talla similar al Caimán del Orinoco, mostradas en la Tabla 7.6, como es el caso de *Crocodylus acutus*, *Crocodylus porosus*, *Crocodylus niloticus* y *Melanosuchus niger*, se observa que los valores son similares, siendo los de las dos primeras especies mencionadas ligeramente mayores que los encontrados y reportados para *C.intermedius*.

Analizando los resultados obtenidos en lo que a correlaciones se refiere, entre la hembra y las distintas características de las nidadas en Puerto Miranda, y comparándolos con lo reportado en la bibliografía, se puede observar que de las siete correlaciones realizadas, solo dos resultaron significativas (ver tabla N° 7.8).

Tabla N° 7.8
Correlaciones obtenidas a partir de las características de las nidadas

Correlación realizada	Valor de p	
	1ª Est.	2ª Est.
N° Huevos (nidada) vs L.T. Hembra (cm)	0.45	0.18
L.T Hembra (cm) vs L.T Huevos (cm)	0.26	0.08
Peso hembra (gr.) vs Peso Nidada (gr.)	0.35	0.31
Peso Hembra (gr.) vs Peso Huevos (gr.)	0.28	0.31
N° Huevos (nidada) vs L.T. Huevos (cm)	0.28	0.06
N° Huevos (Nidada) vs Peso Nidada (gr.)	0.000004	0.00008
N° Huevos (nidada) vs Peso Huevos (gr.)	0.37	0.09
L.T. Huevos (cm.) vs Peso Huevos (gr.)	0.01	0.00009

Valor en negritas = **Significativo**

L.T = Largo Total

"r" = Coeficiente de correlación

Est. = Estación

Como puede observarse, solo en el caso de las correlaciones entre tamaño y peso de la nidada y entre tamaño y peso de los huevos se encontraron valores positivos significativos (indicados en negritas), aun cuando es indudable que el número muestral (n) es bajo en ambas estaciones, lo cual con seguridad afectó el resultado obtenido para la mayoría de las correlaciones realizadas en ambas estaciones.

Estos resultados no concuerdan con los reportados por Thorbjarnarson (1996) en la recopilación realizada por el autor sobre correlaciones en 9 especies de crocodílidos, reportando al menos 4 de las 9 especies con correlaciones positivas significativas entre:

- L.T Hembra vs L.T. Huevo
- L.T Hembra vs Peso. Nidada
- L.T Hembra vs Tamaño de la nidada (N° de Huevos)
- Peso Huevos vs Peso Nidada

Por otra parte, se debe resaltar que el mismo autor encontró resultados contradictorios a los descritos en el párrafo anterior y similares a los obtenidos en Puerto Miranda, al analizar las correlaciones entre las características de las nidadas de baba (*Caiman crocodilus*) en los llanos de Guárico (Thorbjarnarson, 1990).

Así pues, dicho autor encontró que aun cuando el tamaño de los huevos está correlacionado significativamente con el peso de estos para la baba (igual que en Puerto Miranda), no observó correlación significativa entre el tamaño de la hembra y el peso de la nidada. Igualmente observó que a medida que incrementó el tamaño de la nidada no existió un aumento en la masa de los huevos que contiene. En el estudio de Thorbjarnarson antes referido, la única correlación encontrada como positiva significativamente que difirió de lo observado en Puerto Miranda fue la de Tamaño de la Nidada (N° de huevos) vs el Largo Total (cm) de los huevos.

Por otra parte, tomando en cuenta la variación encontrada en Puerto Miranda y reportada para otras especies de crocodílidos, en el peso de los huevos entre las nidadas, como son *Caiman crocodilus* (Thorbjarnarson, 1990; Staton & Dixon, 1977) y *Crocodylus porosus* (Webb et. Al, 1977), se podría sugerir que dicha variación posiblemente explica la ausencia de relación significativa entre el

número de huevos y el tamaño de las hembras, sugiriendo que para la mayoría de las especies de crocódidos, el peso total de la nidada posiblemente esté más correlacionado con el tamaño que con el número de los huevos.

Esto sugiere que el tamaño de los huevos posiblemente está regulado por factores ontogénicos y ambientales, habiéndose observado que bajo distintas circunstancias ambientales, las hembras pueden producir menos huevos pero más grandes o muchos huevos más pequeños, en cuyos casos las nidadas presenten un peso similar (Staton y Dixon, 1977; Thorbjarnarson, 1990; Smith y Fretwell, 1974; Welty, 1982). Además, las hembras más grandes tienen canales pélvicos más grandes (factor físico que podría delimitar el tamaño del huevo), sin embargo, produjeron huevos del mismo tamaño que las hembras cuyos canales pélvicos eran de menores dimensiones, por lo cual concluye que dicho estudio (Thorbjarnarson, 1990) no dió soporte alguno a la idea de los balances entre el tamaño de la nidada y los huevos.

En otros estudios con especies tales como *Alligator mississippiensis* (Joanen, 1969; Joanen and McNease, 1975, Joanen and McNease, 1989) y *Crocodylus porosus* (Webb et al., 1977), tampoco se han encontrado estas correlaciones lo que indica que no puede ser tomada como regla la idea que las características de las hembras y las nidadas son siempre dependientes entre si.

Ejemplo de esto son las excepciones como las presentadas por especies como el aligador norteamericano (*Alligator mississippiensis*), cuyas hembras alcanzan los 2.8 m de longitud y ponen grandes nidadas conformadas por huevos muy pequeños (Thorbjarnarson, 1996) y especies pequeñas como la baba (*Caiman crocodilus*), cuyas hembras no sobrepasan el 1.5 m de longitud y colocan nidadas muy grandes (hasta de 50 huevos) de huevos grandes y pesados. Igualmente, es posible observar que al comparar los tamaños de los huevos de *Paleosuchus palpebrosus* y *Gavialis gangeticus*, se nota que aun cuando las

hembras de estas dos especies difieren enormemente en cuanto a talla corporal (220 cm. de diferencia aproximadamente), el tamaño de los huevos es muy similar entre si, puesto que *Paleosuchus palpebrosus* produce huevos que promedian el 1.18 % de la masa de la hembra mientras que el gavial pone huevos que promedian 1.07 % de la masa de la hembra (Thorbjarnarson, 1996). El resultado es que las crías de ambos animales miden y pesan casi lo mismo al nacer lo cual no sería lógico, dadas las diferencias en las dimensiones de los animales (Thorbjarnarson, 1996). El anterior ejemplo es valido al comparar la relación de tamaño medida en largo total (cm) entre ambas especies, aun cuando pudiera no cumplirse al comparar los valores de peso, los cuales no fueron reportados por el autor.

Es posible que la diferencia en cuanto al número y tamaño de los huevos antes descrita, este relacionada con índices de depredación, ya que debido a las altas tasas de depredación presentadas por las nidadas y crías, sería lógico pensar que las hembras, buscarán poner un mayor número de huevos (ya que de esta forma aseguran la supervivencia de unos cuantos), por lo que estos deberían ser de menor tamaño para poder ser albergados en el tracto reproductivo de la hembra. Esto no siempre ocurre, ya que en muchos casos se presenta lo contrario, o sea, que aunque las hembras de mayor talla colocan nidadas más grandes, los huevos son igualmente más grandes y pesados. Este hecho tiene una posible explicación, y es la de que cuanto más grandes los huevos, más grandes las crías, lo que implica que éstas son más aptas para sobrevivir dado que presentan menos depredadores asociados (por tamaño), incrementando esto las tasas de supervivencia.

Aun cuando estas diferencias son atribuidas al tamaño de las hembras y las crías, existen otros factores no probados hasta el momento que pueden prevalecer o estar asociados a la hora de nidificar, por lo que la incógnita de cómo varía la inversión reproductiva durante la vida reproductiva de la hembra no ha sido respondida todavía, en crocodilidos, debido a la falta de información referente a

sus ciclos reproductivos, así como a su fecundidad de acuerdo a la edad de las hembras (Webb & Anthony, 1987a).

Por lo antes expresado, se podría sugerir que los datos encontrados para crocodílidos no sustentan la teoría del tamaño óptimo del huevo en la mayoría de los casos.

Ahora bien, aun cuando solo dos de las correlaciones halladas resultaron significativas, se observó que existieron diferencias individuales marcadas para algunas de las hembras entre ambas estaciones analizadas.

Tal es el caso de hembras como la **4** y **6**, que pusieron nidadas variables en 13 y 14 huevos entre ambas estaciones, y las hembras **1,8** y **9**, presentaron diferencias de 8 a 10 huevos entre ambas estaciones. Por otra parte, las hembras **1** y **6** pusieron nidadas que difirieron en peso entre 1.398 y 2.625 gr. respectivamente entre ambas estaciones, lo cual está directamente asociado al número de huevos (Tamaño de nidada) puestos en cada estación.

Es difícil dar una explicación acerca de las diferencias antes mencionadas ya que no existen reportes previos al respecto. Es posible que la condición de cautiverio, así como la diferente distribución espacial, aunado a la obligatoriedad producida en la segunda estación en lo que a cuales machos estarían disponibles para las hembras haya influido; pero esta hipótesis no puede probarse a través de este estudio.

7.7.7. Frecuencia reproductiva.

La fecundidad tamaño - específica analizada en los apartes anteriores es un parámetro importante dentro de la historia de vida de cualquier animal, particularmente en especies longevas e iteróparas con crecimiento indeterminado como es el caso de los crocodílidos y donde la hembra debe invertir energía

durante la reproducción. Dicha inversión energética en estas especies de reptiles es dividida en los diferentes eventos reproductivos, encontrándose implícita la frecuencia de anidación (Stearns, 1992).

Así pues, debido a que estos reptiles son especies de gran longevidad, deben ajustar sus eventos reproductivos a lo largo de su período de vida, de forma de maximizar su éxito reproductivo. La fecundidad inter e intraespecífica de la hembra se encuentra determinada por dos parámetros: la frecuencia de la reproducción y el tamaño de la nidada antes analizado. En ambos casos, por lo general, las dos variables incrementan con el tamaño y la edad de la hembra (las cuales están relacionadas), indicando una tendencia de tamaño - especie relacionada con la fecundidad (Stearns, 1992).

Estos reptiles no presentan un crecimiento limitado, por lo que las hembras, a medida que crecen, alcanzan mayores tallas y por lo tanto son más fecundas que las jóvenes. El efecto de ese crecimiento secuencial puede ser muy relevante en la estrategia reproductiva (historias de vida) de las hembras.

Por ejemplo, se piensa que las hembras más viejas y que ya han anidado tres o más veces presentan mayor capacidad en cuanto al número de huevos a poner. Es por esto que se pueden observar diferencias intraespecíficas donde las hembras más viejas o maduras ponen nidadas y huevos de mayor tamaño y son más fecundas.

Aun cuando en este estudio la correlación calculada no resultó significativa, se puede pensar que hembras más viejas pondrán huevos más grandes, los cuales generarán neonatos de mayor tamaño. Si tomamos pues el hecho de que neonatos más grandes son menos propensos a la mortalidad, las hembras de mayor edad no solo serían más fecundas sino que generarían crías con mayores posibilidades de subsistir. Aun así, esta situación es complicada por el hecho de que otras características de los neonatos están definidas por las condiciones

ambientales durante la incubación, en especial por la temperatura a la que son incubados los huevos, lo cual puede alterar la naturaleza de las relaciones entre el tamaño de los neonatos y su fitness (Elgar & Heaphy, 1989).

Se podría pensar por lo tanto que además de la estrategia de "a mayor tamaño, mayor número de huevos y por lo tanto más progenie", existe una estrategia paralela que implica que es más ventajoso, reproducirse más seguido, con un menor gasto energético como es el poner un menor número de huevos y más pequeños, que hacerlo con menos frecuencia pero obteniendo más número de huevos (Henry-Peters, 1983).

Un ejemplo de esto lo tenemos en la comparación de dos especies como son la baba (*Caiman crocodilus*) que habita en los llanos de Venezuela y el cocodrilo de Johnson (*Crocodylus johnsoni*) el cual lo hace en Australia. Ambas especies habitan zonas cenagosas e inundables estacionalmente y presentan diferentes estrategias reproductivas. La primera especie alcanza 143 cm. promedio (hembras) y la segunda alcanzan 188 cm., lo cual induciría a pensar que las hembras de *C. johnsoni* deberían colocar más huevos y más grandes dadas sus mayores capacidades físicas. Esto no ocurre. Por el contrario, la baba produce grandes nidadas de hasta 50 huevos los cuales a su vez son muy grandes para el tamaño de la hembra, llegando a pesar las nidadas hasta 1600 gr. total, mientras que las hembras de *C. johnsoni*, aun siendo más grandes y habitando el mismo tipo de ecosistema ponen nidadas mucho menores de máximo 859 gr. En este caso, la especie de mayor tamaño, *C. johnsoni*, que coloca menos huevos y más pequeños, suple esa desventaja con un aumento en la frecuencia reproductiva, siendo esta de 90 %, mientras que la baba, se beneficia por el mayor tamaño y número de los huevos, pero su frecuencia reproductiva no excede el 54 % en los llanos venezolanos de Guárico (Thorbjarnarson, 1996) o al 66 % en los de Apure (Ayarzagüena, 1983).

Se puede observar que son dos estrategias reproductivas diferentes, ya que mientras la baba produce más crías y más grandes, lo cual las hace menos depredables con un mayor costo energético y una disminución en la frecuencia reproductiva, las hembras del cocodrilo de Johnson, invierten menos energía, produciendo menos huevos y más pequeños pero reproduciéndose más seguido.

La mayoría de los datos relacionados con la anidación en crocodílidos son puntuales o mediciones de 1 solo año. Aun así, Thorbjarnarson encontró que con los datos disponibles, la media anual de anidación de los Alligatorinae es menor (40,9% por año) que la de los Crocodylinae (78,3%). Aun así, esta diferencia no es únicamente atribuible a la disposición de las hembras para anidar sino que también puede estar incluido el tipo de anidación, ya que la primer familia lo hace en nidos de vegetación mientras que la mayoría de las especies de la segunda lo realiza en la arena.

Debido a causas de diferente índole, en la Agropecuaria no se pudo realizar el seguimiento de las hembras en lo que a características de las nidadas se refiere desde las primeras puestas obtenidas (1993), lo cual a su vez impide realizar un ejercicio estimativo de la frecuencia reproductiva de éstas y su relación con la fecundidad y tamaño, parámetros imprescindibles a la hora de analizar las historias de vida de estos animales.

Un ejemplo de esto se obtiene al analizar los datos referidos a la hembra catalogada en este estudio como **1**. Dicha hembra se encuentra en la Agropecuaria desde los inicios del proyecto (1991) y ha anidado todos los años sin haber sido recabados los datos en los años 1992, 1993 y 1995 (ver Tabla N° 7.9).

Tabla N° 7.9
Historia de nidificación de la hembra 1 en Puerto Miranda
Período 1992 – 1998

Parámetro	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999
Tamaño de la hembra (cm)	---	---	---	---	---	---	319	---
Peso de la hembra (Kg.)	---	---	---	---	---	---	211	---
Fecha Anidación	---	---	---	---	17/2	19/2	12/2	8/2
Tamaño nidada (N° Huevos)	---	---	50	---	50	45	44	54
Largo Huevos (cm)	---	---	7,12	---	7.49	7.53	7.42	7.50
Peso Huevos (gr.)	---	---	98.8	---	115.9	109.3	108.6	109.4
Peso Nidada (gr.)	---	---	4900	---	5750	4680	4509	5.907

---- = Nidada no registrada

Como puede observarse, con los datos disponibles es imposible realizar un estimado acerca de cómo se ha desarrollado el ciclo reproductivo de esta hembra en los años que ha estado presente en Puerto Miranda.

Así pues, los únicos datos referentes al tamaño y peso son los obtenidos durante la primera estación analizada en este estudio, lo cual se debe a lo difícil que resulta el manipular animales de tallas considerables (3 metros y 200 Kg.) y a que no se dispuso en la mayoría de los casos de instrumentos de pesaje acordes con el animal.

Por otra parte, la manipulación de estos grandes reptiles en estado adulto es muy delicada, ya que pueden presentarse una serie de problemas tanto a las personas como al animal durante su captura para ser medido y pesado, ya que se ha determinado que estos reptiles, al alcanzar cierta longitud y peso, son propensos a sufrir shocks hipoglicémicos e hipercalóricos (traducidos en posteriores paros cardiacos y respiratorios) producto del estrés (Walsh, 1987). Este efecto es marcado en los animales de mayor talla y peso (sobre todo en el caso de machos dominantes).

Desgraciadamente, en la Agropecuaria se presentó un caso como el descrito anteriormente, donde el macho de mayor talla (**A**) y que intervino en la mayor parte de los cortejos y cópulas durante la primera estación reproductiva analizada

(1997 – 1998), murió presuntamente de un shock hipoglucémico después de haber sido manipulado durante media hora con la intención de trasladarlo a otra laguna reproductiva.

Al analizar los restantes datos correspondientes a las nidadas de la hembra **1**, se puede observar como desde 1996 hasta 1999, anidó en el mes de febrero (entre los días 2 y 19); presentando nidadas muy similares en los 5 años registrados, variables entre 44 y 54 huevos y no observándose una tendencia de aumento en esta a medida que transcurrieron los años.

Lo mismo se observó en cuanto al largo y peso de los huevos, así como en el peso de las nidadas, parámetros que no mostraron un incremento a medida que pasaron los años.

Por supuesto, los datos antes mostrados y analizados no permiten determinar el efecto de la edad en ellos, ya que dicha edad, está sujeta al tamaño de la hembra y esta variable no fue medida en los años anteriores al estudio. Aun así, podría inferirse que para esta hembra, el transcurso de los años desde 1994 a 1999 (6), no influyó en el tamaño y peso de la nidada, pero ésta sugerencia no puede usarse como generalización en este estudio dado que no se disponen de los datos necesarios para probarlo.

Lo mismo ocurre al analizar la frecuencia reproductiva de las hembras mantenidas en Puerto Miranda, donde por no disponerse de los datos necesarios, es imposible establecer si cada una de ellas se ha reproducido todos los años desde que se encuentran en la Agropecuaria, aun cuando fue indicado (Ing. Pedro Azuaje, comunicación personal) que las hembras denominadas como **1** y **2** han anidado todos los años desde su llegada a la Agropecuaria (1992 y 1993 respectivamente).

Complementando lo antes expresado, la frecuencia reproductiva de algunas especies de crocodílicos extraída de una recopilación realizada sobre varios

estudios (Thorbjarnarson, 1996), indican frecuencias reproductivas de 90% para *Crocodylus johnsoni*; 87,6% para *Crocodylus niloticus*; 72% para *Crocodylus acutus* y 68 % para *Alligator mississippiensis*, todas ellas registradas en la naturaleza.

Según la literatura y habiendo observado los valores presentados por la hembra 1 en Puerto Miranda, podría estimarse que una vez alcanzada la madurez sexual, las hembras ubicadas en la Agropecuaria podrían presentar un alto porcentaje de fertilidad, ya que se encuentran mantenidas en cautiverio y este hecho podría alterar dicha frecuencia, posiblemente por que en la naturaleza deben competir por machos y zonas de anidación, además de mantenerse bien alimentadas para poder reproducirse y completar el ciclo de desarrollo de los huevos, lo cual no siempre ocurre.

Finalmente, es importante acotar que para algunas especies mantenidas en cautiverio, se han reportado dobles nidadas en una misma estación, como es el caso de *Crocodylus palustris* y *Crocodylus siamensis* (IUCN, 1994; IUCN, 1995). A este respecto, en ninguna de las estaciones reproductivas analizadas en Puerto Miranda se observó este comportamiento. Esto probablemente se debe a lo corto del período de sequía en Venezuela, así como a lo largo del período reproductivo de esta especie desde que comienza el cortejo hasta que eclosionan los huevos y se dá el cuidado parental de las crías (seis meses aproximadamente).

7.8. Período de incubación

La incubación de los huevos en los distintos grupos de reptiles es de suma importancia, siendo la temperatura y humedad relativa, los dos parámetros climáticos que por lo general determinan el éxito de las nidadas. Ambos parámetros climáticos determinan en la naturaleza el desarrollo de los huevos durante el período de incubación (Webb & Cooper-Preston, 1989).

En Puerto Miranda, dicho período de incubación varió entre 87 y 92 días (promedio de 89.22 días) en la primera estación y entre 86 y 92 (promedio de 88.8 días) en la segunda no difiriendo marcadamente del reportado para ésta especie de crocodílido en cautiverio y en la naturaleza (ver Tabla N° 7.10).

Tabla N° 7.10
Duración del período de incubación para *Crocodylus intermedius* en diversas localidades.

Localidad	Duración (días)	Fuente
Hato Masaguaral (Edo. Guárico)	78 – 86	1
Río Capanaparo (Edo. Apure)	80 – 90	2
Río Cojedes	75 – 86	3
Río Cojedes	80 – 85	4
Zoocriadero UNELLEZ (Edo. Portuguesa)	78 – 85	5

1 = Thorbjarnarson & Hernandez (1993 a)

2 = Thorbjarnarson & Hernandez (1993 b)

3 = Ayarzagüena (1988)

4 = Seijas (1998)

5 = Ramo et al., (1991)

La duración del período de incubación determina en muchos casos la viabilidad de los huevos, sobre todo en la naturaleza. Esto se debe a que en ésta, los huevos se encuentran sometidos a la acción de varios de los factores climáticos antes mencionados como son la temperatura, la humedad, el viento y las precipitaciones, por lo que las hembras no tienen ningún control sobre las nidadas, aparte de la defensa que puedan realizar sobre los depredadores. Por esto es tan importante la experiencia adquirida por parte de las hembras en lo que a selección del sitio de anidación se refiere, ya que donde la construye su nido y deposita los huevos constituyen los factores más determinantes en el éxito de la nidada (Lang et al., 1989).

Este efecto no se presenta en las especies que son criadas en cautiverio, como en este estudio, ya que las variables más importantes en lo que al desarrollo de la nidada se refiere, mencionadas en el párrafo anterior fueron eficientemente controladas, debido a que los huevos correspondientes a cada una de las nidadas

fueron trasladados poco después de haber sido puestos por las hembras a la incubadora artificial.

Igualmente, este procedimiento se realizó con la intención de minimizar el porcentaje de huevos dañados o infértiles, pero por otra parte no permitió evaluar el efecto que podrían tener dichas variables ambientales en las nidadas silvestres. Es posible que de haber dejado los huevos en los nidos excavados por las hembras, las precipitaciones constantes, los largos períodos de días nublados sin radiación directa sobre el suelo, las bajas temperaturas y los depredadores pudieran acarrear la destrucción de parte o de toda la nidada, lo cual impediría los futuros trabajos de cría y liberación de los neonatos para ayudar a la preservación de la especie por medio del manejo de sus poblaciones.

De todos los parámetros climáticos antes mencionados como determinantes en el éxito de la nidada, es la temperatura la que al igual que para el resto de los reptiles, juega el papel más determinante. Así pues, se ha probado que en varias especies de reptiles, el sexo de las crías está determinado por la temperatura a la cual son incubados los huevos. Este hecho es curioso, dado que aunque en la mayoría de los vertebrados (mamíferos y aves), la determinación del sexo se presenta durante la fecundación, se ha observado que para varias especies de caimanes y cocodrilos, la temperatura de incubación determina el sexo de la cría (TSD = Temperature Sex Determination), por lo que simplemente controlando o alterando la temperatura del nido durante el desarrollo de los huevos, es posible predecir el sexo de los animales (Ferguson, 1975; Deeming, 1989).

En cocodrilos, el TSD fue reportado por primera vez en 1982 para el *Alligator mississippiensis* (Joanen, 1982). Esta publicación se basó en incubaciones artificiales de los huevos a temperaturas establecidas en laboratorios y en nidos naturales en Louisiana (USA). Altas temperaturas de 32° a 34° C indujeron a la producción de machos, mientras que bajas temperaturas entre los 28 y los 30° C indujeron a la producción de hembras. A temperaturas intermedias, se produjeron

machos y hembras en proporciones variables aleatoriamente y aproximadas a 50 %.

Hasta la fecha, el TSD ha sido reportado en ocho de las 23 especies de Crocodylidae del mundo, y aunque en las demás especies no ha sido estudiado, lo más probable es que todas las especies presenten el TSD. Para estas ocho especies estudiadas, pequeñas variaciones de temperatura del orden de los 0,5 a 1° C en la incubación, resultan en marcadas variaciones en lo que a proporciones de los sexos de una nidada se refiere. El Período crítico de la sensibilidad térmica de los embriones comienza temprano en el desarrollo y se extiende hasta casi mitad de la incubación (Lang et al., 1989; Magnuson, 1982).

Tomando en cuenta el efecto antes descrito sobre las nidadas, no es extraño que en varias especies de Crocodylidae, las proporciones de sexo de las crías sean parecidas entre machos y hembras, dado que el nido al presentar variaciones de profundidad, presenta igualmente, variaciones en la temperatura, estando los huevos que se encuentran más abajo (hacia el fondo) sometidos a temperaturas más bajas (dado que la radiación no les llega con tanta efectividad) por lo que se producirán hembras, mientras que los huevos que se encuentran en la porción superior del nido, reciben los rayos solares con más fuerza y por lo general resultan en machos (Chabreck, 1978).

Este último efecto podría haberse presentado de igual forma en las nidadas incubadas artificialmente durante la realización de este estudio, ya que al igual que en la naturaleza, el hoyo que alojó a los huevos presentó una profundidad promedio variable entre 41 y 44 cm por lo que los huevos que fueron colocados en la porción inferior de la cámara, donde las temperaturas son más bajas, podrían haber generado hembras y los que se encuentran en la porción más superficial del nido haber generado machos.

Este hecho no pudo ser comprobado en este estudio ya que por ser una especie amenazada de extinción, no es viable la realización de experimentos en lo que a temperaturas de incubación se refiere. Igualmente, es imposible sacrificar a los neonatos una vez eclosionados los huevos de forma de realizar disecciones que permitieran determinar su sexo a esa temprana edad, y relacionarlos con la temperatura a la que fueron incubados. La única forma posible y a largo plazo de determinar el sexo de estos animales y su relación con la temperatura de incubación, consistiría en marcar a los huevos al inicio del estudio de forma de determinar cuales serían colocados en la porción inferior del nido, donde las temperaturas de incubación son más bajas y cuales en las porciones superiores del nido, donde las temperaturas deberían ser más altas, sexando posteriormente a los caimanes por métodos seguros y poco estresantes cuando estos alcanzaran la edad como para ser sexadas (1 año de edad).

7.8.1. Viabilidad y fertilidad de los huevos

La fertilidad de los huevos en crocodílidos es uno de los aspectos que ha sido más estudiado en el ciclo reproductivo de estos reptiles, lo cual se debe a que la mayoría de las especies alcanzaron niveles poblacionales muy bajos debido a la explotación comercial de los años 1930 – 1960 y por ende, muchos han sido los estudios de incubación artificial de los huevos (Magnuson, 1982; Deeming & Ferguson, 1989).

Dichos estudios han permitido discernir sobre las diferencias de huevos viables (fértiles) o no, estando la viabilidad determinada por la presencia de una banda opaca visible, rodeando el huevo en forma de anillo que indica la sujeción del embrión a la superficie interior de la membrana del huevo.

Así pues, este fue el criterio utilizado en Puerto Miranda para determinar el éxito de las nidadas durante el período de incubación; o sea, la ausencia de esa banda indicó que el huevo era infertil o que se había presentado una muerte embriónica

en los primeros días de desarrollo. En ambos casos se tomó el huevo como no viable.

Aun cuando en la mayoría de los estudios analizados, una vez el huevo es considerado no viable es descartado y extraído inmediatamente, en Puerto Miranda, los huevos se dejaron durante un período mayor de tiempo, de forma de evitar posibles errores a la hora del reconocimiento de dicha banda.

Dicho procedimiento permitió determinar al final de cada período de incubación, los porcentajes de fertilidad presentados en ambas estaciones. Así pues, el porcentaje de fertilidad total en la primera estación fue de 16.2% mientras que en la segunda fue de 31,08%. Por otra parte y como se observó en los resultados, la fertilidad de los huevos por nido varió entre 0 y 38,6% en la primera estación y entre 0 y 74% en la segunda.

Para la misma especie se tienen reportes de fertilidad muy superiores a los encontrados en Puerto Miranda, siendo estos de 95 a 100% en el Río Capanaparo y 97% en el Hato Masaguaral en los últimos años (1994-1998) (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a) y de 72,4% en el zoológico de la UNELLEZ (Ramo et al., 1992). Por otro lado, los reportes de este año (1999) en Masaguaral se encuentran cercanos al 40 % (Thorbjarnarson, comunicación personal, 1999).

Por otra parte, Joanen y Mcnease (1987), indican que en condiciones naturales la fertilidad en *Alligator mississippiensis* fluctúa de 89 a 95 %, pero en cautiverio ésta puede variar entre 62 y 95%, dependiendo del tipo de alimento suministrado.

Un hecho curioso y ya descrito en apartes anteriores, donde por lo general se establece que las hembras de mayor tamaño y edad son más fértiles no se cumplió totalmente en Puerto Miranda. Así pues, durante la primera estación, si se obtuvo una correlación positiva significativa ($r = 0.79$) entre el tamaño de la hembra y el % de fertilidad, evidenciando que las más grandes resultaron las más

fértiles. Por otro lado, durante la segunda estación, dicha correlación fue débil ($r = 0.49$), ya que aun cuando casi todas las hembras de mayor tamaño resultaron más fértiles, se produjo una excepción con la hembra **5**, cuyo porcentaje en esa estación fue de 61,3% (el segundo entre las diez hembras anidadoras).

Por otro lado, al analizar individualmente de estación a estación, los niveles de fertilidad presentados por las hembras, pudo observarse que la mayoría de éstas incrementaron su porcentaje de fertilidad. Así pues, la hembra **1** presentó en ambas estaciones valores de fertilidad muy distintos entre si, siendo de 38,6% en la primera estación y 74% en la segunda. Lo mismo ocurrió con las hembras **2** y **5**, de las cuales la primera presentó 31.4 % de fertilidad en la primera estación y 61.1% en la segunda, mientras que la segunda presentó 5.12% de fertilidad en la primera estación y 61.3 % en la segunda.

Las hembras **3** y **4** presentaron valores similares de fertilidad en ambas estaciones. En el caso de la hembra **3**, se observa en la Tabla antes mostrada como en la primera estación la fertilidad alcanzo el 14,6% y en la segunda el 10,8%; mientras que en el caso de la hembra **4**, en la primera estación el valor fue de 8,6% y en la segunda de 6%.

Por su parte, la hembra **6** vio reducida drásticamente su fertilidad en la segunda estación (0%) con respecto a la primera (23%); contrario a lo que ocurrió con las hembras **8** y **9**, cuyos índices de fertilidad incrementaron marcadamente en la segunda estación con respecto a la primera. Para la hembra **8**, el valor incrementó de 0% a 12.8 %, mientras que para la hembra **9**, el valor ascendió de 0% a 30,1%.

Las variaciones en lo que a las fertilidades totales e individuales antes observadas podrían tener varios orígenes, unos relacionados con los caimanes y otros con la incubación artificial.

En el primer caso, es posible que el incremento de fertilidad en la segunda estación se deba a la reducción del estrés de las hembras por competencia sobre los machos, las zonas de anidación y el alimento. Así pues, al ser separadas las dominantes en diferentes lagunas con las subordinadas, es posible que la inhibición reproductiva de las últimas se haya reducido, lo cual permitió un mayor número de huevos fértiles.

Por otra parte, existe la posibilidad que los machos dominantes, quienes estuvieron compitiendo tan activamente durante la primera estación, hayan visto igualmente reducido su estrés competitivo por territorio y pareja, además de haberse distribuido la carga espermática en un menor número de hembras por cada macho. Esta aseveración se basa en que aun cuando existen reportes en la naturaleza en las cuales un solo macho puede fecundar a 20 hembras como es el caso de *Crocodylus niloticus* (Cott, 1961), cabe la posibilidad que los tres machos **A, B y C**, quienes resultaron los que más copularon con las hembras en la primera estación por haber estado agrupados, no hayan tenido la carga espermática suficiente para fecundar a todas las hembras. Esta hipótesis no pudo ser probada durante las actividades realizadas en este estudio.

En el segundo caso, es posible que los altos índices de huevos infértiles se haya generado por una incorrecta consistencia de la arena, ya que es difícil discernir en que estado de compactación debe mantenerse la arena que rodea y cubre al nido. Este hecho es muy importante ya que durante el período de incubación y a medida que los embriones crecen, exhalan dióxido de carbono hacia la cámara de los huevos. Este gas se reparte en dicha cámara, formando una especie de capa la cual según estudios realizados, puede que tenga la función de ablandar la cáscara de los huevos, de forma de hacerlos más finos y aumentar el tamaño de los poros a través de los cuales respirará la cría. Posteriormente a 50 - 80 días de incubación, cuando la cría comienza a pujar sobre la cascara, esta al estar ablandada se rompe para dar paso a la cría (Thorbjarnarson & Hernández, 1992).

Durante la eclosión se pudo determinar que en pocos casos, las crías fueron capaces de romper los huevos por si solas y abrirse paso en la arena, habiendo sido asistidas en esta tarea la mayor parte de las veces. Es posible que la arena se haya encontrado muy compactada o que haya sido demasiada cantidad la que rodeara a los huevos y por ende no se haya producido el intercambio gaseoso mencionado en el párrafo anterior, no permitiendo el buen desarrollo de los huevos.

Seguramente, ésta no es la única posible falla en la incubación artificial de los huevos en este trabajo, así como tampoco en muchos de los realizados con crocodílidos. Durante la incubación artificial varios pudieron ser los problemas a presentarse y por ende a generar bajas tasas de fertilidad:

Entre estas se podrían mencionar:

- Errores a la hora de coleccionar a los huevos en el nido (movimientos bruscos)
- Cambios de temperatura durante el traslado y la incubación artificial
- Cambios de humedad durante el traslado y la incubación artificial
- Cercanía de las nidadas entre sí, dadas las restringidas dimensiones de la incubadora, lo que podría acarrear problemas de hacinamiento de los huevos y aumento descontrolado de la temperatura de incubación en cada nido
- Cálculo de la profundidad a la cual se deben colocar los huevos en la incubadora artificial
- La cercanía de los huevos puede desencadenar una eclosión prematura de algunas de las crías, las cuales al escuchar a las crías más desarrolladas llaman a la madre para que las asista en la salida del nido, pueden ser incitadas a intentar salir antes del nido y por ende producir neonatos subdesarrollados y embriones faltos de desarrollo

Así pues y aun cuando se intentaron controlar todas las variables y parámetros antes expuestos, cabe la posibilidad que alguno de ellos haya contribuido a los bajos % de fertilidad obtenidos en ambas estaciones.

7.9. Período de eclosión

El período de eclosión en Puerto Miranda se presentó entre los meses de abril y mayo en ambas estaciones analizadas. Estas fechas concuerdan con las reportadas por Seijas (1994) para la misma especie en el sistema de ríos Cojedes – Sarare abarcando el período entre el 21 de abril y el 15 de mayo y por Thorbjarnarson & Hernandez (1993 I), quienes observaron que la eclosión de los huevos en el Río Capanaparo se realizó entre los meses de abril y mayo.

Por otra parte, los mismos autores reportan que las hembras ubicadas en el zoológico del Hato Masaguaral (Edo. Guárico), tienen como período de eclosión de sus nidadas los meses de mayo y junio, apuntando que las crías nacen durante la subida de las aguas.

El procedimiento de eclosión de los huevos en la incubadora artificial utilizada en este estudio fue similar al realizado por las hembras de las distintas especies en la naturaleza.

En el caso de los caimanes del Orinoco estudiados en la Agropecuaria Puerto Miranda, no se pudo observar el comportamiento de la hembra en lo que a la eclosión se refiere, ya que los huevos una vez puestos por estas en los nidos, fueron retirados y trasladados a la incubadora artificial, donde a medida que finalizaba el período considerado como probable en lo que a duración de incubación se refiere (aproximadamente 75 - 80 días), fueron revisados todos los días, de forma de determinar si las crías se encontraban vocalizando (llamando a la madre).

En los casos en que estaban vocalizando, se procedió a destapar el nido y golpear ligeramente cada uno de los huevos con el dedo de forma de determinar cual de los neonatos estaba listo para salir. Esto se hizo ya que la eclosión en estos animales es por lo general asincrónica (dados los efectos de temperatura y humedad antes mencionados), por lo que en una misma nidada, unos huevos pueden haber cumplido su ciclo de incubación y estar listos para eclosionar mientras que a otros les pueden faltar algunas horas o días (Thorbjarnarson & Rodriguez, 1992).

Al escuchar la respuesta de las crías que se encontraban listas para emerger del huevo, se tomaron estos en la mano y se les realizó una pequeña hendidura en la cascara, de forma de generar un espacio por el cual el neonato pudiera guiarse para la finalización del trabajo de eclosión. En la mayoría de los casos, las crías pudieron salir por si solas después de realizar dicha hendidura en la cascara, aun cuando existieron otras, las más pequeñas, que necesitaron de la apertura completa del huevo para poder salir de este (Ramo et al, 1992).

Como puede observarse y gracias a los reportes bibliográficos existentes (Chabreck, 1978; Garrick & Garrick, 1978; Hadley, 1969; Joanen & McNease, 1975b), las diferencias presentadas entre ambos procedimientos, el de la hembra y en la incubadora artificial presentó pocas variaciones.

7.10. Características de los neonatos

- **Correlación hembra – neonato**

El tamaño al nacer tiene importantes consecuencias en el sucesivo crecimiento, supervivencia y éxito reproductivo del individuo. Debido a que el fitness de la hembra incrementa en función de los chances de supervivencia y éxito reproductivo de las crías, dicho fitness incrementa igualmente a medida que ella invierte mas energía en las crías (Roff, 1992).

Si la energía total disponible para la reproducción esta limitada, una gran cantidad de inversión maternal para las crías se vera comprometida y por ende se producirá un descenso en la fecundidad de la hembra. Debido a que la selección natural favorece a los individuos que dejan más descendencia en futuras generaciones, la selección hacia crías más grandes se verá balanceada con un mayor número de crías pero más pequeñas (Roff, 1992).

En la naturaleza, este hecho se encuentra directamente relacionado con la duración de la longevidad del animal, el tamaño corporal, la supervivencia de los adultos y las crías, la densidad poblacional y la disponibilidad de recursos (Webb & Anthony, 1987a).

Por otro lado, en cautiverio, como es el caso de este estudio, las variables de supervivencia de las crías y el acceso al alimento no afectan en gran forma el balance antes descrito entre hembras y sus crías, ya que son controlados en el zoológico con la intención de optimizarlos y asegurar una condición física y tasas de supervivencia óptimas para las crías y los adultos progenitores.

Analizando los resultados obtenidos a este respecto en Puerto Miranda, se pudo observar que el tamaño de las crías al nacer varió muy poco entre ambas estaciones, siendo el promedio de longitud total en la primera estación fue de 27.98 cm y en la segunda de 27.35 cm. Dichos valores concuerdan con los encontrados para otras especies de crocodílidos en las que las hembras presentan similares dimensiones (Thorbjarnarson, 1996). Por otra parte, el peso de las crías varió más marcadamente que la longitud total entre ambas estaciones, siendo el promedio en la primera de 64,48 gr. y en la segunda de 70,37 gr.

Por otro lado, en las correlaciones entre la hembra y las distintas características de las crías en Puerto Miranda en ambas estaciones, se obtuvieron resultados similares ya que en ambas, no se encontró correlación significativa entre el

tamaño de la hembra (L.T en cm.) y el de las crías en ambas estaciones, así como tampoco entre el peso de las hembras y las crías, aun cuando se observó una variación apreciable entre ambas estaciones).

Si el tamaño y peso de la cría está relacionado con el estado físico de la hembra, se hubiera esperado que los resultados obtenidos hubieran dado distintos, o sea, que en la segunda estación reproductiva se hubieran dado las correlaciones, ya que en esa estación, la competencia por parte de las hembras en lo que a machos, zonas de nidificación y alimento se refiere debió reducirse con la distribución espacial de los adultos adoptada en dicha estación.

Por otra parte, el efecto antes descrito en el cual la temperatura de incubación tiene gran relevancia en el desarrollo de la cría (Webb & Cooper - Preston, 1989), no debería haber variado entre ambas estaciones, pues una vez colectados los huevos, la temperatura a la cual fueron incubados no varió entre ambas estaciones (30°C en la primera y 30.4°C en la segunda).

Al intentar explicar las diferencias individuales encontradas para las hembras entre ambas estaciones analizadas, se observan diferencias apreciables, ya que aun cuando la hembra 1 (de mayor tamaño) generó las crías más grandes (28,37 cm) en promedio en ambas estaciones, se pudo observar que en la primera las hembras 2, 4 y 5 generaron crías más pequeñas (promedios variables entre 25,85 y 27,29 cm) que las hembras de menor tamaño como fueron las 9 y 11, quienes generaron crías de 27,96 y 27,68 cm respectivamente. En la segunda estación reproductiva, las hembras 4 y 5, quienes junto a la hembra 1 habían sido quienes engendraron crías más grandes en la primera estación, presentaron las crías más pequeñas de todas (en promedio). Es posible que varias de las correlaciones que no resultaron significativas, aun siendo positivas se hayan visto influenciadas por el bajo tamaño muestral (n), pudiendo haber aumentado llegar a un nivel de $p < 0.05$ en ciertos casos. Claro esta, los valores obtenidos son representativos de los análisis realizados y el "n" utilizado.

En cuanto al peso de las crías, las diferencias individuales encontradas fueron menos numerosas, siendo únicamente la hembra 5, quien generó crías con diferencias de casi 10 gr. entre ambas estaciones.

Estos resultados son inversos a lo reportado en la literatura, en la cual se postula que en especies iteróparas como ésta, el tamaño de las crías esta correlacionado positiva y significativamente con el de las hembras, ya que al producir crías más grandes, estas alcanzarán la madurez sexual más rápidamente y presentar un nivel de fecundidad mayor que las crías más pequeñas. Por otro lado, las crías más grandes presentan mayor flexibilidad en lo que ítems a depredar se refiere que las más pequeñas, siendo más competitivas por el alimento que estas (Stearns, 1992).

Igualmente, las crías más grandes son menos propensas a la depredación, lo cual es muy importante en una especie como el caimán del Orinoco, el cual se desenvuelve en ambientes terrestres y acuáticos, y donde el número de depredadores en las etapas de neonato y juvenil es alto, incluyendo a peces, reptiles aves y mamíferos.

• **Correlación macho – neonato**

En el caso de los machos, tendería a pensarse que al ser una especie poligínica y competir activamente por el acceso a las hembras, los vencedores en dichas competencias y por ende los que ocuparán los puestos más altos en el escalafón jerárquico obtienen una ventaja sobre el resto, ya que de esa forma perpetuaran sus genes con mayor frecuencia.

En Puerto Miranda, se cumplió el que los machos dominantes accedieron con más frecuencia a las hembras que los subordinados y realizaron un mayor número de copulas, por lo que se tendería a pensar que la mayoría de las crías producidas

provendrían de estos machos y que los más grandes producirían crías más grandes.

Este hecho solo se pudo definir entre algunos de los machos dominantes durante la segunda estación, ya que en la primera, en la cual la mayoría de los caimanes (16), tanto machos como hembras fueron mantenidos agrupados, no se pudo determinar la paternidad de las crías, para lo cual hubiera sido necesaria la realización de una corrida genética que permitiera determinar el emparentamiento entre machos y crías (DNA finger printing por ejemplo).

Lo antes mencionado se debe a que aun cuando fueron los machos dominantes quienes copularon más veces con las hembras, habiéndose podido extraer el número de cópulas con cada una y por ende pudiéndose calcular las probabilidades de fecundación de estas por cada macho, existen varios aspectos, tanto comportamentales como fisiológicos y morfológicos que impiden realizar dichos análisis. El más importante de ellos es la Teoría de competencia espermática (Dixson, 1993).

Esta teoría postula que entre los machos de una misma especie, existen diferencias en las células espermáticas, tanto en estructura como en velocidad (largo de la cola) que pueden determinar cual de los machos será el progenitor de las crías (Dewsbury, 1982). Este hecho puede haberse presentado en Puerto Miranda, en ambas estaciones, posiblemente siendo más marcado en la primera, en la cual 16 animales interactuaron.

Un ejemplo de ello puede obtenerse al observar que el macho **A** fue, durante la primera estación, quien realizó el mayor número de copulas con las hembras (37%). Según reportes del gerente de la Agropecuaria y el personal que allí labora, fue el mismo macho durante los últimos 4 años, quien había ocupado el liderazgo en la laguna, cortejando y copulando más hembras que los otros machos. Este hecho permitiría estimar que fue probablemente quien engendró un mayor número

de crías en la primera estación, más aun cuando en la literatura se reporta (Cott, 1961; Thorbjarnarson, comunicación personal, 1998) que un macho dominante adulto de otras especies (*Crocodylus niloticus*) posee la carga espermática suficiente como para fecundar a 20 hembras.

Como se dijo anteriormente este hecho es factible más no seguro, ya que la competencia espermática presentada en esa estación posiblemente pudo actuar a favor de otros machos de menores dimensiones, (dominantes de menor rango o subordinados), cuyos espermatozoides hayan sido más viables.

Paralelo a lo antes expuesto, se debe tomar en cuenta que existen estrategias desplegadas por parte de las hembras (selección) en lo que a ser fecundadas se refiere, dependiendo del grado de aceptación que desarrollen hacia el macho. Un ejemplo es el efecto que tiene la acidez del tracto reproductivo de esta (Birkhead, 1989), el cual determina cuales células llegan al huevo, así como también el almacenamiento de esperma de varios machos y el control realizado por la hembra sobre el período de ovulación. En este caso juega un papel muy importante el orden de precedencia de los machos, o sea, quien copula primero y quien después.

En Puerto Miranda, las posibles relaciones entre machos y crías se analizaron en la segunda estación y únicamente para los machos **B,C,D** y **E**, ya que el resto de los machos (**G,H** e **I**) fueron mantenidos en grupos y por lo tanto se presentaron las mismas dificultades referidas a la primera estación.

Así pues, se pudo determinar que los machos **B** y **C**, de mayor tamaño que **D** y **E** generaron crías más grandes (Largo Total en cm.), aun cuando la correlación obtenida no resultó significativa ($p = 0.18$). Contrario a esto, no se obtuvo correlación significativa entre el peso de los machos y el de las crías, siendo el valor de $p = 0.77$. Los resultados no coinciden con lo reportado en la literatura, ya

En la naturaleza, este comportamiento es por lo general realizado por las hembras, siendo muy pocos los reportes de machos realizando defensa de las nidadas o las crías.

Al igual que el cuidado parental varía interespecíficamente, puede variar intraespecíficamente, dado que las hembras pueden cuidar más o menos a la nidada y a las crías como tal, respondiendo de diferente forma a diferentes depredadores o estímulos (Deitz & Hines, 1980).

Poco se conoce acerca de la defensa del nido por parte de las hembras de caimán del Orinoco en la naturaleza. Son muchos los posibles depredadores de los huevos, como es el caso los Oripopos (*Coragyps atratus*), el mato de agua (*Tupinambis teguixin*), el zorro gris (*Cerdocyon thous*) y el zorro cangrejero (*Procyon cancrivorus*) entre otros (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a).

En la naturaleza, no se conocen casos de defensa de los huevos contra humanos, aun cuando los indígenas de diferentes etnias y criollos de ciertas regiones de Venezuela colectan los huevos para su consumo.

Por otro lado, esta especie y la mayoría de las 23 pertenecientes al grupo de los crocodílidos defienden activamente sus nidadas en cautiverio, tanto contra el hombre como depredadores de menores tallas. Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a) reportan que la mayoría de las hembras mantenidas en el zoológico del Hato Masaguaral defienden activa y agresivamente sus nidos contra el hombre.

Este hecho concuerda con los resultados encontrados en este estudio, donde se observó una defensa marcada de la mayoría de las hembras cuando fueron colectadas las nidadas por humanos o cuando se acercaron otros caimanes al nido.

En el caso de la colecta de las nidadas por humanos, 8 de las 10 hembras mantenidas en Puerto Miranda defendieron sus nidos, y dicha defensa variaron individualmente en lo que a intensidad se refiere, siendo por lo general las hembras más grandes y experimentadas las que exhibieron un comportamiento más agresivo, llegando al punto de subirse sobre el nido y permanecer a la defensiva por un período de tiempo considerable.

En muy pocos casos realizaron los machos dicho comportamiento defensivo de las nidadas, lo cual es igualmente reportado por Thorbjarnarson & Hernández (1993 b) para el Hato Masaguaral.

Al comparar el comportamiento desplegado por machos y hembras hacia los humanos en ambas estaciones, se pudo observar que no existieron diferencias marcadas entre ellas.

Por otra parte, en Puerto Miranda se evidenció el hecho ya reportado que las hembras de caimán del Orinoco y de las restantes especies de crocodilidos en general actúan de forma agresiva sobre sus congéneres cuando cualquiera de los sexos se acerca a la zona de nidificación o a las crías. Así pues, fueron varios los eventos agresivos y confrontaciones presentadas entre las hembras anidadoras y los machos u otras hembras que se acercaban a sus nidos, siendo esta actitud más marcada contra los machos que contra las hembras.

Así pues, excluyendo a la hembra **3**, durante la primera estación, las hembras de mayor tamaño, quienes habían defendido el nido más activamente contra humanos, fueron igualmente quienes lo hicieron en forma más agresiva contra otros caimanes sin importar el sexo de estos, mientras que en la segunda estación, fueron las hembras **6** y **9** las más agresivas. Esto se debe a la nueva disposición espacial de los animales adoptada en la segunda estación, donde existía un menor número de hembras interactuando juntas en la gran laguna.

El cuidado parental desplegado por el caimán del Orinoco en Puerto Miranda resultó similar al realizado por esta y otras especies de crocodilidos ya estudiados (Gorzula, 1985; Ayarzagüena, 1983). Dicho comportamiento probablemente juegue un papel determinante en la supervivencia de los huevos y crías en la naturaleza y por ende en el éxito reproductivo de los adultos, ya que al cuidar las nidadas permiten el buen desarrollo de los huevos, pues los depredadores, al excavar en el nido no solo pueden tomar los huevos, lo cual a excepción del hombre, por lo general dañan entre 2 y 10, dependiendo de la talla del depredador, sino que el resto de los huevos se ven afectados por el cambio de temperatura y humedad ocurrido.

Por otro lado, aun cuando no fue estudiado el comportamiento de cuidado parental sobre las crías en este trabajo, por razones ya explicadas a lo largo de este capítulo, se conoce que con dicho comportamiento, las hembras consiguen que un mayor número de crías alcance tallas de juveniles, reduciéndose enormemente el abanico de posibles depredadores, así como expandiéndose el de presas potenciales.

de crías en la primera estación, más aun cuando en la literatura se reporta (Cott, 1961; Thorbjarnarson, comunicación personal, 1998) que un macho dominante adulto de otras especies (*Crocodylus niloticus*) posee la carga espermática suficiente como para fecundar a 20 hembras.

Como se dijo anteriormente este hecho es factible más no seguro, ya que la competencia espermática presentada en esa estación posiblemente pudo actuar a favor de otros machos de menores dimensiones, (dominantes de menor rango o subordinados), cuyos espermatozoides hayan sido más viables.

Paralelo a lo antes expuesto, se debe tomar en cuenta que existen estrategias desplegadas por parte de las hembras (selección) en lo que a ser fecundadas se refiere, dependiendo del grado de aceptación que desarrollen hacia el macho. Un ejemplo es el efecto que tiene la acidez del tracto reproductivo de esta (Birkhead, 1989), el cual determina cuales células llegan al huevo, así como también el almacenamiento de esperma de varios machos y el control realizado por la hembra sobre el período de ovulación. En este caso juega un papel muy importante el orden de precedencia de los machos, o sea, quien copula primero y quien después.

En Puerto Miranda, las posibles relaciones entre machos y crías se analizaron en la segunda estación y únicamente para los machos **B,C,D** y **E**, ya que el resto de los machos (**G,H** e **I**) fueron mantenidos en grupos y por lo tanto se presentaron las mismas dificultades referidas a la primera estación.

Así pues, se pudo determinar que los machos **B** y **C**, de mayor tamaño que **D** y **E** generaron crías más grandes (Largo Total en cm.), aun cuando la correlación obtenida no resultó significativa ($p = 0.18$). Contrario a esto; no se obtuvo correlación significativa entre el peso de los machos y el de las crías, siendo el valor de $p = 0.77$. Los resultados no coinciden con lo reportado en la literatura, ya

En la naturaleza, este comportamiento es por lo general realizado por las hembras, siendo muy pocos los reportes de machos realizando defensa de las nidadas o las crías.

Al igual que el cuidado parental varía interespecíficamente, puede variar intraespecíficamente, dado que las hembras pueden cuidar más o menos a la nidada y a las crías como tal, respondiendo de diferente forma a diferentes depredadores o estímulos (Deitz & Hines, 1980).

Poco se conoce acerca de la defensa del nido por parte de las hembras de caimán del Orinoco en la naturaleza. Son muchos los posibles depredadores de los huevos, como es el caso los Oripopos (*Coragyps atratus*), el mato de agua (*Tupinambis teguixin*), el zorro gris (*Cerdocyon thous*) y el zorro cangrejero (*Procyon cancrivorus*) entre otros (Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a).

En la naturaleza, no se conocen casos de defensa de los huevos contra humanos, aun cuando los indígenas de diferentes etnias y criollos de ciertas regiones de Venezuela colectan los huevos para su consumo.

Por otro lado, esta especie y la mayoría de las 23 pertenecientes al grupo de los crocódilidos defienden activamente sus nidadas en cautiverio, tanto contra el hombre como depredadores de menores tallas. Thorbjarnarson & Hernández, 1993 a) reportan que la mayoría de las hembras mantenidas en el zoológico del Hato Masaguara defienden activa y agresivamente sus nidos contra el hombre.

Este hecho concuerda con los resultados encontrados en este estudio, donde se observó una defensa marcada de la mayoría de las hembras cuando fueron colectadas las nidadas por humanos o cuando se acercaron otros caimanes al nido.

CAPITULO VIII. CONCLUSIONES

- El tamaño corporal en el caimán del Orinoco, al igual que en las distintas especies de crocódilidos tiene marcada influencia en el éxito y comportamiento reproductivo de la especie, estando directamente relacionado con sus sistema de apareamiento y las habilidades de competencia y pelea por territorios y parejas.
- En este estudio se pudo determinar que existe en ambos sexos, una correlación positiva y significativa entre la longitud corporal y el peso de los caimanes adultos.
- El dimorfismo sexual más evidente en este estudio se encuentra asociado al tamaño corporal, donde los machos alcanzan tallas superiores en cuanto a peso y longitud que las hembras.
- El pico de mayor actividad territorial para los machos en Puerto Miranda fue entre el 21 de Octubre y el 13 de Diciembre y para las hembras entre el 14 de Noviembre y el 26 de Diciembre, coincidiendo con la época de sequía de la región.
- En ambas estaciones, se observó una jerarquía de dominancia, tanto en machos como hembras. Dicha dominancia encontrada estuvo referida al tamaño, peso y agresividad de los individuos, donde, los que reunieron éstas características en forma exagerada por lo general ocuparon los niveles más altos de dicha jerarquía (en ambas estaciones).
- El comportamiento de territorialidad varió individualmente entre ambas estaciones tanto para machos como para hembras, dependiendo del numero total de animales y de la presencia de dominantes en el grupo.

- La agresión intraespecífica entre los caimanes parece jugar un importante papel regulador de muchos aspectos de la reproducción de estos animales.
- Las hembras de caimán del Orinoco compiten territorialmente durante la época de anidación en forma más agresiva y frecuente que durante el resto de la estación reproductiva.
- El caimán del Orinoco, al igual que las restantes especies de crocodílidos, presentó en Puerto Miranda un sistema de apareamiento poligínico, donde los machos se aparearon con más hembras que otros, dependiendo esto de su rango jerárquico.
- El pico de mayor actividad de cortejo para los machos fue entre el 28 de Octubre y el 13 de Diciembre, mientras que para las hembras fue entre el 14 de Noviembre y el 26 de Diciembre.
- En Puerto Miranda, los machos de caimán del Orinoco iniciaron eventos de cortejo con más frecuencia que las hembras en ambas estaciones.
- Tanto machos como hembras dominantes realizaron despliegues de cortejo con más frecuencia que los subordinados, y dichos cortejos fueron dirigidos a otros animales dominantes con más frecuencia que a los subordinados.
- La frecuencia e intensidad con que se realizaron los despliegues de cortejo estuvo asociada a la densidad por laguna, siendo más frecuentes e intensos en la primer estación, en la que los animales se encontraron agrupados.
- Los comportamientos desplegados para el establecimiento de territorios y cortejo se encuentran asociados y consisten en una serie de claves acústicas, visuales y táctiles, todas ellas ya reportadas para ésta y otras especies de crocodílidos y que son consideradas como comportamientos estereotipados

desplegados con la finalidad de transmitir información a nivel intra e intersexual.

- En ambos casos, tanto para machos como hembras, se determinó que prevalecieron las mismos cuatro (4) claves de cortejo respecto al total de estas (13).
- Los machos realizaron cuatro (4) comportamientos de cortejo que nunca fueron desplegados por las hembras.
- Los despliegues acústicos fueron realizados con más frecuencia que los visuales o táctiles, sobre todo durante la segunda estación reproductiva.
- El pico en la etapa de cópula se presentó aproximadamente 2 a 2 ^{1/2} meses antes de la nidificación (final de octubre y principios de noviembre)
- Prevalció la jerarquía en lo que a frecuencia de copulas se refiere entre los machos más no entre las hembras, sobre todo durante la primer estación analizada en la que estuvieron agrupados la mayoría de los caimanes.
- No se observaron diferencias marcadas en la cronología de anidación entre ambas estaciones, presentándose el pico entre el 6 y el 23 de febrero.
- Las hembras compitieron activamente por las zonas de anidación, sin observarse una correlación significativa entre este parámetro y la jerarquía y sin observarse igualmente diferencias entre ambas estaciones analizadas.
- El procedimiento de puesta observado en Puerto Miranda es similar al reportado para las distintas especies de crocodílidos que construyen nidos en la arena o tierra.

- La profundidad de los nidos se encontró correlacionada con el tamaño de la hembra en ambas estaciones.
- El tamaño de la nidada (N° de huevos) en ambas estaciones es similar al reportado para esta y otras especies de tallas equivalentes, no así la masa de los huevos (menor que lo reportado).
- Las hembras más grandes no resultaron siempre las más fecundas (mayor número de huevos por nidada) lo cual es contradictorio a lo reportado en la mayoría de las especies de crocódilidos.
- Solo el tamaño y peso de las nidadas así como el tamaño y peso de los huevos estuvieron correlacionados significativamente en este estudio.
- El presente estudio no dió soporte alguno a la idea de los balances entre el tamaño de la nidada y los huevos.
- Los porcentajes totales e individuales de fertilidad aumentaron en la segunda estación como producto de la nueva distribución de los caimanes.
- No se observó una correlación positiva y significativa entre el tamaño de las hembras y la fertilidad de éstas en ambas estaciones analizadas.
- El tamaño de las crías al nacer varió muy poco entre ambas estaciones, mientras que el peso de estas varió marcadamente, incrementando en la segunda.
- No se observó correlación significativa entre el tamaño y peso de los machos y el de las crías engendradas por estos.

- El peso de los huevos y el de las crías no se encontraron correlacionadas en ninguna estación.
- El caimán del Orinoco presentó un marcado cuidado parental, sobre todo en las hembras, lo cual concuerda con la mayoría de las especies de crocodílidos.

CAPITULO IX. RECOMENDACIONES

- El tamaño muestral (N° de caimanes adultos) con el que se trabajo en este estudio puede catalogarse como bajo, lo cual usualmente ocurre cuando se trabaja con grandes vertebrados, por lo que en el futuro, seria conveniente contar con más machos y hembras adulto con los cuales realizar el mismo tipo de análisis.
- En el futuro es indispensable llevar un registro del crecimiento (talla y peso) de las crías engendradas en ambas estaciones y de la edad a la cual alcanzan la madurez sexual, lo cual se lograría manteniendo un cierto número de crías en Puerto Miranda y realizándoles un seguimiento continuo.
- Es conveniente realizar un estudio similar con la misma especie en la naturaleza, de forma de determinar si existen variaciones en los comportamientos observados con respecto al cautiverio; de esta forma se podría conocer en que forma afecta dicha condición (cautiverio) al comportamiento reproductivo de la especie.
- Es indispensable continuar las labores de cría en cautiverio realizadas en Pto. Miranda, haciendo especial hincapié en la etapa de incubación artificial, ya que de esta depende en gran parte el éxito de reintroducción y recuperación de la especie. Esto se lograra perfeccionando el proceso de recolección e incubación de los huevos, lo cual posiblemente se traduzca en un aumento en el bajo numero de crías obtenidas por estación, respecto al numero total de huevos puestos por estas.

- Aun cuando en la segunda estación analizada se pudo determinar la paternidad de cuatro nidadas, en los casos en que un macho se encontraba agrupado con una o dos hembras, en el futuro, se deben realizar pruebas genéticas (Fingerprinting) de paternidad entre las crías obtenidas y los machos cuando estos se encuentren en la condición de agregados, de forma de poder evaluar las diferencias en el éxito reproductivo (N° de crías generadas) y su relación con los rangos jerárquicos en el grupo.
- Es prioritario para la Agropecuaria Puerto Miranda, el conseguir fondos ya sea de entes gubernamentales como privados para ampliar y mejorar las condiciones de las lagunas en las cuales son alojados los caimanes adultos con vistas a incrementar la capacidad de mantenimiento de reproductores en el zocriadero y a conseguir un mayor número de crías anualmente con las cuales implementar los programas de liberación.
- La totalidad de los resultados obtenidos en este estudio solo conforman una pequeña parte de los datos recabados acerca de la biología y ecología de una especie amenazada como el caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*), cuyas poblaciones, hoy día, aun con los programas de zocria y repoblación existentes ve comprometida su futura supervivencia a corto plazo. Por esta razón es indispensable el ampliar la base de conocimientos acerca de esta especie, sobre todo en lo relativo a su biología reproductiva y aspectos de la historia de vida de estos reptiles, materias necesarias para la creación de planes de manejo y restauración de poblaciones naturales.

CAPITULO X. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Arteaga, A; Seijas, A.E; Chavez, C y Thorbjarnarson, J. 1993. Status and Conservation of the Orinoco Crocodile: An Update. Fundación para la Defensa de la Naturaleza. Caracas.
- Ayarzagüena, J. 1983. Ecología del caimán de anteojos o baba (*Caiman crocodilus*) en los llanos de Apure (Venezuela). DOÑANA Acta Vertebrata. Vol. 10-3.
- Ayarzagüena, J. 1988. Conservación del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela, Partes I y II: Río Cojedes. FUDENA / Fundación La Salle / Estación Biológica de Doñana, Sevilla..
- Begon, M; Harper, J.L y Townsed, C.R. 1997. Ecología, Individuos, Poblaciones y Comunidades. Tercera Edición. Editorial Omega, Barcelona.
- Birkhead, T.R.1989. The intelligent sperm?. A concise review of sperm competition. Journal of Zoology (London) 218: 347-351.
- Bluweiss, L; Fox, H; Kudzma, V; Nakashima, D; Peters, R. y Sams, S. 1978. Relationships between body size and some life history parameters. Oecologia 37: 257-272.
- Brazaitis, P. 1973.The identification of living crocodylians. Zoologica 58: 59 - 101.
- Brockelman, W. Y. 1975. Competition, the fitness of offspring and optimal egg size. The American Naturalist. 109: 677-699.

- Campbell, H. W. 1972. Ecological or phylogenetic interpretations of crocodilian nesting habits. *Nature*. 238: 404-405.
- Castaño, V y Rugeles, M. 1980. Estudio comparativo de dos especies de morrocoy: *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata* y aspectos comparables de su morfología externa. *Cespedesia*. 15: 55 – 122.
- Chabreck, R. H. 1967. Methods of determining the size and composition of alligator populations in Louisiana. *Proc. Ann. Conf. Southeast. Assoc. Game and Fish Comm.* 20:105-112.
- Chabreck, R, H., y Joanen, T. 1979. Growth rates of American alligators in Louisiana. *Herpetologica* 35: 51-57.
- Chabreck, R.H. 1978. Collection of American alligator eggs for artificial incubation. *Wildl.Soc.Bull.* 6: 253 – 256
- Cockburn, A.1991. An introduction to evolutionary ecology. Blackwell Scientific Publication. 150 – 193, Oxford.
- Conover, W.J. 1971. *Practical Nonparametric Statistics*. 2a Edición Wiley, N.Y.
- Coutinho, M y Campos, Z. 1996. Effect of habitat and seasonality on the densities of caiman in southern Pantanal. *Brazil Journal of Tropical Ecology*. 12: 741 – 747.
- Cott, H. B. 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and northern Rhodesia. *Trans. Zool. Soc. London* 29: 211-356.

- Coulson, T.D; Coulson R.A y Hernández, T. 1973. Some observations on the growth of captive alligators. *Zoologica*. 58: 45 - 52.
- Davies, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behavior. En: *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach* (J.R.Krebs & N.B.Davies eds), pp 317-350. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- David, D. N.1994. Harvesting wild crocodilians: Guidelines for developing a sustainable use program. pp.274 - 309. En: *Crocodiles. Proc. 12th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Deeming, D.C. y Ferguson, M.J. 1989. The mechanism of Temperature Dependent Sex Determination in Crocodilians: A Hypothesis. *Amer. Zool.* 29: 973 - 985.
- Deitz, D. C. y Hines, T.C. 1980. Alligator nesting in north-central Florida. *Copeia*. 1980: 249-258.
- De Voss, A. 1982. A manual of crocodile conservation and management in India. *Crocodile Breeding and Management Project*. FAO. India. pp 100.
- Dewsburry, D.A.1982. Ejaculate cost and male choice. *The American Naturalist* 119 (5): 601-610.
- Dixon,A.F. 1995. Sexual selection, sperm competition and the evolution of sperm length. *Folia Primatologica* 61: 221-227.
- Elgar, M. A. y Heaphy, L. J. 1989. Covariation between clutch size, egg weight and egg shape: comparative evidence for chelonians. *J. Zool.* 219: 137-152.

- Fergusson, A. 1990. El aprovechamiento de la fauna silvestre en Venezuela. Cuadernos Lagoven.
- Ferguson, M. W. 1985. The reproductive biology and embryology of the crocodilians. pp. 329-491. En C. Gans, F. S. Billet, and P. F. A. Maderson (Eds.), *Biology of the Reptilia*. 14. Development A. John Wiley and Sons, New York.
- Ferguson, M. W.J. 1987. Post-laying stages of embryonic development in crocodilians. pp. 427 - 444. En Webb, G., C. Manolis, and P. Whitehead (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Ferguson, M.W y Joanen T. 1975. Temperature dependent sex determination in *Alligator mississippiensis*. *J. Zool. (London)*. 200: 143 - 177.
- Ferguson, M.W. y Joanen, T. 1982. Temperature of egg incubation determines sex in *Alligator mississippiensis*. *Nature*. 296: 850-853.
- Foggin, Christopher M. 1987. Diseases and disease control on crocodile farms in Zimbabwe. pp. 351-362. En: Webb, G; Manolis, C and Whitehead, P (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia.
- Franz, R; Stewart, R. y Puckett, C. 1985. Discovery of a population of Orinoco crocodile *Crocodylus intermedius* in southern Venezuela. *Biological Conservation*. 32: 137-147.

- FUDENA. 1993. Relatoria de la primera reunión del grupo de especialistas en cocodrilos de Venezuela. Problemática del caimán del Orinoco. FUDENA, Caracas.
- FUDENA. 1994. Recovery Plan for the Orinoco crocodile in Venezuela 1994 - 1999. FUDENA, Caracas.
- FUDENA. 1995. Relatoria de la tercera reunión del grupo de especialistas en cocodrilos de Venezuela. Problemática del caimán del Orinoco. FUDENA, Caracas.
- Garrick, L.D. 1974. Vocalizations of adult American alligators. *Herpetológica* 31: 26 - 31.
- Garrick, L.D. 1975a. Love among the alligators. *Animal Kingdom*. 78 (2): 2 - 8.
- Garrick, L.D. 1975b. Alligator courtship. *American Zoologist* 15 (3): 813.
- Garrick, L.D. y Garrick, R.A. 1978. Temperature influences on hatching *Caiman crocodilus* distress calls. *Physiological Zoology*. 51: 105 - 113.
- Garrick, L.D. y Herzog, H.A. 1978. Social signals of adult American alligators. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 160: 155 - 191.
- Garrick, L.D. y Lang, J.W. 1977. Social signals and behaviors of adult American alligators. *American Zool.* 17: 225 - 239.

- Godshalk, R.E. 1982. Status and conservation of *Crocodylus intermedius* in Venezuela. IUCN.
- Gorzula, S. 1978. An ecological study of *Caiman crocodilus crocodilus* inhabiting savanna lagoons in the Venezuelan Guayana. *Oecología*. 35: 21 – 34.
- Gorzula, S. 1985. Are caimans always in distress. *Biotropica*. 17: 343 – 344.
- Gorzula, S. 1987. The management of crocodilians in Venezuela. Pp. 91 – 101. En: Webb, G., Manolis, C and Whitehead, P (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia.
- Gorzula, S y Rendop, D. 1979. Ecología del *Caiman crocodilus* en la Guayana venezolana. CONICIT.
- Gould, J.L y Gould, C.G. 1997. Sexual selection. Mate choice and courtship in nature. *Scientific American Library*. Segunda Edición. New York
- Greer, A. E. 1970. Evolutionary and systematic significance of crocodilian nesting habits. *Nature* 227: 523-524.
- ————. 1975. Clutch size in crocodilians. *J. Herpetol.* 9: 319 - 322.
- Grupo de Especialistas en Cocodrilos de la Comisión de Supervivencia de las Especies IUCN. 1991. Crianza de cocodrilos. Información de la literatura científica.

- Hadley, D. 1969. Breeding a crocodile in Livingstone Game Park. Occ.Pap.Dept. Game Fisheries (Zambia) 51: 226 - 228.
- Hines, T.C. 1968. Alligator research in Florida: A progress report: Proc. 22nd Annu. Conf. Southeastern Ass. Game and Fish Comm. 1968. Game and Fresh Water Fish Comm. 15pp.
- Huber, O y Alarcón, C. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. MARNR - BIOMA, Caracas.
- Hunt, R.H. 1973. Breeding Morelet crocodile (*Crocodylus moreletii*) at Atlanta Zoo. International Zoo Yearbook. 13: 3 - 11.
- Hunt, R.H. 1975. Maternal behavior in the Morelet's crocodile: *Crocodylus Moreletii*. Copeia. 24: 763 - 764.
- IUCN. 1991. Zoocría de los crocodylia. Memorias de la 1^a reunión regional del CDG. IUCN. Gland.
- IUCN. 1994a. Reproducción del cocodrilo de Morelet (*Crocodylus moreletii*) en cautiverio (México). Crocodile Specialist Group. 13: 19 - 20.
- IUCN. 1994b. Reproducción del gavial (*Gavialis gangeticus*) en Nepal. Crocodile Specialist Group. 13: 7 - 8.
- IUCN. 1994c. Reproducción del falso gavial (*Tomistoma schlegelii*) en Borneo. Crocodile Specialist Group. 16: 12 - 14.
- IUCN. 1995a. Cría del falso gavial (*Tomistoma schlegelii*) en cautiverio. Crocodile Specialist Group. 14: 8 - 19.

- IUCN. 1995b. Cría en cautiverio del aligador chino (*Alligator sinensis*). Crocodile Specialist Group. 14: 9 - 10.
- IUCN. 1995c. Doble nidificación del cocodrilo siamés (*Crocodylus siamensis*). Crocodile Specialist Group. 14: 7 - 8.
- Jacobsen, T y Kushlan, J.A. 1986. Alligator nest flooding in the southern Everglades: a methodology for Management. pp. 153-166. En Crocodiles. Proc. 7th Working Meeting. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group. IUCN, Caracas.
- Janzen, F. J. 1993. An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles. Ecology. 74:332-341.
- Jenkins, R.W.G. 1987. The world conservation strategy and CITES: Principles for the management of crocodilians. pp. 27-31. En: Webb, G., Manolis, C and Whitehead, P. (Eds.). Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia.
- Jenkins, R.W. 1993. Sustainable Use of Crocodilians - Conservation benefits. En: Crocodiles. Proc. 2nd Regional Meeting of the CSG, Darwin, Australia. IUCN -The World Conservation Union Gland, Switzerland. NT Government Printers, Palmerston, Australia.
- Joanen, T. 1969. Nesting ecology of alligators in Louisiana. Annual Conference of the Southeastern Association of Game and Fish Commissioners. 141 - 151.
- Joanen, T y McNease, L. 1971. Time to egg deposition for the American alligator. Proc. Ann. Conf. S.E. Assoc. Fish & Wildl. Agencies. 33: 15 - 19.

- Joanen, T. y McNease, L. 1975a. Notes on the reproductive biology and captive propagation of the American alligator. Proc. 29th Ann. Conf. Southeast. Assoc. Game Fish Comm. pp 407 - 415.
- Joanen, T. y McNease, L. 1975b. Louisiana's alligator research program. Louisiana Department of Wildlife and Fisheries.
- Joanen, T y McNease, L. 1978. The cloaca sexing method for immature alligators. Proc. Ann. Conf. S.E. Assoc. Fish & Wildl. Agencies. 32: 179 -181.
- Joanen, T. y McNease, L. 1980a. Management of the alligator as a renewable resource in Louisiana. Louisiana Department of Wildlife and Fisheries.
- Joanen, T. y McNease, L. 1980b. Classification and population status of the American alligator. Louisiana Department of Wildlife and Fisheries.
- Joanen, T. y McNease, L. 1981a. Nesting chronology of the American alligator and factors affecting nesting in Louisiana. Louisiana Department of Wildlife and Fisheries.
- Joanen, T. y McNease, L. 1981b. Captive propagation of alligators in Louisiana. Louisiana Department of Wildlife and Fisheries.
- Joanen, T. y McNease, L. 1982. Alligator farming, current status and research needs. Louisiana Department of Wildlife and Fisheries.

- Joanen, T y McNease, L. 1991. Crocodiles and alligators. Alligator Farming Research in Louisiana, U.S.A. Wildlife Management. Chapter 32. pp 328 - 340.
- Jones, F.K. 1965. Techniques and methods used to capture and tag alligators in Florida. Florida game and Fresh Water Fish Commission.
- Krebs, J.R y Davies, N.B. 1993. An introduction to behavioral ecology. Tercera Edición. Blackwell Science Ltd. 420pp, Oxford.
- Lance, V. A. 1989. Reproductive cycle of the American alligator. Amer. Zool. 29: 999-1018.
- Lang, J.W. 1976a. Amphibious behavior of *Alligator mississippiensis*: Roles of a Circadian Rhythms and Light. Science, Vol. 191: 575 - 577.
- Lang, J.W. 1976b. American crocodile courtship. American Zoologist. 16: 197 - 199.
- Lang, J.W. 1977. Thermoregulatory behavior of adult American alligators. American Zoologist 15: 797 - 799.
- Lang, J.W; Andrews, H y Whitaker, R. 1989. Sex determination and sex ratios in *Crocodylus palustris*. American Zoologist. 29: 935 - 952.
- Lee Rue, L. 1994. Alligators & Crocodiles. A portrait of the animal world. SMITHMARK Publishers Inc.
- Lutz, P. y Dunbar - Cooper, A. 1984. The nest environment of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). Copeia 1984:153-161.

- Magnusson, W. E. 1982. Mortality of eggs of the crocodile *Crocodylus porosus* in Northern Australia. J. Herpetol. 16:121-130.
- Magnusson, W. E. 1989. *Paleosuchus*. pp.101-109. In Crocodiles: Their Ecology, Management and Conservation. A Special Publication of the IUCN ISSC Crocodile Specialist Group. IUCN Publ. New Series, Gland, Switzerland.
- Magnusson, W. E y Lima, A. 1991. The ecology of a cryptic predator, *Paleosuchus trigonatus*, in a tropical rainforest. J. Herpetol. 25:41-48.
- Martin, P y Bateson, P. 1986. Measuring behavior: an introductory guide. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mazzotti, F.J. 1993. The value of endangered species: The importance of conserving biological diversity. SS-WIS -14: p 1 - 4.
- Mazzoti, F.J y Dunson, W. 1989. Osmoregulation in crocodylians. Amer. Zool. 29: 903 - 920.
- Medem, F. 1981. Los Crocodylia de Sur América. V - I. Los Crocodylia de Colombia. Colciencias, Colombia.
- Medem, F. 1983. Los Crocodylia de Sur América. V - II. Los Crocodylia de Colombia. Colciencias, Colombia.
- Messel H; Vorlicek, G.C; Green, W.J y Onley, I.C. 1982. Population dynamics of *Crocodylus porosus* and status, management and recovery, Update 1979 - 1983. Monograph 18. Pergamon Press.

- Mohd, S.A y Stuebing, R.B. 1996. Diet, growth and movements of juvenile crocodiles *Crocodylus porosus* in the Klias river, Sabah, Malasia. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 651 - 662.
- Ojasti, J. 1993. Utilización de la fauna silvestre en América Latina. Situación y perspectivas para un manejo sostenible. FAO. 25: 50 – 66, Roma.
- Olson, M; Gullberg, A; Shine, R; Madsen, T y Tegelstrom, H. 1996. Paternal genotype influences incubation period, offspring size and offspring shape in an oviparous reptile. *Evolution* 50: 1328 – 1333.
- Ouboter, P. E. y Nanhoe, M.R. 1987. Notes on nesting and parental care in *Caiman crocodilus crocodilus* in northern Suriname and an analysis of crocodilian nesting habits. *Amphibia-Reptilia*. 8: 331-348.
- Parker, G. A. y Begon, M. 1986. Optimal egg size and clutch size effects on environment and maternal phenotype. *Amer. Nat.* 128: 573 - 592.
- Peters, R. H. 1983. *The Ecological implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PDVSA. 1992. *Imagen de Venezuela: Una visión Espacial*. PDVSA.
- Pough, F.H. 1980. The advantage of ectothermy for tetrapods. *The American Naturalist*. 115: 93 - 112.
- PROFAUNA - FUDENA y col. 1996. Taller de análisis de la viabilidad poblacional y del hábitat (PHVA) del caimán del Orinoco. PROFAUNA - FUDENA.

- Ramo, C; Busto, B y Utrera, A. 1992. Breeding and rearing the Orinoco crocodile *Crocodylus intermedius* in Venezuela. *Biological Conservation* 60: 101 – 108.
- Reptiles (Anónimo). 1997. Guide to keeping reptiles and amphibians. The American alligator: Remarkable recovery. *Reptiles*. pp 25-34.
- Rodríguez, J. P. y Rojas, F. 1995. El libro rojo de la fauna venezolana. pp: 148 –149. PROVITA Y Fundación Polar.
- Roff, D. 1992. The evolution of life histories. Theory and analysis. Chapman & Hall, New York, N.Y.
- Ross, C.A. 1989. Crocodiles and alligators. Weldon Owen Pty Limited.
- Schmidt – Nielsen, K. 1984. Scaling. Why is animal size so important. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Seijas, A.E. 1988. Habitat use by the American crocodile and the spectacled caiman coexisting along the Venezuelan coastal region. Unpubl. M.S. thesis. University of Florida, Gainesville.
- Seijas, A. E. 1994a. Río Cojedes y Sarare: Localidades claves para la conservación del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*). UNELLEZ.
- Seijas, A. E. 1994b. Zoológico de caimanes de la UNELLEZ. Informe 1992 – 1994. UNELLEZ.
- Seijas, A.E y Chavez, C. 1990. Conservación del caimán de la costa en el río Yaracuy y en el Parque Nacional Laguna de Tacarigua. UNELLEZ.

- Seymour, R.S y Ackerman, R.A. 1980. Adaptations to underground nesting in birds and reptiles. *Amer. Zool.* 20: 437 - 447.
- Shine, R. 1988. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalists.* 135: 278 - 781.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism. A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology.* Vol 64: 418 - 461.
- Siegel, S. 1994. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas. Mexico DF.
- Sinba, K. 1987. Village and community attitudes to the management of crocodiles in Papua New Guinea. pp. 149-151. En: Webb, G., C. Manolis, and P. Whitehead (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators.* Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Singh, L.A.K. 1987. Public involvement in the Indian crocodile conservation programs. pp. 233-237. En: Webb, G., C. Manolis, and P. Whitehead (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators.* Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Smith, C. C. y Fretwell. S.D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist.* 108: 499-506
- Smith, E.N. 1978. Thermoregulation of small American alligator. *Herpetologica.* 3: 406 - 408.

- Stamps, J; Losos, J y Andrews, R. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. *The American Naturalist*. 149: 64 – 90
- Stamps, J y Krishnan, V.V. 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary Ecology*. 11: 21 – 39
- Staton, M.A y Dixon, J. 1977. Breeding biology of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus crocodilus*) in the Venezuelan Llanos. United States Department of the Interior. Fish and Wildlife Service. Wildlife research Report 5.
- Staton, M.A. 1978. "Distress calls" of crocodilians - whom do they benefit? *American Naturalist*. 112: 327 - 332.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Subba Rao, M.V. 1987. Incubating eggs of the Gharial (*Gavialis gangeticus*) for conservation purposes. pp. 503-505. En: Webb, G., Manolis, C and Whitehead, P. (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Taplin, L. E. 1987. The management of crocodiles in Queensland, Australia. pp. 129-140. En: Webb, G., Manolis, C and Whitehead, P. (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Taplin, L.E y Grigg, G.C. 1989. Historical zoogeography of the Eusuchian Crocodilians: A physiological perspective. *American Zoologist*. 29: 885 – 901.

- Tarsitano, S; Frey, E y Riess, J. 1989. The evolution of the Crocodylia: A conflict between morphological and biochemical data. *American Zoologist*. 29: 843 – 856.
- Thorbjarnarson, J. B. 1988. The status and ecology of the American crocodile in Haiti. *Bull. Florida State Museum Biol. Sci.* 33: 1 - 86.
- Thorbjarnarson, J. B. and Department of Wildlife and Range Science School of Forest Resources and Conservation (University of Gainesville). 1989. Conservation status of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. *Biological conservation*. 62(3): 179 - 183.
- Thorbjarnarson, J.B. 1991. Ecology and behavior of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the Central Venezuelan Llanos. Unpubl. Ph.D. Dissertation. University of Florida, Gainesville.
- Thorbjarnarson, J. B. 1996. Reproductive characteristics of the order Crocodylia. *Herpetologica*, 52: 8 – 24.
- Thorbjarnarson, J. y Arteaga, A. 1995. Estado poblacional y conservación del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela. Fundación para la Defensa de la Naturaleza, Caracas, Venezuela y Department of Wildlife and Range Sciences School of Forest Resources and Conservation. University of Florida, Gainesville, FL.
- Thorbjarnarson, J.B. y Hernández, G. 1993 a. Reproductive ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela: Nesting ecology and egg and clutch relationships. *Journal of Herpetology*, 27: 363-370.

- Thorbjarnarson, J.B. y Hernández, G. 1993 b. Reproductive ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela: H. Reproductive and social behavior. *Journal of Herpetology*. 27: 371-379.
- Thorbjarnarson, J y Hernández, G. 1992. Recent investigations of the status and distribution of the Orinoco crocodile *Crocodylus intermedius* in Venezuela. *Biological Conservation*. 62:179 -188.
- Thorbjarnarson, J.B; Messel, H; King, F.W y Ross, J.P. 1992. Crocodiles: an action plan for their conservation. IUCN Gland Switzerland. 136 pp.
- Thorbjarnarson, J y Rodríguez, M.F. 1992. Manual del zocriadero del caimán del Orinoco para personal del hato Masaguaral. Estado Guárico.
- Vanzolini, P.E. 1993. Mass-length relationships in macroteid and other lizards are insensitive to ecology and geography (Sauria - Teiidae). *Papeis Avulsos Zool*. 38: 77 - 89.
- Velasco, A y Ayarzagüena, J. 1995. Situación actual de las poblaciones de baba (*Caiman crocodilus*) sometidas a aprovechamiento comercial en los llanos venezolanos. *Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana*. N° 25.
- Viosca, P. 1939. External sexual differences in the alligator (*Alligator mississippiensis*). *Herpetologica*. 1939: 154 -155.
- Vliet, K.A. 1989. Social displays of the American Alligator (*Alligator mississippiensis*). *Amer. Zool*. 29: 1019 - 1031.

- Waitkuwait, W.E, 1989. Present knowledge on the west African slender - snouted crocodile (*Crocodylus cataphractus*) and the west African dwarf crocodile (*Ostealaemus tetraspis*). Crocodiles, their ecology, management and conservation. IUCN.
- Walsh, B. P. 1987. Crocodile capture techniques in the Northern Territory of Australia. pp. 249-252. In: Webb, G., Manolis, C and Whitehead, P. (Eds.). Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia
- Webb, G.J.W. 1977a. Management of Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Webb, G.J.W. 1977b. The natural history of *Crocodylus porosus* - habitat and nesting, growth, movement, river distribution and general comments. En: Messel, H. and S. Butler (Eds.). Australian Animals and their Environment'. Shakespeare Head Press: Sydney.
- Webb, G.J.W. y Messel, H. 1977c. Crocodile capture techniques. J. Wildl. Manage. Sin referencia.
- Webb, G.J.W., Messel, H y Magnusson, M. 1977d. The nesting of *Crocodylus porosus* in Amhem Land, Northern Australia. Copeia. 1977: 238 - 249.
- Webb, G.J.W., Manolis, S.C y Buckworth, R. 1982. *Crocodylus johnsoni* 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.

- Webb, G.J.W., Manolis, S.C y Buckworth, R. 1983a. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N.T. IV. A demonstration of homing. Aust. Wildl. Res. 10: 403 - 406.
- Webb, G.J.W; Buckworth, R. and Manolis, S.C. 1983b. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N.T. VI. Nesting biology. Aust. Wildl. Res. 10: 607- 637.
- Webb, G.J.W. y Anthony M.A. 1987a. Life history parameters, population dynamics and the management of crocodilians. pp. 199-210. En: Webb, G., Manolis, C y Whitehead, P. (Eds.). Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Webb, G.J.W; Manolis, C; Dempsey, K and Whitehead, P.J. 1987b. Crocodilian eggs: A functional overview. pp. 417-422. En: Webb, G., Manolis, C y Whitehead, P. (Eds.). Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Webb, G.J.W. y Cooper-Preston, H. 1989. Effects of incubation temperature on crocodiles and the evolution of reptilian oviparity. American Zoologist. 29 (3): 953 - 972.
- Webb, G. J. y Cooper – Preston, H. 1989. Effects of incubation temperature on crocodiles and the evolution of reptilian oviparity. Amer. Zool. 29: 953 -971.
- Welte, J.C. 1982. The life of birds. Tercera Edición. Saunders College Publishing.
- Wermuth, H. 1953. Systematik der razenten krokodile. Mitteilungen der Zoologische. Museum Berlin. 29: 375 - 514.

- Whetstone, K.N. y Martin, L.D. 1979. New look at the origin of birds and crocodiles. *Nature*. 279: 234 - 236.
- Whetstone, K.N. y Martin, L.D. 1981. Common ancestry for birds and crocodiles. A reply. *Nature*. 289: 97 - 98.
- Whitaker, R y Basu, D. 1980. The Gharial (*Gavialis gangeticus*): A Review. *J. Bombay Nat. Hist. S. Vol. 79*: 531 - 548
- Whitaker, R y Whitaker, Z. 1984. Reproductive biology of the Mugger crocodile (*Crocodylus palustris*). *J. Bombay Nat. Hist. S. Vol 81 (2)*: 297 - 315.
- Whitaker, R. 1987. The management of crocodilians in India. pp. 63-72. En: Webb, G; Manolis, C and Whitehead, P. (Eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Amer. Nat.* 100: 687 - 690.

APENDICE FOTOGRAFICO

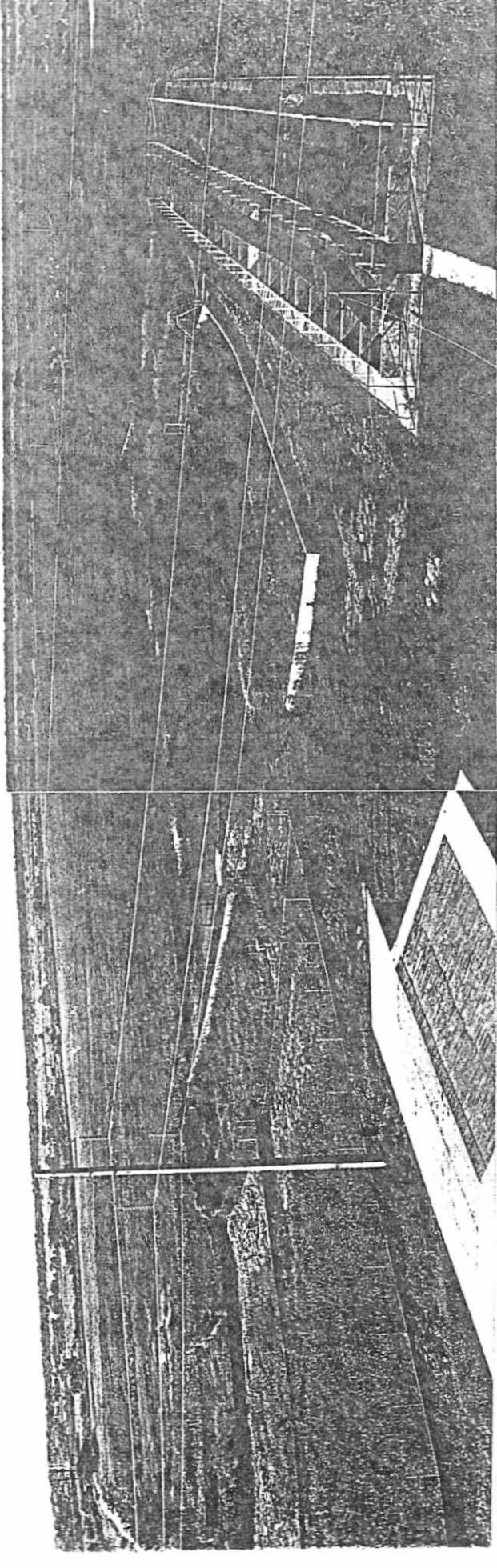


Foto N° 1: Vista panorámica de las lagunas reproductivas

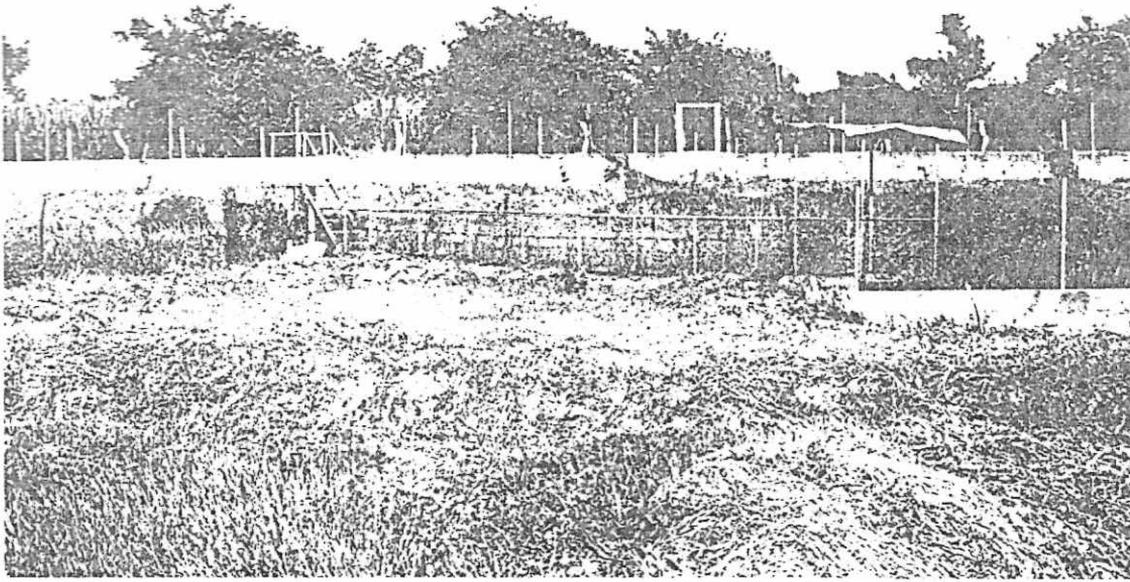


Foto N° 2: Vegetación secundaria presente en las lagunas

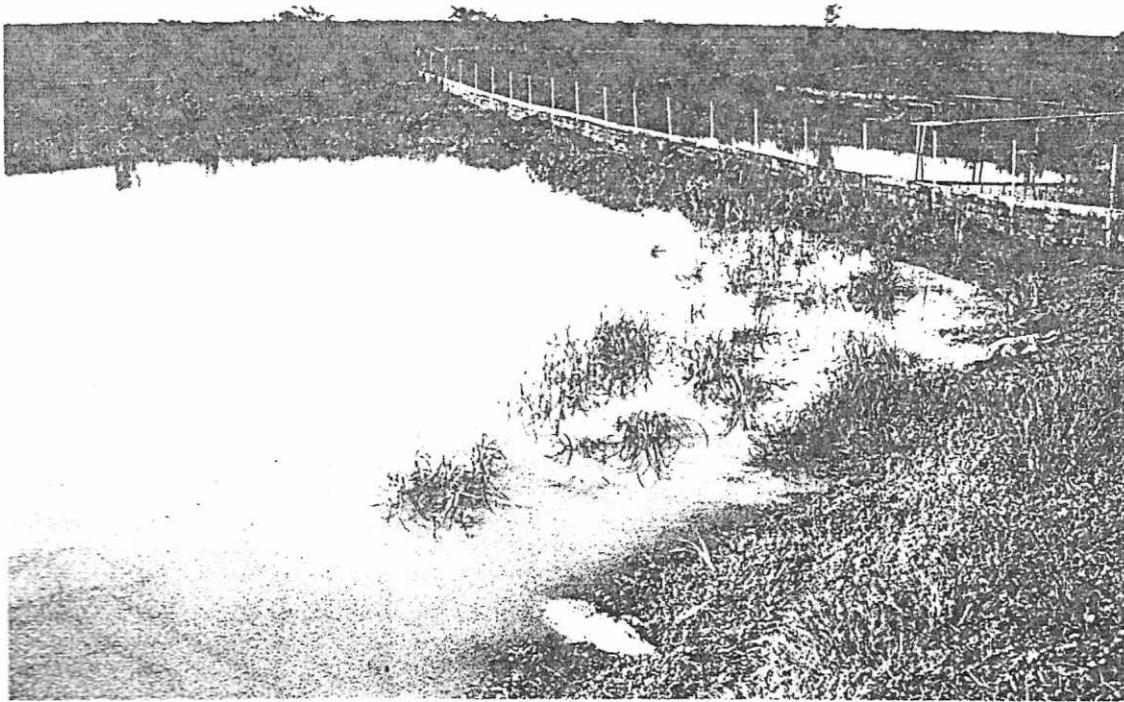


Foto N° 3: Vista general de la gran laguna (5-7-8) utilizada en la primer etapa reproductiva



Foto N° 4: Vista de los nidos artificiales

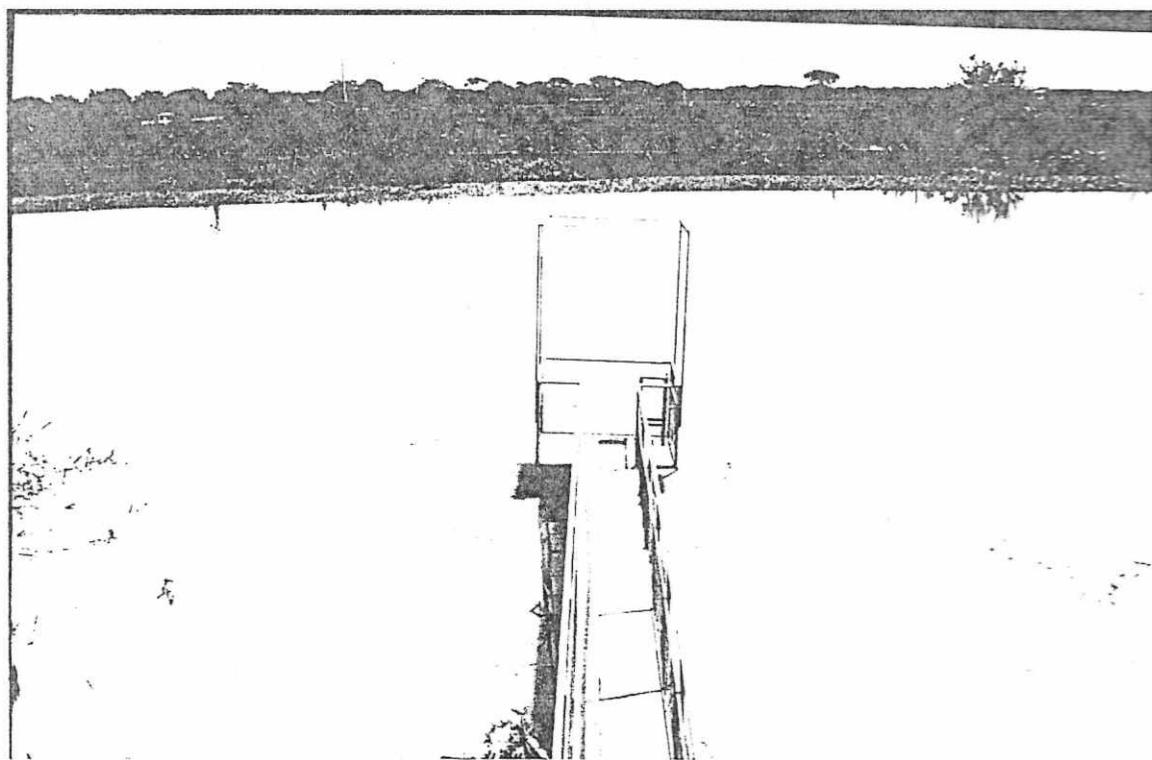


Foto N° 5: Pasarelas de observación

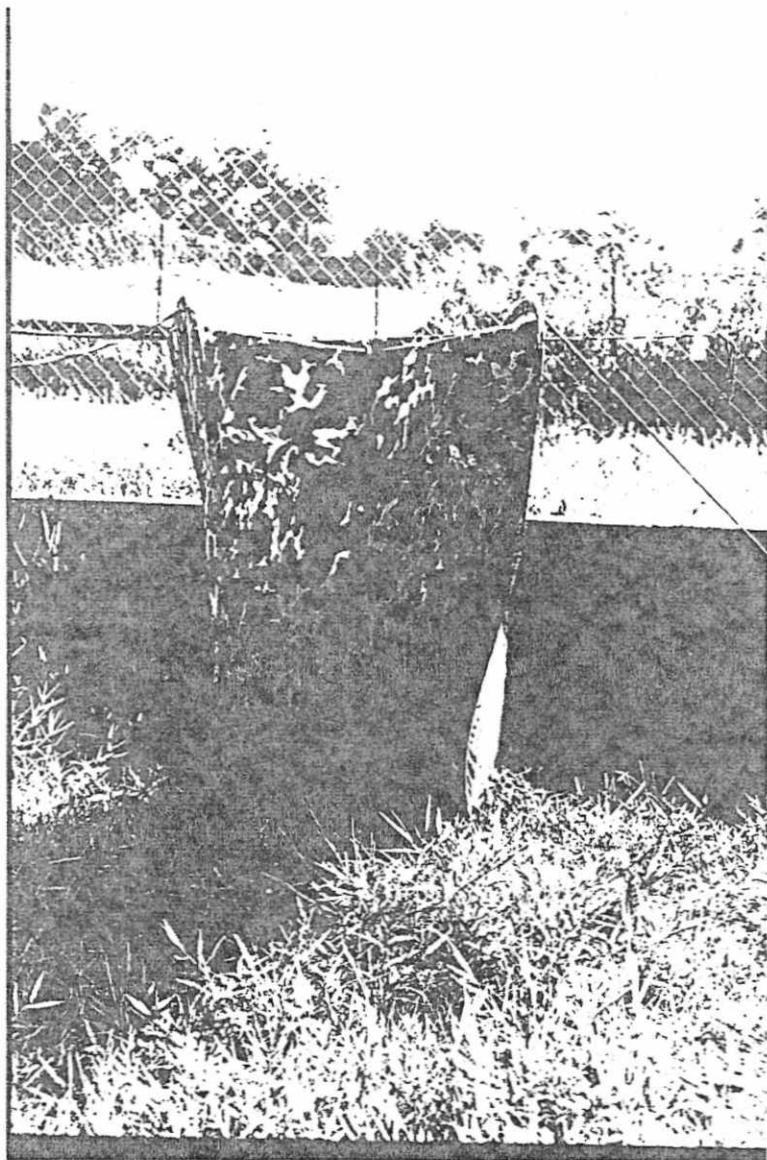


Foto N° 6: Hidding utilizado para realizar las observaciones

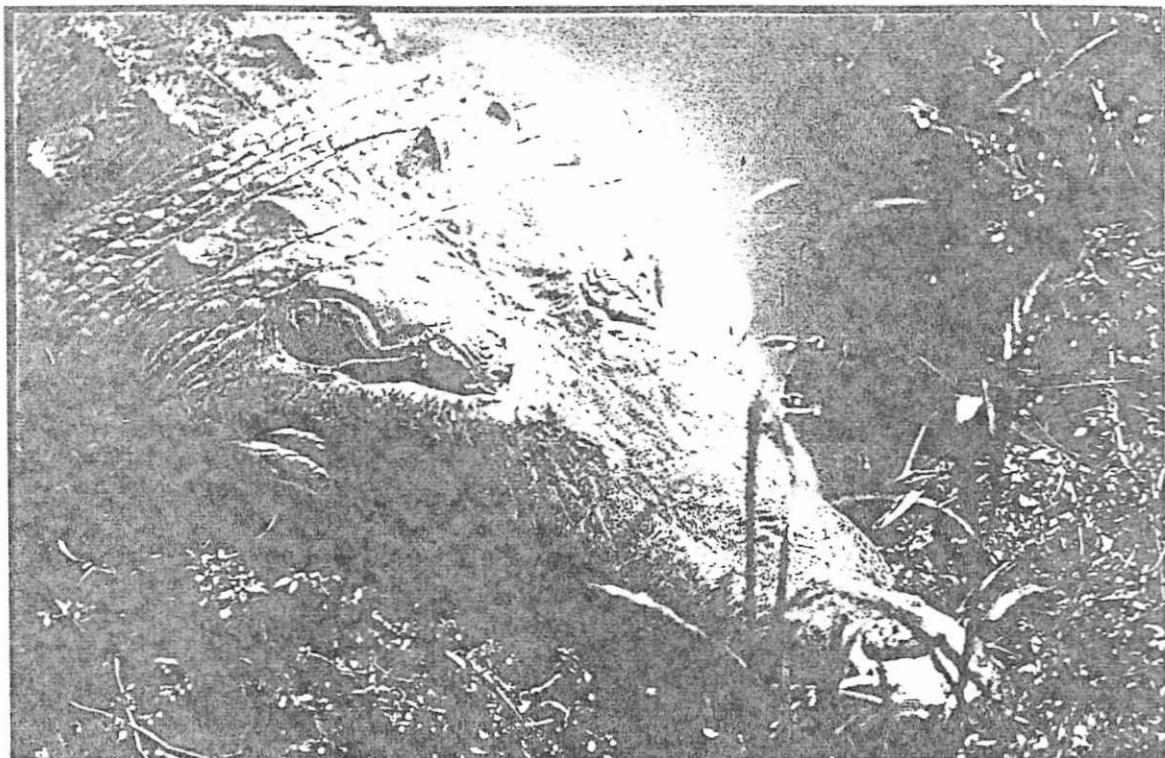


Foto N° 7: Macho de Caimán del Orinoco. Obsérvese el grosor del hocico y cabeza

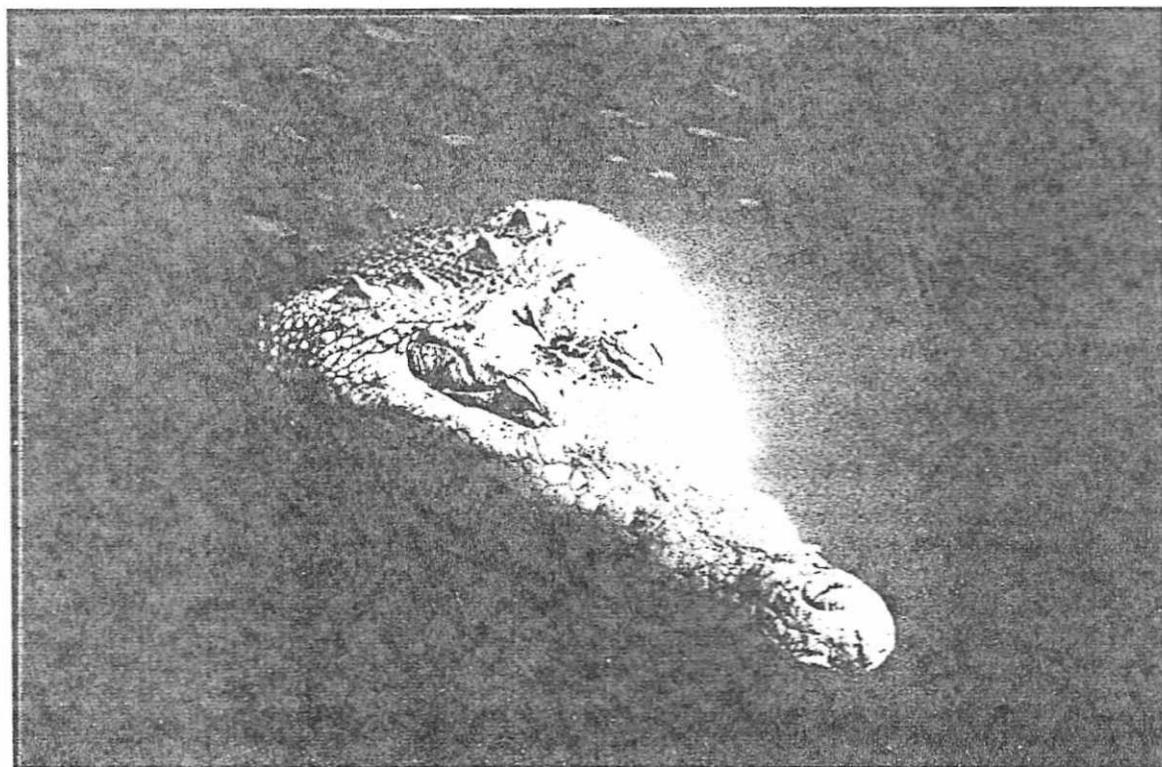


Foto N° 8: Hembra de Caimán del Orinoco. Obsérvese lo fino del hocico y cabeza

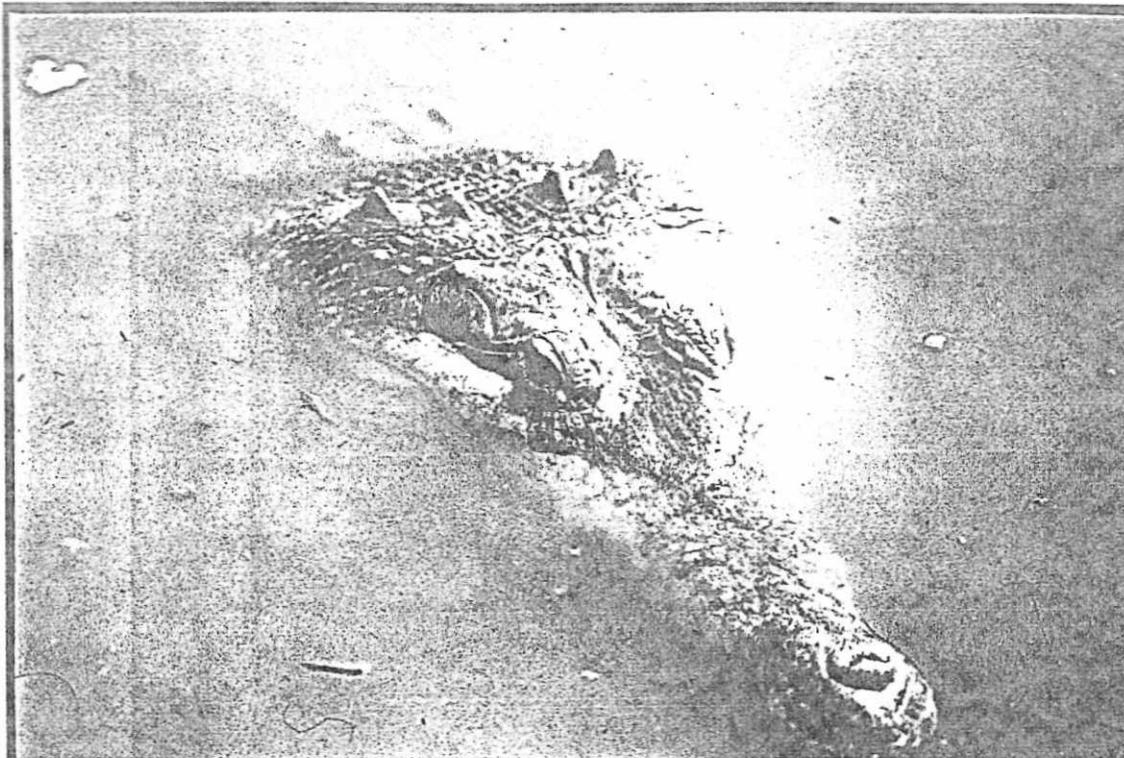


Foto N° 9: Macho identificable por cicatrices en el hocico y coloración clara

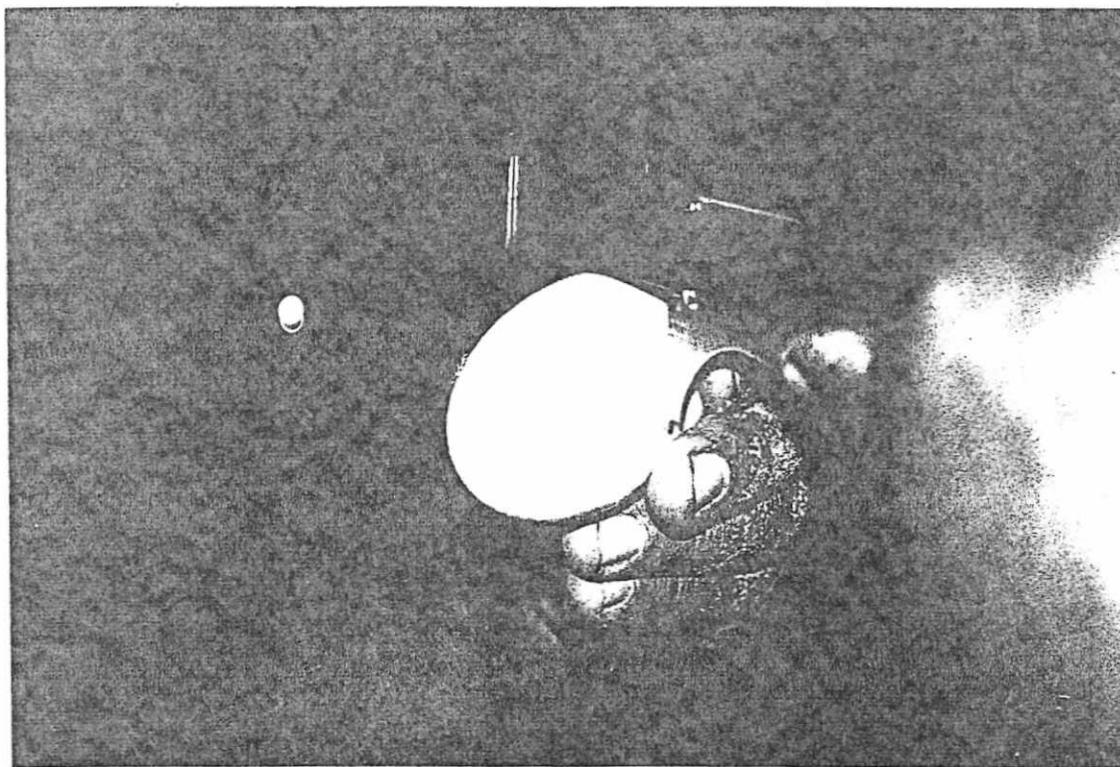


Foto N° 10: Medición de los huevos

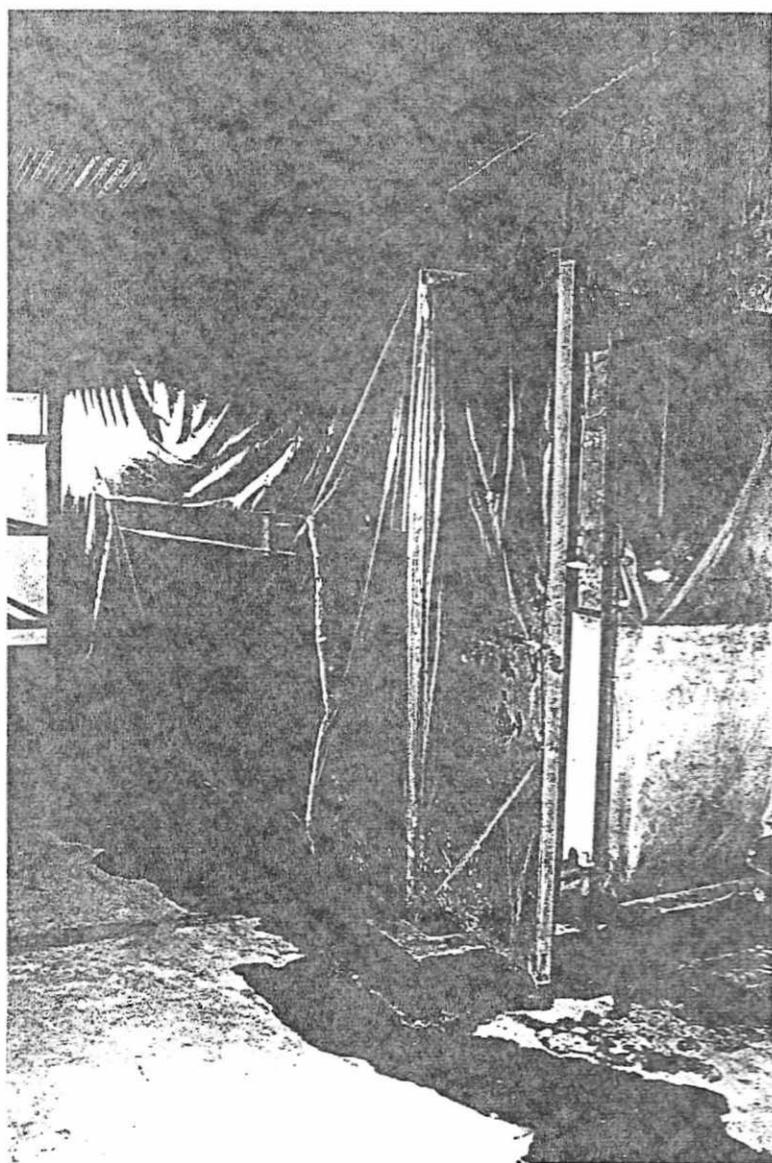


Foto N° 11: Incubadora artificial

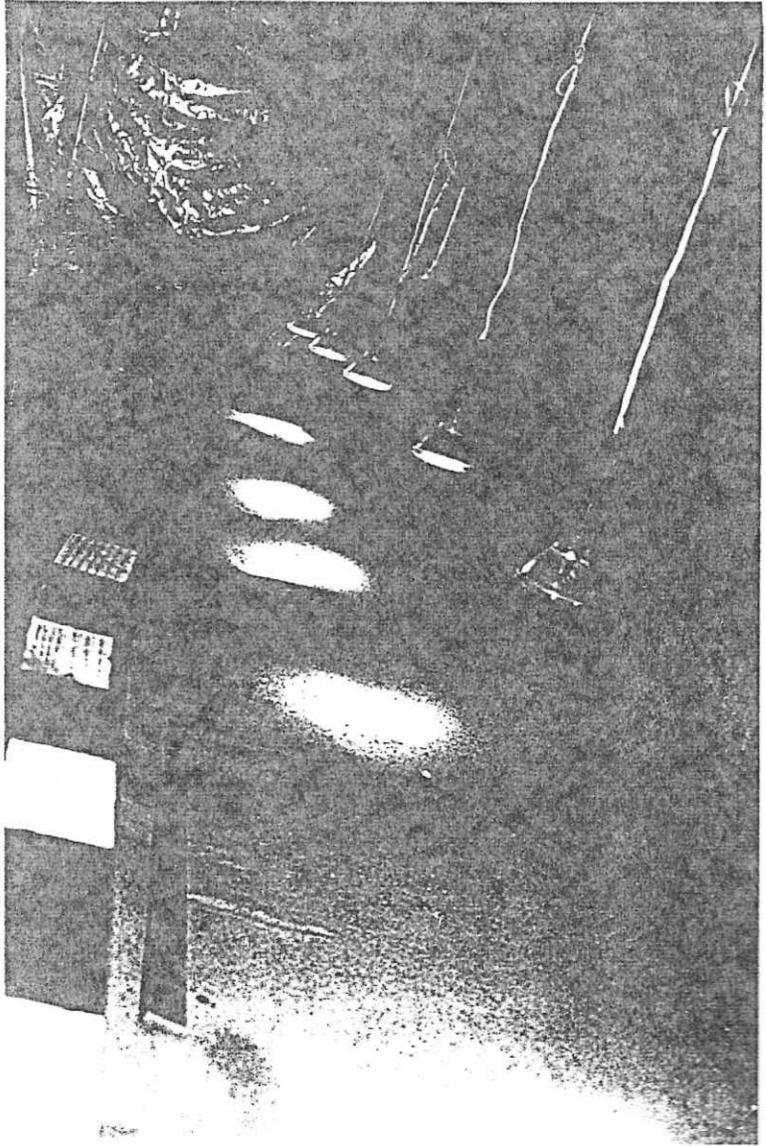


Foto N° 12: Bombillos generadores de calor para la incubadora

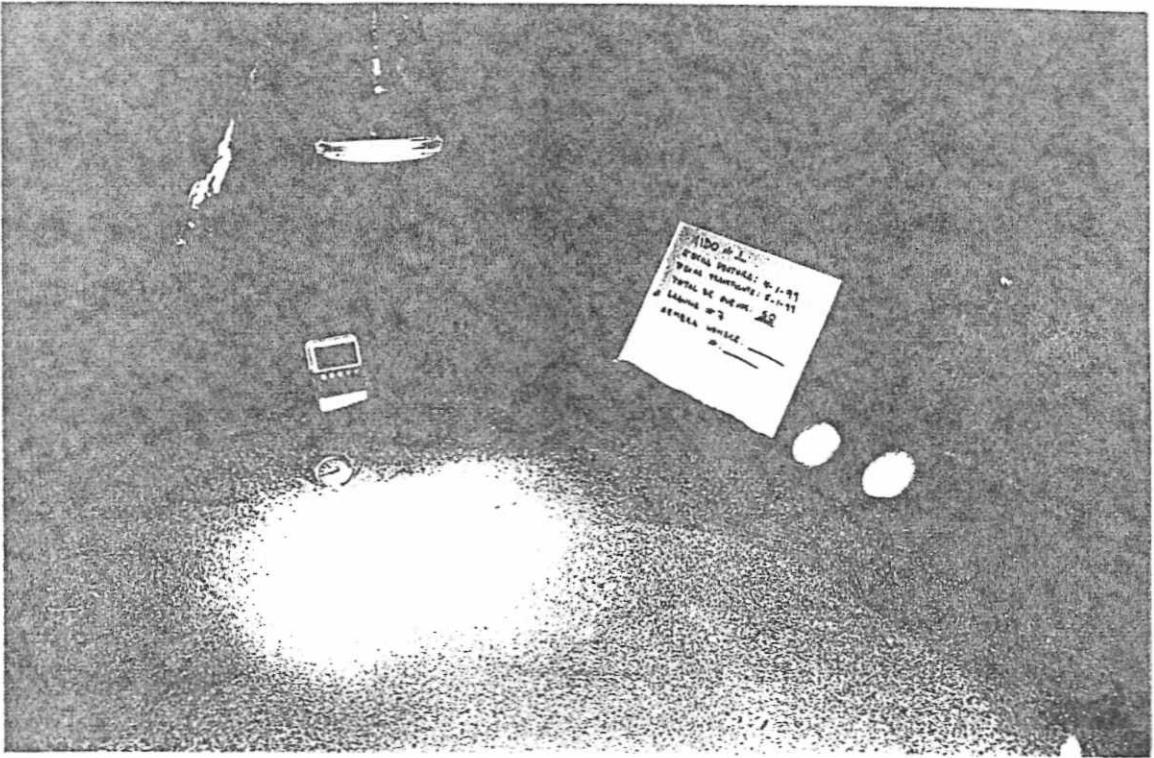


Foto N° 13: Termómetros digitales y manuales utilizados para el registro y control de la temperatura en la incubadora

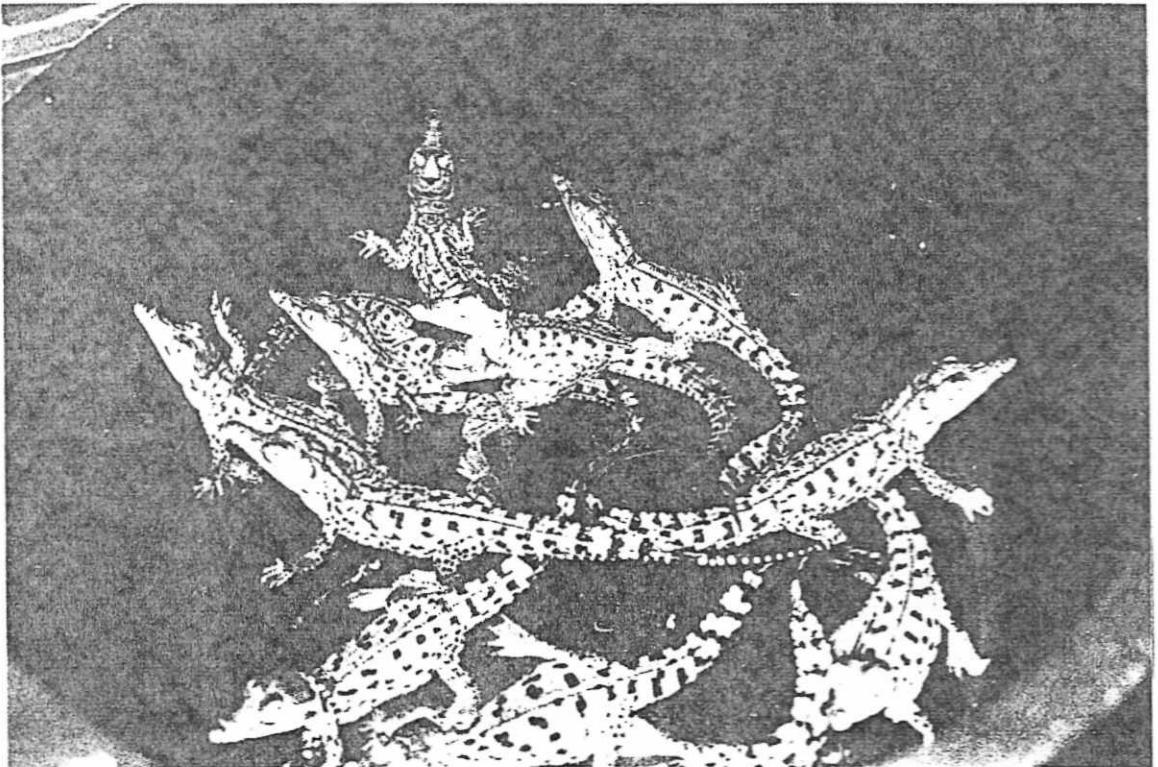


Foto N° 14: Caimanes recién nacidos en cuarentena

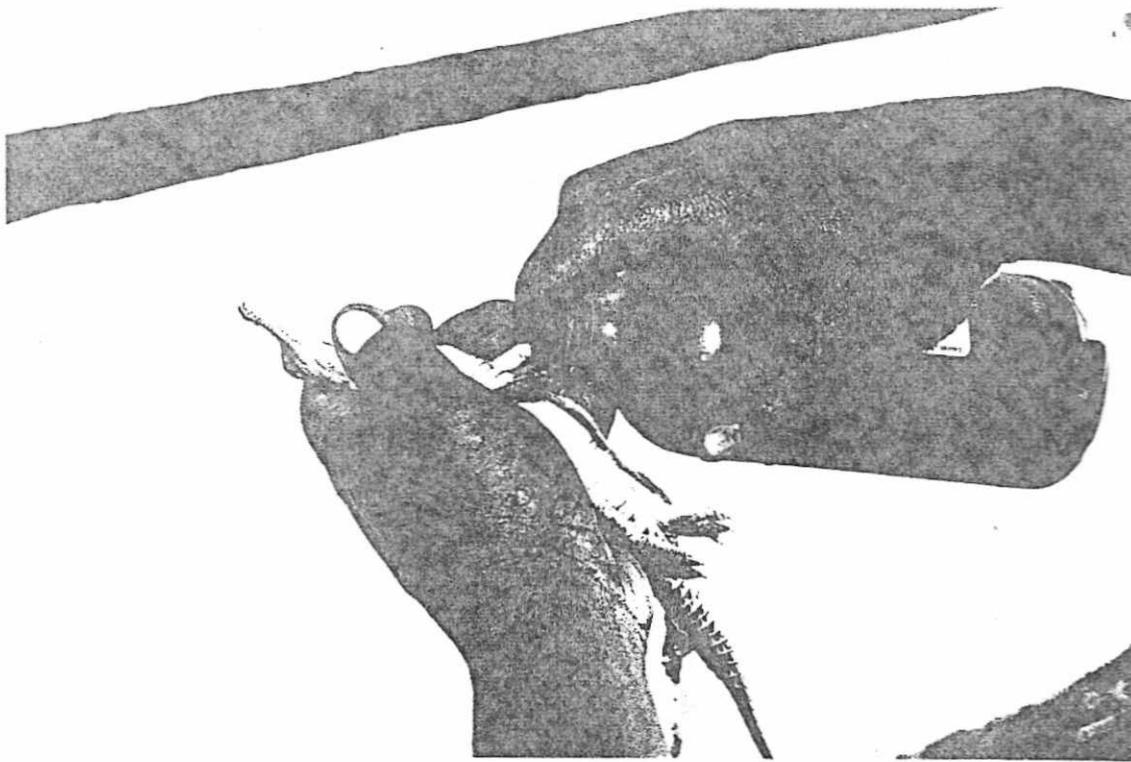


Foto N° 15: Secado del ombligo de los neonatos

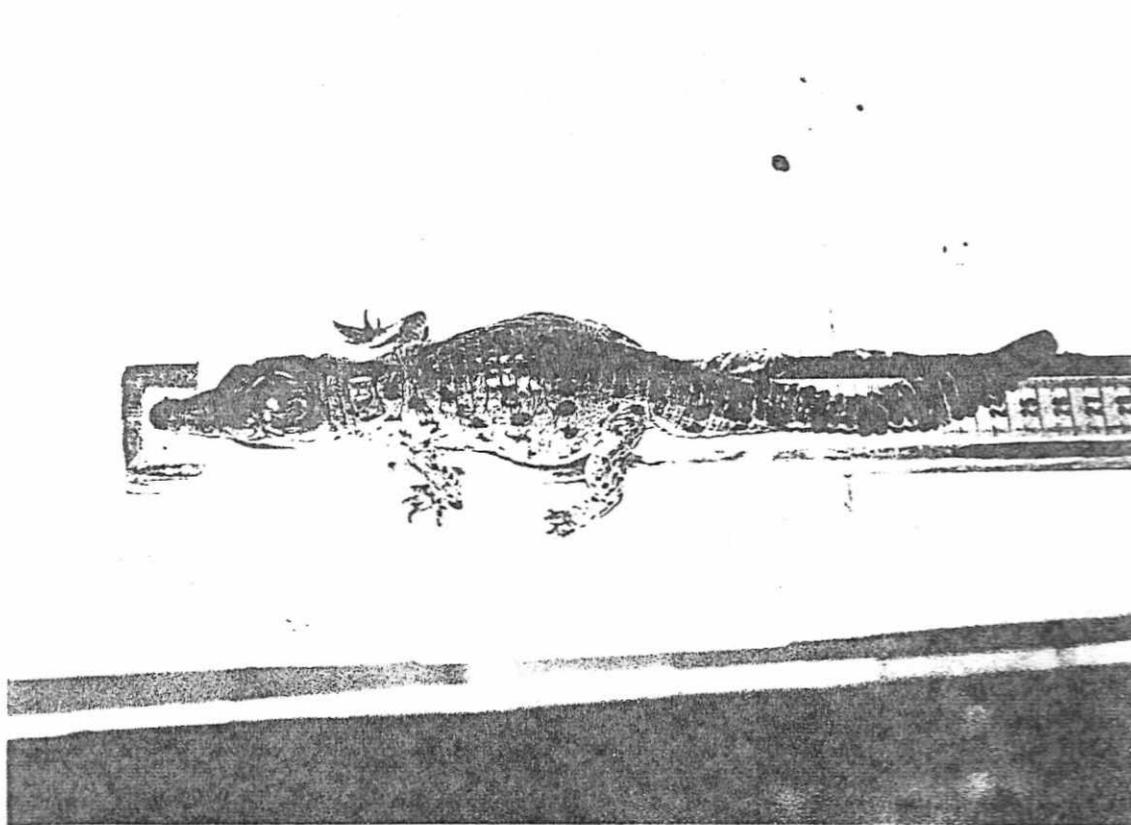


Foto N° 16: Medición de los neonatos

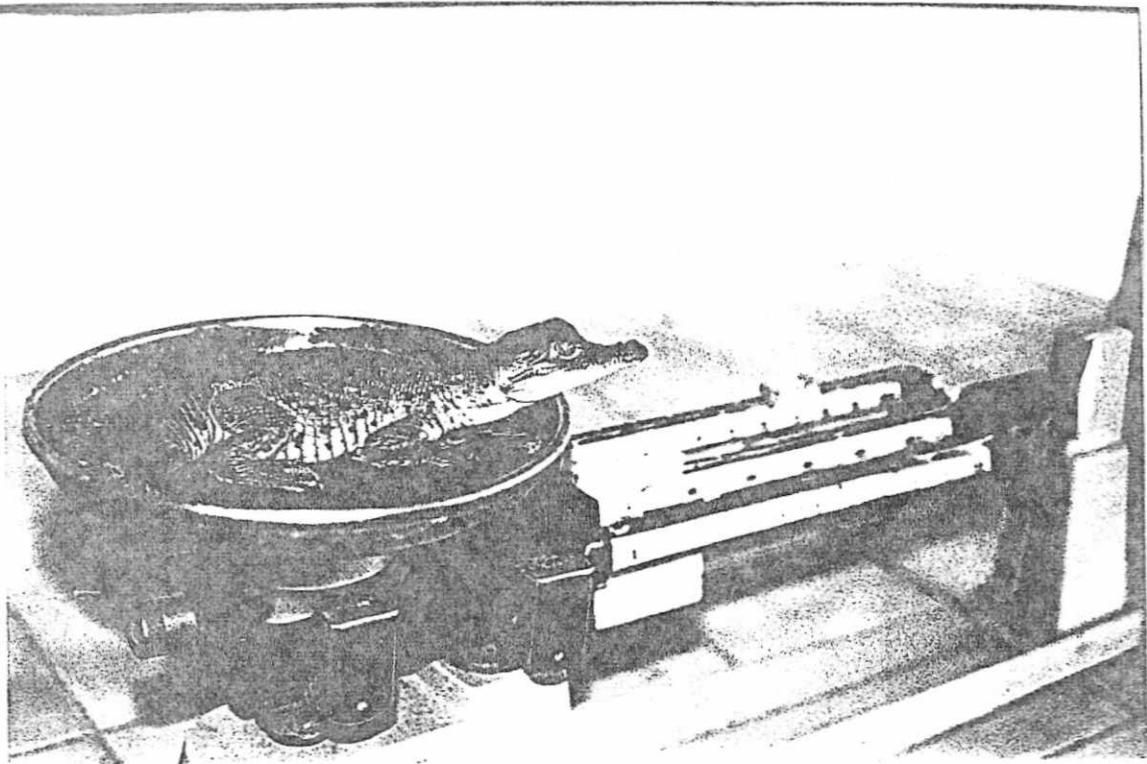


Foto N° 17: Pesaje de los neonatos

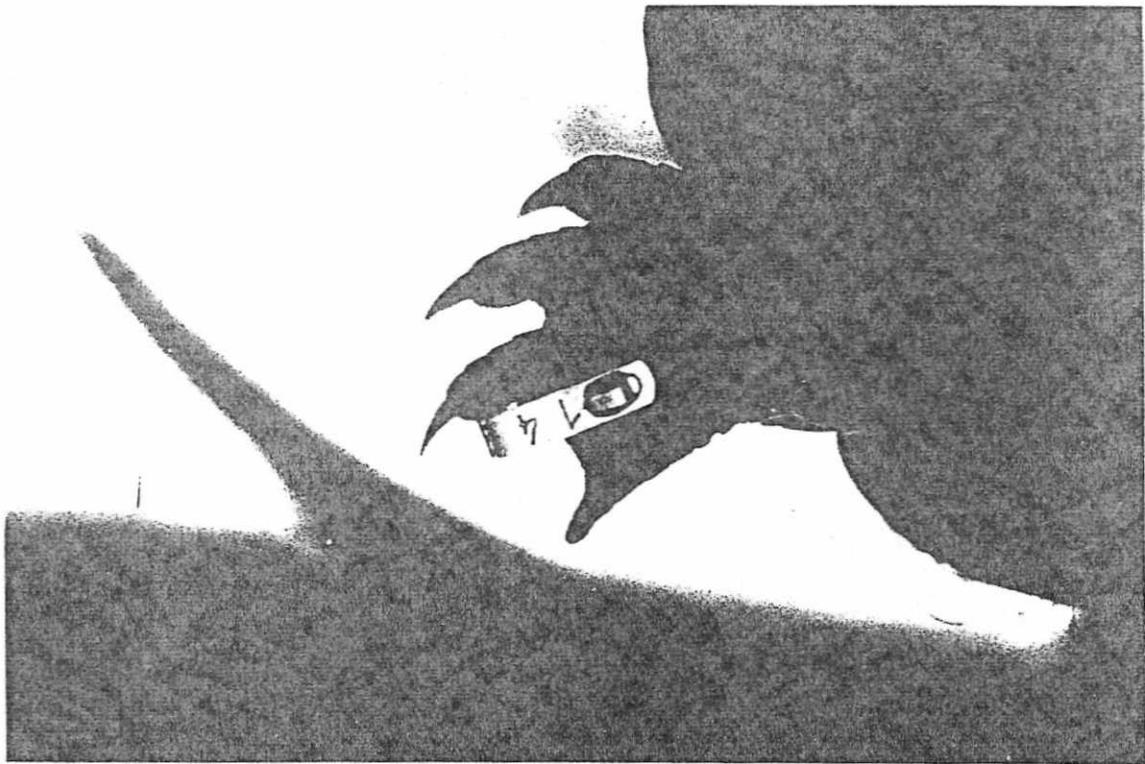


Foto N° 18: Marcaje de los neonatos utilizando una placa metálica codificada

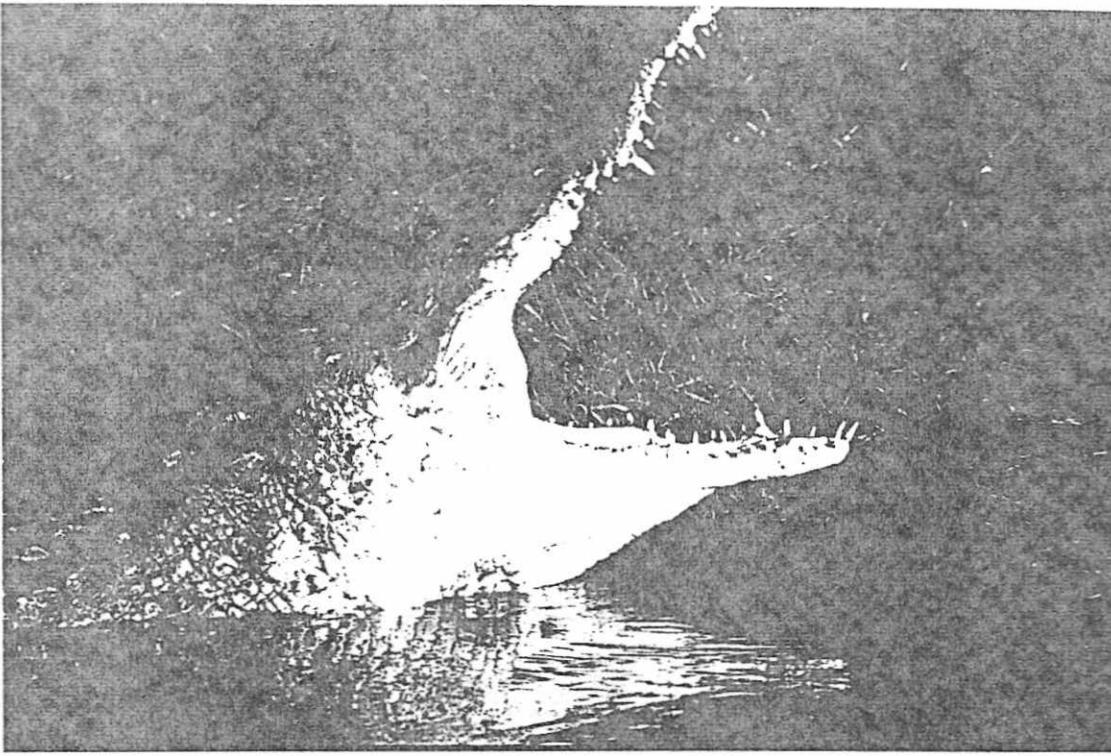


Foto N° 19: Pauta: Emisión de rugido por parte de un macho de Caimán del Orinoco



Foto N° 20: Pauta: Geiser nasal

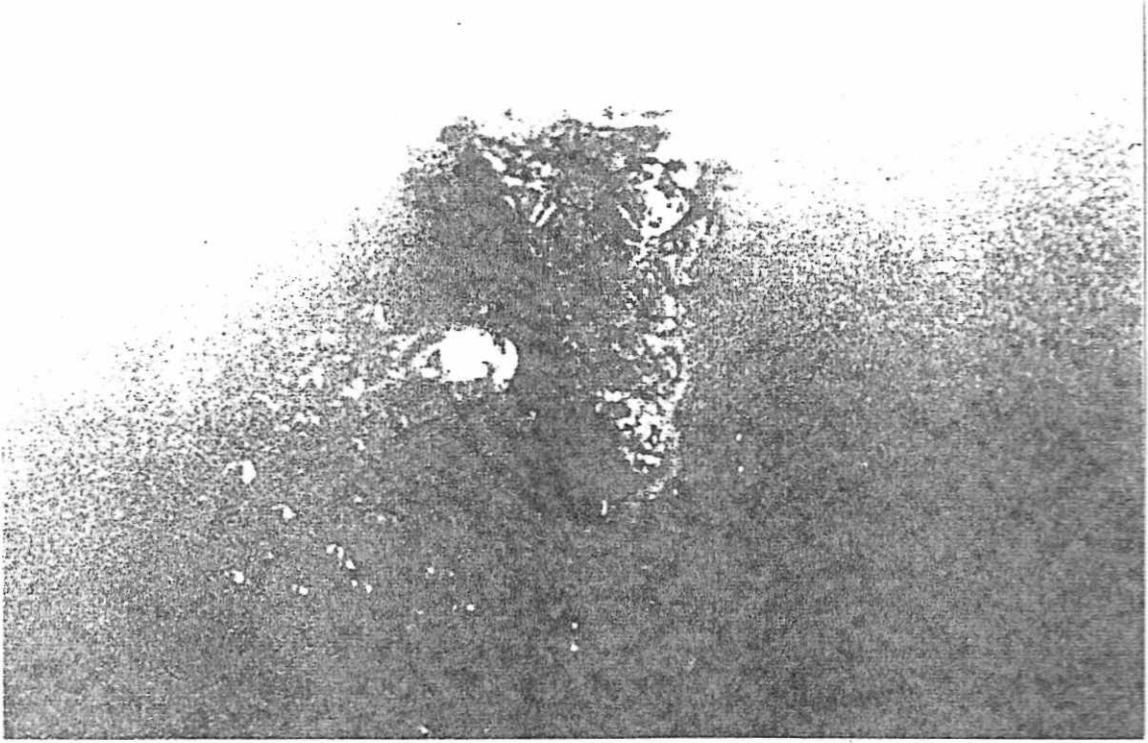


Foto N° 21: Pauta: Burbujeo

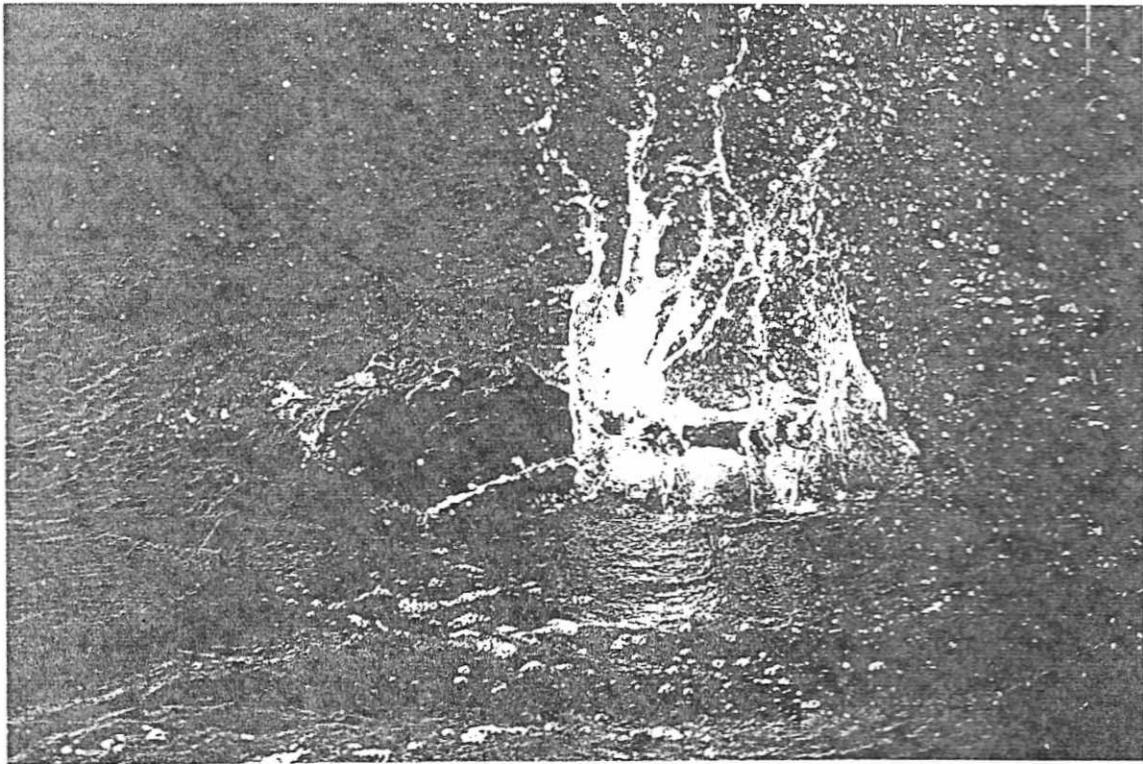


Foto N° 22: Pauta: Golpe en agua con boca abierta (Headslap)

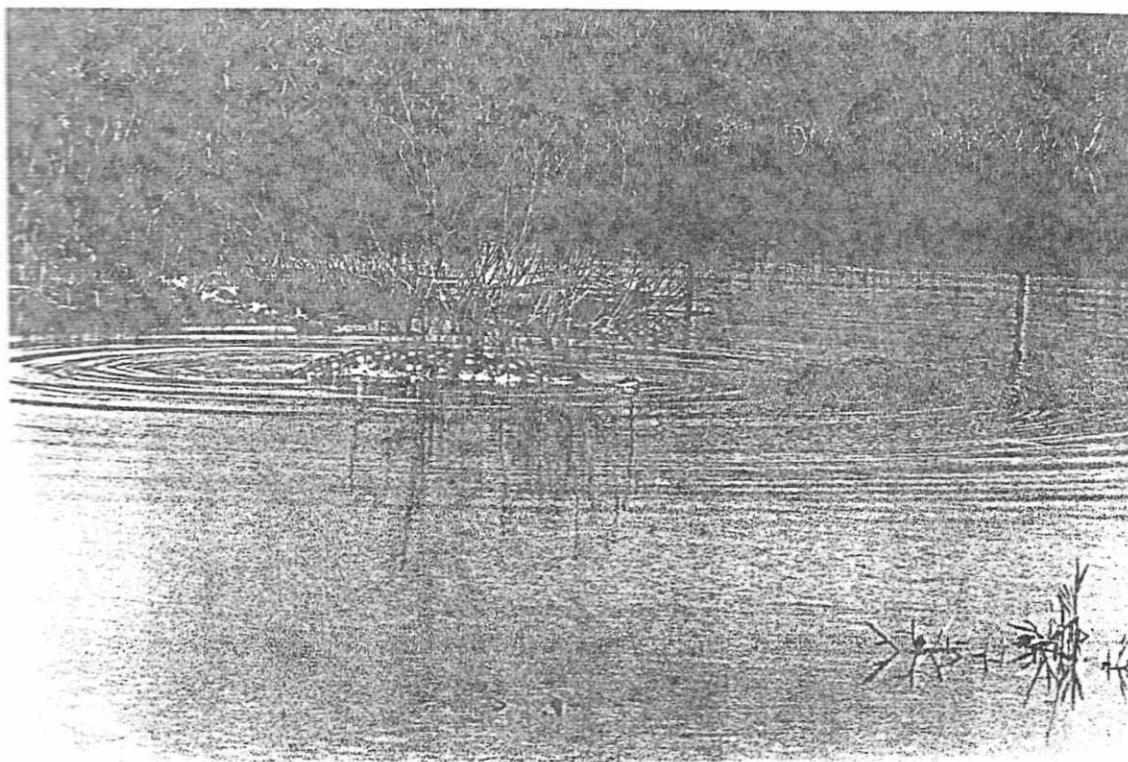


Foto N° 23: Pauta: Inflado del Cuerpo

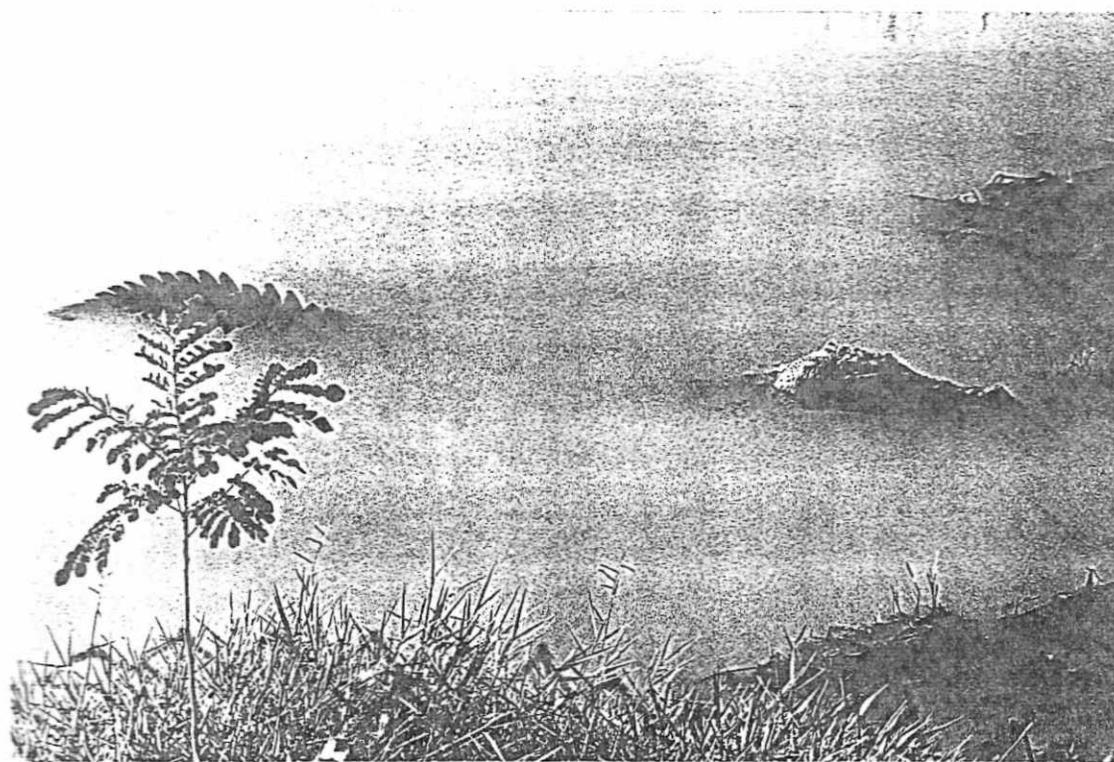


Foto N° 24: Pauta: Arqueo de la cola



Foto N° 25: Pauta: Roce de mandíbulas, cuello y flancos

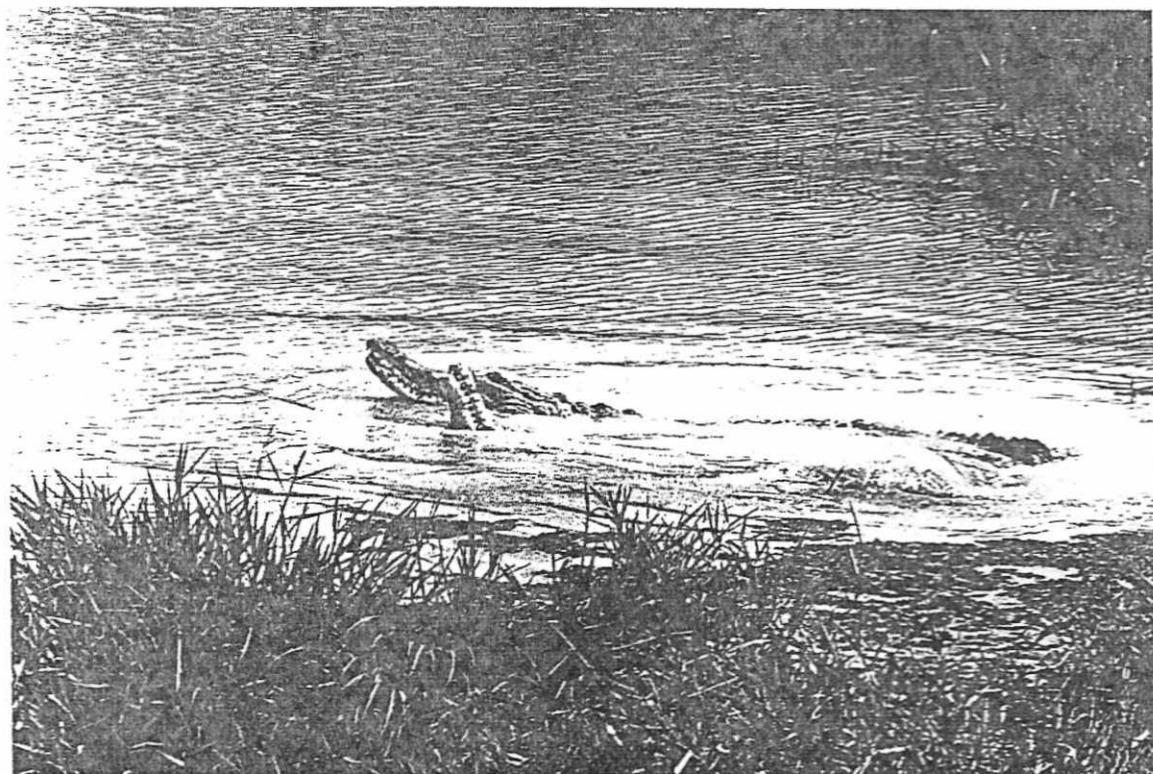


Foto N° 26: Pauta: Vueltas

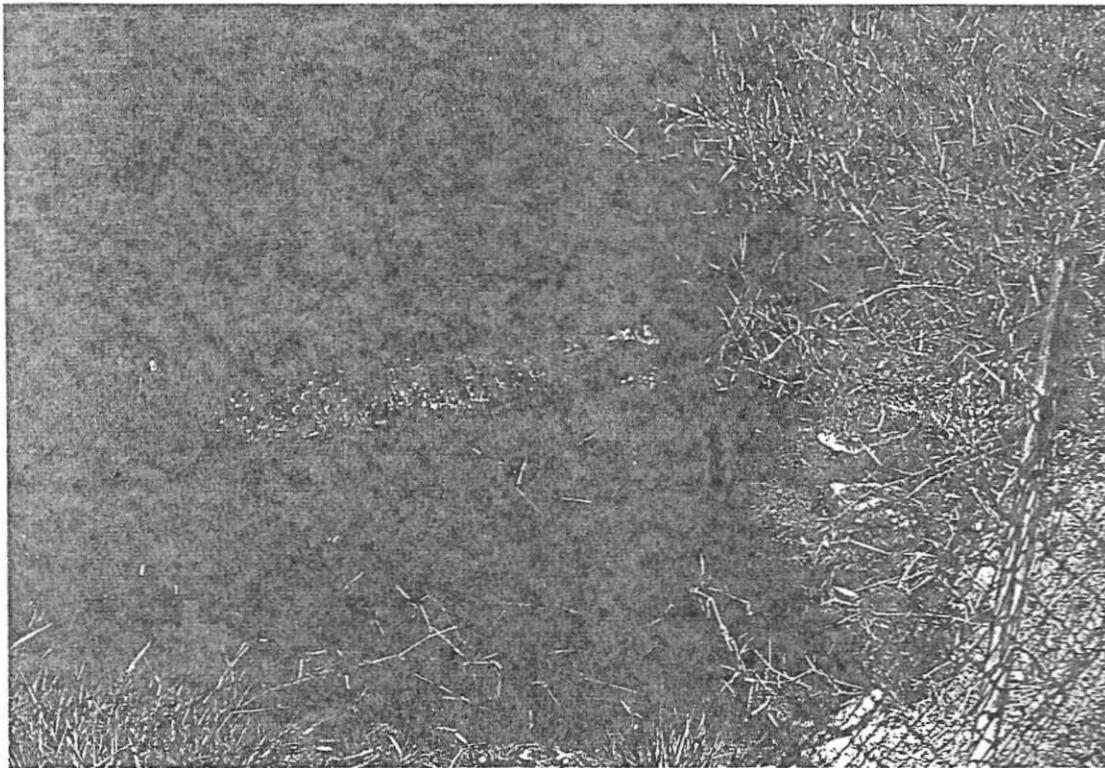


Foto N° 27: Cópula registrada con el macho montado sobre la hembra

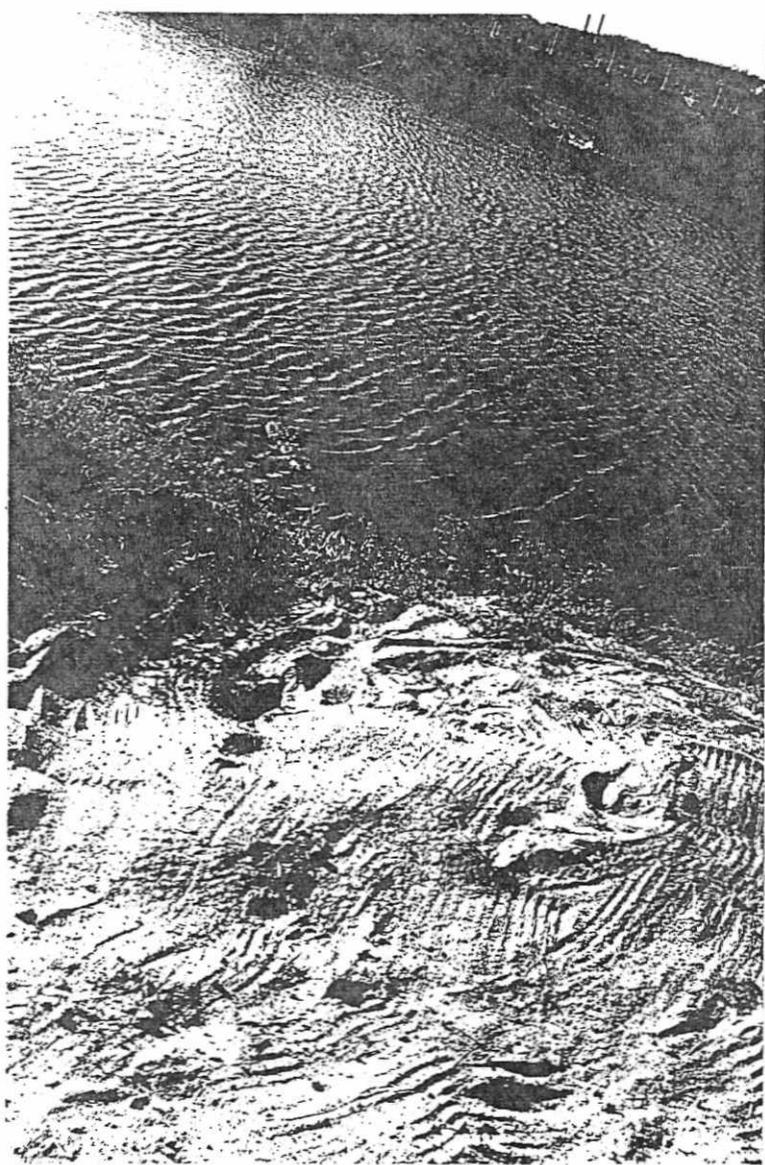


Foto N° 28: Hembra cuidando el nido desde el agua



Foto N° 29: Hembra defendiendo el nido al ser extraídos los huevos