

TESIS DOCTORAL

**Biología del cocodrilo o caimán del
Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la
Estación Biológica El Frío, Estado Apure
(Venezuela)**



Rafael Antelo Albertos
Departamento de Ecología
Universidad Autónoma de Madrid.
2008

Foto portada: Hembra de cocodrilo del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) al cuidado de su nidada en la laguna de La Ramera, Estación Biológica El Frío, Apure, Venezuela. Autor Rafael Antelo.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Ecología



**Biología del cocodrilo o caimán del Orinoco
(*Crocodylus intermedius*) en la Estación Biológica
El Frío, Estado Apure (Venezuela)**

*Memoria presentada por **Rafael Antelo Albertos** para optar al
Grado de Doctor por la Universidad Autónoma de Madrid*

V^oB^o de los directores

Firma manuscrita en azul del Dr. Javier Castroviejo Bolívar.

Dr. Javier Castroviejo Bolívar

Firma manuscrita en azul del Dr. José Ayarzagüena Sanz.

Dr. José Ayarzagüena Sanz

V^oB^o del tutor

Firma manuscrita en azul del Dr. José Luis Rubio de Lucas.

Dr. José Luis Rubio de Lucas

A mis padres, por supuesto

“Estaba yo en Los Llanos, donde el adagio francés, cada uno para sí y Dios para todos, se aplica en toda su extensión posible.”

Ramón Páez, 1868.

“Tierra abierta y tendida, buena para el esfuerzo y la hazaña, toda horizontes, como la esperanza, toda caminos, como la voluntad”

Rómulo Gallegos, 1928.

ÍNDICE

ÍNDICE	I
ÍNDICE DE FIGURAS	V
ÍNDICE DE TABLAS	XXIII
RESUMEN	XXIX
SUMMARY	XXXIII
AGRADECIMIENTOS	XXXVII
1.- INTRODUCCIÓN	1
2.- ÁREA DE ESTUDIO	13
2.1.-MEDIO FÍSICO	14
2.1.1.-Los Llanos del Orinoco	14
2.1.2.-Los Llanos Inundables de Venezuela	15
2.1.3.-Estación Biológica El Frío	17
2.1.4.- Refugio de Fauna Silvestre Caño Guarítico	18
2.1.5.-Climatología	18
2.1.6.-Suelos y Relieve	23
2.1.7.- Dinámica hidrológica y tipos de agua	25
2.2.-MEDIO BIOLÓGICO	31
2.2.1-Vegetación	31
2.2.2.- Fauna	34
2.3.-MEDIO HUMANO	37
3.- MATERIAL Y MÉTODOS	41
4.- MORFOLOGÍA Y BIOMETRÍA	43
4.1.-MATERIALES Y MÉTODOS	44
Medidas tomadas	45
4.2.-MORFOLOGÍA DE LA ESPECIE	47
4.3.-BIOMETRÍA	54
Morfología del rostro	58
4.4.-DIMORFISMO SEXUAL	59
5.- ESTRUCTURA DE POBLACIÓN	61
5.1.-MATERIALES Y MÉTODOS	62
5.2.-CENSO DE LA POBLACIÓN	66
5.2.1 Comparación de los resultados obtenidos por los métodos de censo	73
5.3.-CLASES NATURALES DE TAMAÑO	74
5.4.-PROPORCIÓN DE SEXOS	79
5.5.-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	81
6.- CRECIMIENTO	87
6.1.-MATERIALES Y MÉTODOS	88
6.2.-CRECIMIENTO EN AMBIENTE NATURAL	88
6.3.-CRECIMIENTO EN CAUTIVIDAD	90
6.4.-FACTORES QUE AFECTAN AL CRECIMIENTO EN CAUTIVIDAD	90

6.5.-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	95
7.- MORTALIDAD	99
7.1.-MATERIAL Y MÉTODOS	99
7.2.-MORTALIDAD EN LA ETAPA DE HUEVOS	100
7.3.-MORTALIDAD EN NEONATOS	105
7.4.-MORTALIDAD EN SUBADULTOS	106
7.5.-MORTALIDAD EN ADULTOS	107
7.6.-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	108
8. HÁBITAT Y NICHOS DEL COCODRILO	113
8.1.-OCUPACIÓN DEL TERRITORIO Y DESPLAZAMIENTOS	114
8.1.1.-Materiales y métodos	114
8.1.2.-Uso del espacio por ejemplares adultos (clases III y IV)	116
Ritmo de actividad diario	122
8.1.3.-Uso del espacio por neonatos y subadultos	123
8.1.4.-Conclusiones	127
8.2.-TERMORREGULACIÓN	127
8.2.1.-Materiales y métodos	129
8.2.2.-Ritmo anual de actividad	130
8.2.3.-Ritmo diario de actividad en la estación seca	132
8.2.4.-Ritmo diario actividad estación de lluvias	133
8.2.5.-Discusión y conclusiones	134
8.3.-NICHOS TRÓFICOS	136
8.3.1.-Metodología	136
8.3.2.-Resultados	137
8.3.3.-Discusión y Conclusiones	139
9.- ETOLOGÍA	141
9.1.-METODOLOGÍA	142
9.2.-ETOGRAMA	142
9.2.1.-Conductas de mantenimiento y termorregulación	142
9.2.2.-Conductas locomotoras	145
9.2.3.-Conductas Sociales	147
9.2.3.1- Percepción pautas sociales	156
9.3.-COMPORTE	157
9.3.1.-Comportamientos de caza	157
9.3.2.-Ingestión del alimento	162
9.3.3.-Comportamiento reproductivo	162
Territorialidad y cortejo	162
Cópula	164
Excavación de nido, puesta y apertura de nido	164
9.3.4.-Cuidado parental	169
Defensa de huevos	169
Reparación de nido	170
Defensa de neonatos	170
Agresividad de las hembras reproductoras hacia hombre	171
9.3.5.-Cuidados maritales	173
9.3.6.-Comportamientos defensivos	174
9.4.-CONCLUSIÓN	174

10.- REPRODUCCIÓN	175
10.1.-MATERIALES Y MÉTODOS	176
10.2.-CRONOLOGÍA	177
10.3.-ÁREAS DE ANIDACIÓN Y ABUNDANCIA DE NIDOS	179
10.4.- VISITAS PLAYAS E INTENTOS DE ANIDACIÓN	183
10.5.-DESCRIPCIÓN DE NIDOS	184
10.6.-RELACIÓN PROFUNDIDAD DEL NIDO-TAMAÑO DE LA HEMBRA.....	186
10.7.-TEMPERATURAS DE LOS NIDOS NATURALES	187
10.8.-PUESTAS	189
10.9.-DESCRIPCIÓN DE HUEVOS.....	190
10.10.-DESARROLLO BANDA OPACA	190
10.11.-NACIMIENTO	193
10.12.-RELACIÓN ENTRE VARIABLES REPRODUCTIVAS.....	194
10.13.-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	194
Cronología	194
Playas artificiales y abundancia de nidos.....	195
Profundidad de nido-tamaño hembra.....	196
Profundidad de nido-temperatura de incubación	198
Puestas	198
Banda opaca	199
Nacimientos	199
11.- CONSERVACIÓN	201
11.1.-DATOS SOCIOECONÓMICOS DEL ESTADO APURE.....	204
11.2.-DATOS SOCIOECONÓMICOS DE LA POBLACIÓN DE EL SAMÁN DE APURE.....	205
11.3.-METODOLOGÍA	205
11.4.-RELACIONES PRETÉRITAS DE LAS POBLACIONES HUMANAS CON LOS COCODRILOS	206
11.4.1. Abundancia histórica y declinación de las poblaciones	206
11.4.2. Distribución histórica y actual.....	209
11.4.3. Usos	210
11.4.4. Caza tradicional	212
11.4.5. Caza comercial	213
11.4.6. Ataques a humanos	218
11.4.7. Imagen del cocodrilo y cultura	219
11.5.-ESTACIÓN BIOLÓGICA EL FRÍO	220
11.6.-PROYECTO DE CONSERVACIÓN DEL COCODRILO DEL ORINOCO	221
11.7.-SÍNTESIS DEL MANEJO DE JUVENILES EN EL CENTRO DE CRÍA DE LA EBF.....	228
11.8.-RELACIONES ACTUALES ENTRE LA POBLACIÓN LOCAL Y EL COCODRILO	229
11.8.1. Características de la población humana.....	229
11.8.2. Conocimientos del medio natural	230
11.8.3. Conocimientos del cocodrilo	230
11.8.4. Ataques del cocodrilo	232
11.8.5. Opiniones sobre el programa de introducción	232
11.8.6. El cocodrilo como recurso	233
11.9.-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	234
Posición frente al programa de cría	235
11.10.-RECOMENDACIONES PARA UN PROGRAMA DE MANEJO	236
11.10.1. Potencial turístico	237
11.10.2. Comercialización de productos derivados del cocodrilo	238
11.10.3. Nuevas áreas para la introducción	239

11.10.4. Refugio de Fauna Silvestre Caño Guarítico	240
11.10.5. Introducción de cocodrilos en el medio	240
11.10.6. Instalaciones para la cría de <i>C. intermedius</i>	241
12.- CONCLUSIONES GENERALES	243
13.- BIBLIOGRAFÍA	247
14.- ANEXO	277
15.- GLOSARIO DE NOMBRES VERNÁCULOS Y OTROS	283

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	1
<p>Porcentaje de publicaciones científicas de cada una de las especies del género <i>Crocodylus</i>. Basado en 424 referencias escogidas de las 2365 que contiene la “La bibliografía de la biología de los cocodrilos” publicada en 2002 por M.B. Meers (http://utweb.ut.edu/faculty/mmeers/bcb/ac.html) y recomendada por la página web del Grupo de Especialistas de Cocodrilos, así como en la bibliografía compilada para la realización de esta tesis que contiene 638 referencias</p>	
Figura 2.	2
<p>Distribución aproximada del género <i>Crocodylus</i> en el mundo. Modificado de Oaks (2004).</p>	
Figura 3.	3
<p>Relaciones filogenéticas de las especies integrantes del género <i>Crocodylus</i>. Basado en los trabajos de Oaks (2004), McAliley y Willis (2006) y Li <i>et al.</i> (2007)</p>	
Figura 4.	15
<p>Llanos del Orinoco (en rojo), Llanos Inundables venezolanos (en verde) y área de estudio (rectángulo gris)</p>	
Figura 5.	16
<p>Ubicación del área de estudio (fondo amarillo), que incluye la EBF, RFSCG, río Apure y otros cuerpos de agua muestreados</p>	
Figura 6.	17
<p>Mapa de la EBF con sus cuerpos de agua principales (azul) y zonas boscosas (verde). Línea negra continua: Límite EBF. Línea negra discontinua: Carretera Nacional. Línea negra punteada: Terraplenes. Los números indican los terraplenes mencionados en el apartado 2.1.6.</p>	
Figura 7.	19
<p>Temperaturas medias mensuales. San Fernando de Apure, SFDO. Periodo 1992-2002. Estación Biológica El Frío (EBF), 2006</p>	
Figura 8.	19
<p>Oscilación térmica media en la EBF para el año 2006</p>	
Figura 9.	20
<p>Precipitación mensual en Hato Cañafístolo (1969-2004), San Fernando de Apure, SFDO (1992-2002) y EBF (2006)</p>	
Figura 10.	21
<p>Variación mensual de la humedad, medida en %, en San</p>	

	Fernando de Apure (SFDO1992-2002) y en la EBF en el año 2006	
Figura 11	Oscilación de precipitación y. humedad en la EBF	21
Figura 12	Evaporación mensual en Hato Cañafístolo (1980-1996) y San Fernando de Apure (1992-2002).	22
Figura 13	Velocidad mensual del viento medida a 12 m del suelo en San Fernando de Apure durante el periodo 1992-2002	22
Figura 14	Microrelieve de banco, bajío y estero según Ramia (1967)	24
Figura 15	Izquierda: aguas claras del caño Guaritico. Derecha: aguas blancas del río Apure. Foto Rafael Antelo	26
Figura 16	Desembocadura del caño Guaritico en el río Apure donde puede apreciarse la mezcla de aguas claras del primero (izquierda) con las aguas blancas del segundo (derecha). Foto Sergio Balado	26
Figura 17	Vista aérea de la desembocadura de Caño Guaritico (G) en el río Apure (A). Nótese la intrusión de aguas blancas (B) del Apure sobre las aguas claras (C) del Guaritico. A la derecha de la imagen se observa el terraplén (T) levantado para evitar los desbordes de Guaritico hacia la sabana. Foto Rafael Antelo	27
Figura 18	Vista aérea del río Apure que se desborda y entra en la sabana en el punto señalado con una flecha. A ambos lados del río puede observarse el bosque de galería característico y las sabanas inundadas. Foto Rafael Antelo	27
Figura 19	Punto de ruptura de terraplén que orla el río Apure, cuyo cauce aparece al fondo. En primer plano se ve el rastro de la avenida de la irrupción de las aguas en la sabana. Fotografía tomada en la época seca por Rafael Antelo	28
Figura 20	Mapa del norte de la EBF. En rojo aparecen marcados los terraplenes con la numeración que sigue el texto del apartado 2.1.7, en línea azul continua los cursos de agua y lagunas, en línea azul discontinua los “cañitos”. Las flechas azules señalan los desbordes y dirección de la riada en época de lluvias, básicamente en sentido O-E	29

Figura 21.....	30
Izquierda: Aguas del caño Guaritico (G) que han desbordado el terraplén (T). Derecha: Aguas del caño Caicara que también has desbordado el terraplén y corren hacia la sabana (T). Fotos Rafael Antelo	
Figura 22.....	30
Aguas del río Apure (A) que han roto el terraplén (flecha) e inundan la sabana inundada. C es un caño pequeño o cañito. Foto Rafael Antelo.	
Figura 23.....	32
Corte transversal teórico entre dos caños, unos funcional y otro inactivo, que muestra las distintas unidades fisiográficas de terreno y la vegetación típicamente asociada. A.- Bosques y arbustedas (<i>Bromelio chrysanthae-Platymiscietum pinnati</i>). B.- Mata 2.C.- Pajonal de banco (<i>Cassio-Elioneuretum tripsacoides</i>). D.- Orla de mata (<i>Randio venezuelensis-Annonetum jahnii</i>). E.- Vegetación de cima de bajío (<i>Sphilantho-Paspaletum orbiculati</i>). F.- Vegetación de fondo de bajío (<i>Ludwigio sedioidis-Eichhornietum diversifoliae</i>). G.- Juncal (<i>Eleocharidetum mutatae</i>). H.- Juncal (<i>Eleocharidetum interstinctae</i>). I.- Boral (<i>Eichhornietum azureae</i>). J.- Comunidad flotante (<i>Pistio-Salvinietum auriculatae</i>). K.- Bosque de galería (<i>Nectandro-Duguetiuetum riberensis</i>) L.- Comunidad de mangle (<i>Coccolobetum obtusifoliae</i>). M.- Viboral (<i>Panico-Imperatetum contractae</i>). Modificado de Ayarzagüena (1983) y Galán de Mera (2007)	
Figura 24.....	38
Los frecuentes incendios forman parte inherente del paisaje de Los Llanos durante la estación seca. Foto Rafael Antelo.	
Figura 25.....	39
Izquierda. Colonia reproductiva de garza blanca (<i>Casmeroduis albus</i>) sobre el caño Macanillal, año 2003. Derecha. Pareja de pollos en el nido. Fotos Rafael Antelo	
Figura 26.....	42
Representación esquemática de los cercados de jóvenes y subadultos en la EBF. Los triángulos grises representan las zonas de sombra y los sombreados azules las tanquillas	
Figura 27.....	45
Vista ventral de un ejemplar de <i>C. intermedius</i> joven donde se muestra las medidas corporales tomadas. Foto Eduardo Paparoni	
Figura 28.....	45
Cráneo de <i>C. intermedius</i> adulto. Se muestran las medidas cefálicas tomadas. Foto Rafael Antelo	

Figura 29.....	47
<p>En el pasado era frecuente encontrar grandes ejemplares de cocodrilo del Orinoco, actualmente muy escasos. Fotografía procedente del Estado Guárico, cortesía de la Sra. Rosario Cardozo</p>	
Figura 30.....	48
<p>Arriba: Vista lateral del cráneo de <i>C. intermedius</i>. Nótese la concavidad del hocico, el 4° diente mandibular externo al maxilar y el aspecto general hidrodinámico. LC 52,1 cm. Abajo: Vista lateral de un cráneo de <i>C. acutus</i> de 38 cm de LC. Presenta una protuberancia preocular ausente en <i>C. intermedius</i> y el aspecto general más robusto. Foto superior Rafael Antelo, foto inferior Álvaro Velasco.</p>	
Figura 31.....	48
<p>Comparación de la sínfisis mandibular en <i>C. acutus</i> (izquierda) y <i>C. intermedius</i> (derecha). En el primer caso la unión se produce a nivel del 4° diente mandibular y del 6° diente en la especie que nos ocupa. Fotos Álvaro Velasco (izquierda) y Rafael Antelo (derecha)</p>	
Figura 32.....	50
<p>Posición de las placas dérmicas en jóvenes. Nótese el color blanco del vientre, sin manchas. Foto superior Rafael Antelo, inferior Eduardo Paparoni.</p>	
Figura 33.....	50
<p>Disposición y forma de las placas post-occipitales y cervicales en <i>C. intermedius</i>. La combinación 4 placas post-occipitales y 4-2 cervicales es la disposición más frecuente, aunque se presentan variaciones. Foto José Ayarzagüena.</p>	
Figura 34.....	51
<p>Disposición y estructura de las placas dorsales en <i>C. intermedius</i>. Foto Rafael Antelo</p>	
Figura 35.....	52
<p>Detalle de las placas ventrales de un <i>C. intermedius</i> joven. Los círculos negros señalan la posición de los ISOs. Foto Rafael Antelo</p>	
Figura 36.....	52
<p>Se muestran los tres tipos de placas dérmicas que se encuentran en la cola del cocodrilo del Orinoco, en vista dorsal (el animal ha sido desollado mediante una incisión longitudinal a lo largo de la zona ventral). a) Placas modificadas en forma de quilla de las crestas dobles dorsolaterales; b) placas aquilladas del dorso y los flancos sin modificaciones; c) las placas planas</p>	

	de la región ventral de la cola. Foto José Ayarzagüena	
Figura 37	53
	Piel de la cola de <i>C.intermedius</i> . Puede observarse las placas dérmicas modificadas de las crestas dorsales dobles y sencilla con su forma triangular, que se levantan sobre la superficie general el cuerpo. Foto José Ayarzagüena	
Figura 38	53
	Detalle de la última cresta caudal doble (en primer plano) y la primera cresta caudal sencilla de un neonato. Puede observarse el inicio del proceso de división por el cual la cresta sencilla pasa a convertirse en doble. Foto Rafael Antelo	
Figura 39	54
	Placas que recubren la extremidad posterior en <i>C. intermedius</i> . Obsérvese las placas en forma de espolones que recorren la sección latero posterior de la misma. Foto José Ayarzagüena	
Figura 40	56
	Relación entre LCC y LT en 405 ejemplares de <i>C. intermedius</i>	
Figura 41	56
	Relación entre LCC y LC en 370 ejemplares de <i>C. intermedius</i>	
Figura 42	57
	Relación LCC/LC en base a una muestra de 72 cocodrilos colombianos y 23 venezolanos con tamaño superior a 100 cm de LCC	
Figura 43	59
	Variación del Índice bucal respecto al crecimiento	
Figura 44	59
	Determinación del sexo de los cocodrilos mediante palpación de la cloaca. A la izquierda el clítoris (flecha) de un ejemplar de 112, 5 cm de LT. A la derecha el pene de un ejemplar de 114 cm de LT. Fotos Rafael Antelo	
Figura 45	71
	Evolución de las nidadas encontradas en la EBF y RFSCG en el periodo 1996-2007. Sobre cada punto se indica en número de nidadas encontradas en la EBF	
Figura 46	78
	Proporciones de Clases de tamaño esperadas y observadas en el Área de estudio y en los sectores Macanillal-Ramera y Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (RFSCG).	

Figura 47.....	89
Detalle de una piscina del centro de cría de EBF para crecimiento de neonatos y subadultos pequeños. Foto Rafael Antelo	
Figura 48.....	89
Crecimiento comparado de machos (verde oscuro) y hembras (verde claro) de <i>C. intermedius</i> . La línea roja señala la edad a la que teóricamente alcanzan la talla adulta (250 cm).	
Figura 49.....	91
Datos de crecimiento durante los primeros 12 meses de vida de 4 cohortes distintas (2003-2006). Cada punto representa la media de crecimiento de una cohorte a una determinada edad en meses, comenzando a contar en el mes después del nacimiento (junio es el mes 0).	
Figura 50.....	92
Tasa de crecimiento en juveniles de <i>C. intermedius</i> en la EBF. El recuadro azul marca el periodo donde disminuyen las tasas del crecimiento (el valor de cada punto indica la tasa de crecimiento diaria calculada como la diferencia de tamaños entre dicha fecha y la anterior medición, dividido por el número de días transcurridos).	
Figura 51.....	92
Temperaturas promedio mensuales del agua y del aire en el EBF. Año 2006.	
Figura 52.....	94
Temperaturas mínimas mensuales del agua en la EBF, año 2006	
Figura 53.....	94
Comparación de la amplitud térmica mensual de las temperaturas del aire (San Fernando de Apure 1992-2002) y del agua (tanques de EBF a 22 cm profundidad en 2006). Cálculo a partir de la diferencia entre la temperatura máxima y mínima diaria	
Figura 54.....	96
Comparación de las curvas de crecimiento de machos de <i>C. intermedius</i> en EBF-CG con las de otros cocodrilos. Curvas basadas en datos de Webb <i>et al.</i> (1978) para <i>C. porosus</i> ; de Cott (1961) para <i>C. niloticus</i> ; de Webb <i>et al.</i> (1983b) para <i>C. johnstoni</i> , de Rottes <i>et al.</i> (1991) para <i>A. mississippiensis</i> y de Hall y Portier (1994) para <i>C. novaeguineae</i> .	

Figura 55.....	101
A y B) Huevos y nido depredados por mato. Nótese la piel mudada junto al huevo y el huevo más fragmentado que en el caso de la depredación por oso hormiguero. Fotos Rafael Antelo	
Figura 56.....	102
Oso palmero u hormiguero adulto (<i>Myrmecophaga tridactyla</i>). Las termitas y hormigas en que basa su dieta pueden conducirlo hasta una cámara de huevos de cocodrilo, los cuales rompe con sus garras para chupar su vitelo. Foto Tony Crocetta. .	
Figura 57.....	102
A.- Huevo depredado por oso palmero. Nótese que la ruptura de la cáscara es limpia. B.- Nido depredado por oso palmero, es característico el considerable tamaño del hueco que abre para depredar. Fotos Rafael Antelo	
Figura 58.....	103
Caricare (<i>Caracara plancus</i>) alimentándose de un huevo de terecay (<i>Podocnemis unifilis</i>) en la EBF. Fotografía de Peter Frijlink	
Figura 59.....	104
Neonato de terecay (<i>P. unifilis</i>) emergiendo del nido en una de las playas artificiales construida en EBF para el anidamiento de <i>C. intermedius</i> . En el momento de excavar sus nidos, las terecayes grávidas pueden coincidir con puestas de cocodrilo del Orinoco y romper involuntariamente algunos huevos. Fotografía tomada a orillas de la Laguna de la Ramera el 28-04-08 por Rafael Antelo	
Figura 60.....	104
En ocasiones las hembras de cocodrilo realizan sus puestas junto a otras nidadas, provocando la ruptura de algunos huevos. Foto Rafael Antelo	
Figura 61.....	106
Las pirañas y otros peces carnívoros pueden producir serios daños a los neonatos, como mutilaciones de cola, extremidades y región gular. Las fotografías muestran neonatos capturados en el río Cojedes, sector la Batea, en los años 1990 y 1991. Fotos José Ayarzagüena	
Figura 62.....	107
Anaconda (<i>Eunectes murinus</i>) de entre 4 y 5 m asfixiando a un caimán de anteojos adulto (<i>Caiman crocodilus</i>) de 2 m en	

	la EBF. Foto Tony Crocetta.	
Figura 63	1: Cráneo de <i>Caiman crocodilus</i> (Longitud del cráneo, LC = 26,7 cm). 2: Cráneo de <i>Crocodylus intermedius</i> (LC= 52,4 cm). 3: Espaldar de <i>Podocnemis expansa</i> (Longitud de la proyección recta del espaldar, LPRE= 62,1 cm). 4: Espaldar de <i>P. unifilis</i> (LPRE= 44,1 cm). 5: Espaldar de <i>P. vogli</i> (LPRE= 25,2 cm). 6: <i>Pomacea</i> cf. <i>urceus</i> altura 6,9 cm. 7: <i>P.</i> cf. <i>dolioides</i> altura 3,5 cm. Todos los ejemplares presentados en la figura son adultos y las diferencias de tamaño entre individuos del mismo orden evidentes. Las especies 2,3, 4 y 6 son más abundantes o exclusivas de ambientes lóticos, mientras que 1, 5 y 7 son características de aguas lénticas. Foto Rafael Antelo.	115
Figura 64	Placas cervicales de un subadulto de <i>C. intermedius</i> perforadas y atravesadas por una funda plástica que evita que el cable de acero pueda rasgar los tejidos del cuello. Foto Amelia Linares.	115
Figura 65	Emisor fijado sobre las escamas cervicales de un subadulto de <i>C. intermedius</i> . Foto Amelia Linares	116
Figura 66	Fotografía aérea que muestra un tramo de 3,5 km del sinuoso cauce del caño Guaritico, los círculos rojos señalan la posición de los charcos dentro del caño. Imagen cortesía de INVEGA C.A.	117
Figura 67	Cocodrilo del Orinoco adulto soleándose parcialmente en el charco de un cañito, cuyo lecho aparece ya seco en primer plano. Este cauce actúa como desagüe de la Laguna de la Ramera. Foto tomada a mediados del periodo seco, el 2 de febrero de 2008 por Edouard Paiva	118
Figura 68	Ejemplar adulto de cocodrilo del Orinoco soleándose en la orilla de la laguna de la Ramera junto a caimanes de anteojos subadultos y adultos. Fotografía tomada el 17-02-07 por Edouard Paiva	119
Figura 69	Cuatro cuevas diferentes utilizadas por cocodrilos adultos. Las 2 de la parte superior se fotografiaron en un barranco del caño Guaritico y las 2 de abajo en la orilla caño Matiyure.	120

	Los cocodrilos utilizan estas cuevas durante el día evitando las altas temperaturas, y las abandonan por la noche. Fotos Rafael Antelo.	
Figura 70.....		122
	Fotografía aérea de los alrededores de la sede de la EBF. Las líneas punteadas rojas con el fondo verde marcan la probable área de campeo de dos adultos durante todo el año. Tanto el macho como la hembra se acercaron en diferentes años a las jaulas de cocodrilos reproductores de la EBF durante el periodo de celo. Imagen cortesía de INVEGA C.A.	
Figura 71.....		123
	Ritmo de actividades diario de los cocodrilos adultos durante el mes de abril. La línea verde representa la temperatura del aire medida en el suelo el 07-04-05.	
Figura 72.....		123
	Neonatos de <i>C. intermedius</i> en la orilla del caño Macanillal, protegidos por la paja caimanera <i>Hymenachne amplexicaule</i> . Foto Moisés Rivas	
Figura 73.....		125
	<i>C. intermedius</i> joven soleándose sobre un tronco en el río Apure, cerca de la boca del Caño Guaritico. Gracias a la placa de identificación EBF1082, que aparece aumentada en el ángulo inferior derecho de la fotografía, pudo comprobarse la fecha y punto de liberación. Foto tomada el 22-06-06 por Fernando Gil.	
Figura 74.....		126
	<i>C. intermedius</i> joven radio-marcado dentro de una cueva anegada a orillas del Caño Guaritico. Abajo y a la izquierda puede observarse la posición de la cueva en el barranco. Sobre el cuello del ejemplar se observa el emisor de color naranja. Estas oquedades son naturales, provocadas por la erosión del río, los subadultos no las excavan. Fotografía tomada el 11-04-06 a las 10.00 am por Rafael Antelo.	
Figura 75.....		126
	Subadulto de <i>C. intermedius</i> – tercero empezando a contar desde abajo- compartiendo área de soleamiento con adultos de <i>C. crocodilus</i> y galápagos (<i>P. vogli</i>). Los cocodrilos se distinguen fácilmente de los caimanes por el hocico más alargado y estrecho de los primeros. Foto Catalina Gómez, tomada en la EBF.	
Figura 76.....		131
	Relación entre el número de observaciones de soleamiento	

	distribuidas por meses y de la media mensual de la temperatura del aire en San Fernando de Apure (periodo 1992-2002)	
Figura 77	131
	Número de cocodrilos soleándose y su relación con la media de la amplitud térmica mensual del agua (verde claro) en la EBF, año 2006 y del aire (verde oscuro) en San Fernando de Apure (1992-2002).	
Figura 78	132
	Observaciones puntuales de soleamiento en la estación seca (Dic-Abr). En verde claro, temperatura promedio del aire durante la estación seca; en verde oscuro, temperatura promedio del agua durante la estación seca; rectángulos morados, n° de observaciones.	
Figura 79	133
	Porcentaje de cocodrilos soleándose a lo largo de los días 7 y 8 de abril de 2005 (estación seca) en la laguna La Ramera. La línea verde clara representa las temperaturas del aire tomadas al sol en el suelo (día 7) y a 25 cm de altura (día 8) y la línea verde oscura la temperatura del agua a 25 cm de profundidad.	
Figura 80	134
	Observaciones de soleamiento en la estación de lluvias (May-Nov). En verde claro, temperatura promedio del aire durante la estación de lluvias; en verde oscuro, temperatura promedio del agua durante la estación de lluvias; rectángulos, n° de observaciones.	
Figura 81	138
	Arriba. Adulto con un chigüire recién muerto en la boca. Foto tomada el 21-07-06 en la Laguna de la Ramera por Pierre-Francois Burgermeister. Derecha. Ejemplar adulto de <i>C. intermedius</i> con un oso palmero (<i>Mymecophaga tridactyla</i>). Foto tomada el 29-07-06 por Eelke Visscher.	
Figura 82	139
	Hembra adulta de <i>C. intermedius</i> con una carroña de chigüire (<i>Hydrochaeris hydrocheris</i>). Foto tomada el 16-02-06 en la Laguna de los Españoles por Rafael Antelo.	
Figura 83	142
	La mayoría de los cocodrilos observados en la naturaleza adoptan la pauta aboyado sólo con cabeza emergida. Dibujo de Ana Ramos.	
Figura 84	142
	En ocasiones los machos adultos exhiben la parte dorsal de	

	su cuerpo en toda su longitud durante el periodo de cortejo. También puede interpretarse como una pauta de soleamiento. Dibujo de Ana Ramos	
Figura 85.....		143
	Subadulto de <i>C. intermedius</i> sumergido en un tanque de la EBF junto a pirañas o caribes <i>Pygocentrus cariba</i> . Foto Tony Crocetta	
Figura 86.....		144
	Macho adulto de cocodrilo del Orinoco soleándose en la orilla del caño Mucuritas, Estación Biológica El Frío. Fotografía tomada por Daniel González	
Figura 87.....		144
	Neonato de cocodrilo del Orinoco, señalado con una flecha roja, soleándose sobre el dorso de su madre. Puede apreciarse el hábitat característico de los recién nacidos, dominado por vegetación acuática del tipo <i>Eichhornia</i> sp. caño Macanillal, Estación Biológica El Frío. Foto Rafael Antelo	
Figura 88.....		145
	La pauta de solearse parcialmente es frecuente antes de iniciar el soleamiento o en cuerpos de agua donde las orillas no están bien definidas. Dibujo Ana Ramos.	
Figura 89.....		146
	Cuando los cocodrilos no están sometidos a ninguna amenaza se desplazan por tierra andando pausadamente. Dibujo de Ana Ramos	
Figura 90.....		146
	Cuando las hembras de cocodrilo del Orinoco necesitan salir de forma explosiva del agua para defender sus crías o su nido emplean la pauta galopar. Dibujo Ana Ramos.	
Figura 91.....		148
	Macho adulto de <i>C. intermedius</i> emitiendo un ronquido. Tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvéé	
Figura 92.....		149
	Hembra de cocodrilo del Orinoco emitiendo un gruñido boca abierta al tiempo que se abalanza sobre el investigador para defender sus crías. Se propulsa hacia delante con violentos movimientos laterales de la cola. Caño Macanillal, Estación Biológica El Frío. Fotografía Daniel González.	
Figura 93.....		149
	Cocodrilo adulto sumergiéndose al tiempo que exhala aire	

	por la boca produciendo burbujas en la superficie del agua. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée	
Figura 94.....		150
	Imagen tomada a baja velocidad que muestra a un cocodrilo, ya sumergido, realizando un geiser nasal. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée	
Figura 95.....		151
	Macho de <i>C. intermedius</i> realizando la exhibición de cola arqueada. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée	
Figura 96.....		152
	Hembra de cocodrilo del Orinoco defendiendo su nido, pueden apreciarse los violentos movimientos de su cola que provocan turbulencias en el agua, entendemos como de intimidación. Caño Matiyure, Hato El Cedral. Fotografía tomada por César Barrio	
Figura 97.....		153
	Pareja de adultos mantenidos en cautividad en Estación Biológica El Frío. Los ejemplares rozan suavemente sus hocicos como paso previo a la cópula. Fotografía Rafael Antelo	
Figura 98.....		154
	Cocodrilo del Orinoco hembra con su prole amenaza el investigador inflando su cuerpo, sin duda para proteger a las crías. Caño Macanillal, Estación Biológica El Frío. Fotografía Rafael Antelo	
Figura 99.....		154
	Esta pareja de adultos en pleno cortejo, nada dando vueltas en la estación de cría de la EBF. Foto Rafael Antelo, EBF	
Figura 100.....		155
	Macho adulto realizando una exhibición de vibraciones dorsales subaudibles. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée.	
Figura 101.....		156
	Macho adulto realizando una exhibición de golpeo de agua con la cabeza. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée	
Figura 102.....		158
	En la parte superior de la figura se aprecia la primera fase de la cacería, con el cocodrilo en forma de “U” invertida. En	

	la parte inferior se observa al cocodrilo con todo el cuerpo estirado y atrapando un pez. Dibujo Ana Ramos.	
Figura 103.		159
	Fase final de la caza mediante la técnica de corral semicircular corporal. La imagen ilustra el momento en que el cocodrilo ha completado el encierro de los peces entre su cuerpo y la orilla. Dibujo Ana Ramos	
Figura 104.		160
	Cocodrilo del Orinoco adulto practicando caza a la espera en una de las compuertas de la EBF. Fotografía tomada el 18-11-08 por Edouard Paiva.	
Figura 105.		162
	Para facilitar la ingestión del alimento los cocodrilos tienden a levantar la cabeza y en ocasiones la cola. Dibujo Ana Ramos	
Figura 106.		163
	Macho adulto en plena exhibición de cortejo con la cola arqueada mientras realiza un golpeo de agua con la cabeza. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvé	
Figura 107.		165
	Hembra de cocodrilo del Orinoco momentos antes de realizar la puesta de huevos, obsérvese la cloaca hinchada. Fotografía tomada a las 2.00 am por Edouard Paiva en la orilla de la Laguna La Ramera	
Figura 108.		166
	Nido abierto por la hembra, se observan sus huellas, restos de huevos y dos neonatos. Es posible que la aparición del investigador impidiera a la madre conducir las crías hasta el agua. Orilla del caño Macanillal, EBF, foto Rafael Antelo.	
Figura 109.		167
	Aspecto de la apertura umbilical de dos neonatos que estuvieron sepultados por un periodo de unos 10 días antes de ser desenterrados por el investigador. Foto Samuel Maldonado	
Figura 110.		168
	Los huevos de este nido no fueron desenterrados por la madre provocando la muerte de 7 nonatos (abajo), sólo uno consiguió sobrevivir (arriba) probablemente debido a que su desarrollo fue más lento	

Figura 111.	Hembra de cocodrilo del Orinoco vigilando su puesta a orillas de la laguna de la Ramera. Foto Rafael Antelo, EBF	169
Figura 112.	Amenazadora hembra de cocodrilo del Orinoco que se encontraba junto sus crías y al percibir la presencia humana salió violentamente del agua tras realizar un corto galope. Foto Samuel Maldonado, Laguna de La Ramera, EBF	171
Figura 113.	Cronograma de la reproducción de <i>C. intermedius</i> en la EBF relacionado con los periodos húmedo y seco Se incluye el periodo de permanencia de la crías con las hembras.	178
Figura 114.	Fecha de la puesta de <i>C. intermedius</i> en la EBF en el periodo 2003-2007.	178
Figura 115.	Cronología de eclosión en la incubadora de EBF	179
Figura 116.	Curva de la Chiricoca, caño Guaritico, 29-04-05. Primer nacimiento de <i>C. intermedius</i> registrado en la RFSCG desde que comenzara el programa de introducción de cocodrilos. Foto Rafael Antelo	180
Figura 117.	Fotografía aérea que muestra la conexión entre el caño Macanillal y la laguna de la Ramera, zona con mayor número de hembras reproductoras activas en el área de estudio y una de las más altas del mundo. Los puntos amarillos señalan la ubicación en la EBF de las playas formadas con arena aportada para favorecer la construcción de nidos. Imagen cortesía de INVEGA C.A.	181
Figura 118.	Montón de arena, de aproximadamente 2 x 2 m, que fue llevado a la orilla de caño Macanillal por personal de la EBF. Obsérvese una hembra de <i>C. intermedius</i> vigilando su futura playa de puesta en posición de aboyado sólo con cabeza emergida . Foto Rafael Antelo	181
Figura 119.	Mismo lugar que la figura anterior (caño Macanillal) pero 1 mes después. El montón ya está extendido en forma de playa debido a las visitas de las hembras, nótese las huellas de cocodrilo sobre la arena. Foto Rafael Antelo.	182

Figura 120.	182
	Iguana excavando su nido en una de las playas habilitadas para <i>C. intermedius</i> . Foto Rafael Antelo	
Figura 121.	183
	Huellas de cocodrilo sobre el terraplén o dique. Presumiblemente pertenecen a una hembra buscando una playa donde poner sus huevos. Foto Rafael Antelo.	
Figura 122.	184
	Amago de nido excavado en una playa en de la laguna de La Ramera. Foto Rafael Antelo.	
Figura 123.	185
	Nido de cocodrilo del Orinoco encontrado el 26-01-06 en la laguna de la Ramera de 44 cm de profundidad y con 36 huevos	
Figura 124.	187
	Relación entre la profundidad del nido y el tamaño de la hembra. Se muestra el coeficiente de correlación y la ecuación que relaciona ambos parámetros en Agropecuaria Puerto Miranda	
Figura 125.	188
	Variación media de las temperaturas ambientales y del interior de un nido en un periodo de 24 horas. Se presentan datos agrupados de 8 nidos distintos, a los que se realizaron 232 mediciones a lo largo del periodo de incubación (feb-abr).	
Figura 126.	188
	Variación de la temperatura del aire (Ext.) y a intervalos de 10 cm de profundidad medidos sobre la misma vertical. Temperaturas medidas el 14-04-08.	
Figura 127.	189
	Correlación entre la profundidad en cm y la oscilación térmica en un nido de la EBF	
Figura 128.	191
	Huevo de cocodrilo del Orinoco. Nótese la sustancia mucosa que cuelga de uno de los polos, señal de que fue puesto la noche anterior. Foto Rafael Antelo.	
Figura 129.	191
	Huevo de cocodrilo Orinoco con banda opaca. Foto tomada el 4º día de incubación. Foto Rafael Antelo.	
Figura 130.	192
	Relación entre el número de días de incubación y el porcentaje	

	medio de longitud del huevo cubierto por la banda opaca. Realizado en base a medidas tomadas a 9 huevos incubados entre 29,5 y 31 °C	
Figura 131.		192
	Desarrollo en el tiempo de la banda opaca en un huevo de cocodrilo del Orinoco. S: Cara superior del huevo. I: Cara inferior. Los números indican el día de incubación.	
Figura 132.		193
	Cocodrilos gemelos nacidos el 20-05-06 en la EBF que murieron al día siguiente, estaban unidos por la apertura umbilical. Foto Rafael Antelo	
Figura 133.		197
	Huella de cocodrilo sobre el terraplén. Foto Rafael Antelo	
Figura 134.		202
	Mapa del área de estudio donde se muestra la situación de los núcleos humanos poblados, de la EBF y del RFSCG	
Figura 135.		204
	Mapa político de Venezuela y del Estado Apure. Circulo rojo área de estudio	
Figura 136.		207
	Decenas de pieles de cocodrilo del Orinoco almacenadas en San Fernando de Apure durante el periodo de cacería comercial. Foto cortesía de David S. Lee.	
Figura 137.		207
	Cocodrilos del Orinoco sacrificados para aprovechar su piel durante la década de 1940. Fotografía tomada a orillas del río Apure, a la derecha de la misma puede observarse a un caimanero empuñando un hacha con la que remataban a los cocodrilos heridos. Imagen cortesía de David S. Lee.	
Figura 138.		210
	Distribución histórica (fondo verde) y actual (puntos negros) del cocodrilo del Orinoco. En morado los nombres de las tres poblaciones más importantes. Basado en los trabajos de Ramírez <i>et al.</i> (1977), Godshalk (1978), Medem (1981 y 1983) Franz <i>et al.</i> (1982), Thorbjarnarson y Hernández (1992), Lugo (1995), Seijas (1998), Llobet y Seijas (2002), Rodríguez (2002), Rodríguez y Ramírez (2002), Ávila (2008), Jiménez-Oraá <i>et al.</i> (2008) y este trabajo.	
Figura 139.		211
	En nuestros días ya apenas se consideran a los dientes de cocodrilo como contraveneno, sin embargo es posible	

	encontrarlos en El Mercado Indígena de Pto. Ayacucho, donde son vendidos como fetiches. Fotografía Edouard Paiva.	
Figura 140.		213
	Fija o fisga caimanera utilizada en el periodo de cacería comercial. Foto Marcos Escudero.	
Figura 141.		217
	Fuente decorada con esculturas de cocodrilos ubicada en San Fernando de Apure, donde el comercio de cueros de <i>C. intermedius</i> fue una actividad económica de gran importancia en el segundo tercio del siglo XX. Foto Luis Ramos Zibert.	
Figura 142.		217
	Cocodrilo capturado en el caño Guaritico durante la época de caza comercial. Foto cedida por A. Deigwitz Maldonado	
Figura 143.		221
	Instalaciones de la Estación Biológica El Frío. Al fondo, en la terraza del hotel, se observa al fallecido Julio García, a quien recuerdo en estas líneas. Fotos de Eduardo Paporani (grande) y Ricardo Matamoros (pequeña)	
Figura 144.		222
	El autor con Joselo, un macho de cocodrilo del Orinoco de 405 cm de LT mantenido en cautividad en las instalaciones de la EBF. La adquisición de este ejemplar en 1977 supuso el inicio del programa de conservación de <i>C. intermedius</i> en la EBF. Foto Gabriel Osorio	
Figura 145.		223
	Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico, donde puede apreciarse las extensas playas que se forman en la época seca. Foto José Manuel Sánchez (grande) y Rafael Antelo (pequeña)	
Figura 146.		224
	Primera liberación de cocodrilos, realizada el 17 de abril de 1990 en el caño Macanillal, EBF. Al fondo José Ayarzagüena y María Muñoz. De rodillas el fallecido Gilberto Ríos. De espaldas Alfredo Morales. Foto Andrés E. Seijas.	
Figura 147.		225
	Porcentaje de cocodrilos introducido en cada una de las áreas que integran la población. Periodo 1990-2007.	
Figura 148.		226
	Nacimiento de un cocodrilo del Orinoco en las instalaciones de la EBF. Foto Tony Crocetta.	

Figura 149.226

Liberación de una hembra de *C. intermedius* de 251 cm de LT en el caño Macanillal con fecha 22 de abril de 2006. Este ejemplar fue introducido en el RFSCG en fecha desconocida y capturado por un pescador que lo mantuvo en cautividad por un periodo de 6 años. Posteriormente la Guardia Nacional requisó el animal y se lo entregó a la EBF. Foto Rafael Antelo

Figura 150.227

Porcentajes de la procedencia de los cocodrilos introducidos en la población EBF-CG según criaderos. Periodo 1990-2007

Figura 151.229

Manejo de juveniles en la EBF. Arriba a la izquierda midiendo, abajo alimentándose de piraña y a la derecha pesando. Foto superior izquierda José M. Arcos, foto inferior izquierda Christoph Schmidt, foto derecha Eduardo Paparoni.

Figura 152.236

Los ataques de cocodrilos a humanos son infrecuentes, aunque su número puede aumentar si la población de cocodrilos en el área de estudio continua creciendo. En la foto se muestra la pierna de un pescador mordida, presuntamente, por un cocodrilo en el caño Guaritico. Foto Carolina Madriz.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.....	39
Muestra, en porcentaje, la extensión de las distintas unidades fisiográficas presentes en el área de estudio antes y después de la construcción de los terraplenes. Modificado de Chacón (2007).	
Tabla 2.....	46
Relación y procedencia de las medidas biométricas utilizadas para este estudio. ICNUC Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad de Colombia. UNELLEZ: Universidad Nacional de los Llanos Ezequiel Zamora. EBTRF: Estación de Biología Tropical Roberto Franco. FMNHC Field Museum of Natural History of Chicago. MHNLS. Museo de Historia Natural La Salle. EBRG: Estación Biológica Rancho Grande.	
Tabla 3.....	55
Medidas al nacimiento, los tamaños conocidos del macho y hembra de mayor tamaño y las dimensiones máximas teóricas que debe haber alcanzado <i>C. intermedius</i> en el pasado. *Valores estimados en base a fotografías y medidas.	
Tabla 4.....	56
Correlaciones e índices de regresión de las variables LT, LCC y LC.	
Tabla 5.....	57
Correlación e índice de regresión de las variables LCC/LC para ejemplares colombianos y venezolanos mayores de 100 cm de LCC.	
Tabla 6.....	58
Relación entre la longitud total (LT) y la longitud de la cabeza (LC) en varias especies de crocodylidos. Los valores están modificados de los trabajos originales de modo que sean números enteros.	
Tabla 7.....	64
Cursos de agua y lagunas muestreadas con indicaciones de la fecha, kilómetros de recorrido, velocidad y coordenadas UTM del punto inicial y final de cada muestreo.	
Tabla 8.....	68
Cocodrilos observados, referidos, contados y densidad obtenida (D) en cada curso de agua muestreado.	

Tabla 9.....	69
Estimación del censo de población por el Método I. A los tramos fluviales que son hábitat potencial se les aplica una población de acuerdo la densidad general obtenida para el área de estudio (0,45 Ind /km)	
Tabla 10.....	70
Estimación del índice de inserción de <i>C. intermedius</i> en áreas bien muestreadas.	
Tabla 11.....	72
Nidos vistos, referidos y estimados en el área de estudio durante los años 2005 y 2006.	
Tabla 12.....	73
Valores utilizados para calcular el tamaño de la población según el método de Chabreck (1966). N= Número de nidos; A= Porcentaje de adultos en la población, 100% en este caso; F= Porcentaje de hembras introducido en la población periodo 1990-2000. En el sistema hidrológico caño Macanillal- laguna de la Ramera se utiliza la proporción de sexos encontrada en el apartado 5.3 de 2,6 hembras por macho; E= Porcentaje de hembras que se reproducen en la población, valor tomado de Thorbjarnarson y Hernández (1993a); P= Tamaño de la población. I= Número de juveniles introducidos entre 1990-2000. % = Porcentaje de éxito de inserción (P/I). LT= Longitud total promedio (en cm) de los juveniles introducidos.	
Tabla 13.....	73
Comparación de los resultados obtenidos en densidad de cocodrilos, % de éxito de inserción y estimación del número de individuos obtenido por los cuatro métodos de censo.	
Tabla 14.....	75
Definición de las clases naturales de tamaño en <i>C. intermedius</i> en base a LT (Longitud total), LCC (Longitud cabeza-cloaca) y LC (Longitud cabeza). Los valores de LC están redondeados para facilitar su aplicación práctica en el campo.	
Tabla 15.....	76
Cocodrilos introducidos en los sectores caño Macanillal y laguna de la Ramera de Estación Biológica y caños Guaritico y Setenta (RFSCG) con indicación del tamaño en cm de los individuos. Datos cortesía de A. Velasco (com. pers.)	

Tabla 16.....	76
Porcentajes (%) esperados en cada Clase de tamaño del área de estudio, sector Macanillal - La Ramera y RFSCG.	
Tabla 17.....	77
Distribución de las clases de cocodrilos en las distintas áreas muestreadas. N.D. Indeterminadas.	
Tabla 18.....	77
Porcentaje (%) de cocodrilos observado en cada clase de tamaño en los distintos sectores del área de estudio.	
Tabla 19.....	80
Proporción de sexos de los cocodrilos introducidos, obtenida en muestreos aleatorios y calculada según el número de machos involucrados en la paternidad de 8 nidos. n= número de cocodrilos de sexo conocido.	
Tabla 20.....	82
Densidades de cocodrilos en C. Macanillal (EBF) y C. Guaritico según distintos autores. Entre paréntesis n° de kilómetros censados	
Tabla 21.....	85
Estructura de las distintas poblaciones de <i>C. intermedius</i> estudiadas. * Entre Camoruco-La Batea (1992) y La Batea-Mercuré (1997). **Se toman los datos obtenidos en sus muestreos de 1998. *** Se tienen en cuenta los cuerpos de agua incluidos en la EBF: C. Macanillal, La Ramera, L. de los Españoles	
Tabla 22.....	90
Constantes e índice de correlación de la curva logarítmica de crecimiento de <i>C. intermedius</i> .	
Tabla 23.....	91
Longitud total en cm de 4 cohortes de cocodrilos (2003-2006) criadas en cautividad en la EBF.	
Tabla 24.....	100
Resultados observados en las 45 puestas localizadas en la EBF durante las temporadas de cría 2004-2006.	
Tabla 25.....	119
Dimensiones en centímetros de 4 cuevas ubicadas en los caños Matiyure y Guaritico	
Tabla 26.....	137
Presas consumidas por <i>C. intermedius</i> en relación a su tamaño.	

Tabla 27.....	157
Muestra las pautas sociales descritas y las clasifica en función de los canales sensitivos que las perciben (visual, sonoro o táctil) y el sexo que las realiza.	
Tabla 28.....	172
Distintos grados de agresividad hacia el hombre en distintas poblaciones de hembras de <i>C. intermedius</i> . Un (+) indica comportamiento protector agresivo y (-) ausencia del mismo.	
Tabla 29.....	172
Diferencias en el comportamiento materno de hembras silvestres presentes en la EBF.	
Tabla 30.....	184
Profundidad media de distintos nidos excavados por las hembras de cocodrilo.	
Tabla 31.....	186
Relación entre el tamaño de la hembra, profundidad del nido, y año en que fue excavado. LT calculada: Longitud total calculada utilizando la fórmula de la figura 11. Error: Diferencia, en valores absolutos, entre la longitud real y la calculada. Todas las medidas se dan en centímetros.	
Tabla 32.....	189
Variación anual en el tamaño (número de huevos) y masa (en gr) de la puesta y del porcentaje de huevos fecundados en la EBF.	
Tabla 33.....	190
Valores de longitud, anchura en cm y peso en g de los huevos de <i>C.intermedius</i> incubados en la EBF	
Tabla 34.....	193
Resultado de la incubación de huevos de <i>C. intermedius</i> recogidos anualmente en la EBF. *De un huevo nacieron gemelos. No Fec. N° de huevos no fecundados.	
Tabla 35.....	199
Variables reproductivas en poblaciones silvestres y cautivas en <i>C. intermedius</i> .	
Tabla 36.....	225
Detalle del número de cocodrilos introducidos anualmente en la población EBF-CG.	

Tabla 37.....	227
Número y longitud total (LT) media de los cocodrilos introducidos por los distintos criaderos en la población EBF-CG. Periodo 1990-2007.	
Tabla 38.....	228
Detalle del alimento y cantidad (kg) suministrado en las instalaciones de cría de la EBF. Periodo 2002-2006.	
Tabla 39.....	231
Nombres comunes y científicos de las especies de reptiles presentes en el área de estudio. El asterisco indica las especies incluidas en la dieta de las poblaciones locales (no hay datos suficientes sobre el cocodrilo debido a su escasez). [---]: Sin identificar.	

RESUMEN

Se presentan los resultados obtenidos, durante un periodo de estudio de casi 5 años, sobre la Biología del cocodrilo o caimán del Orinoco (*C. intermedius*) en la Estación Biológica El Frío (EBF), Estado Apure, Venezuela y áreas adyacentes, en los llanos inundables. Se trata de sabanas influenciadas por las cuencas de los ríos Apure y Arauca, que siguiendo la acusada estacionalidad climática se inundan (de mayo a noviembre) y se secan (el resto del año) periódicamente.

Los estudios biométricos indican que la longitud total (LT) equivale a seis veces la longitud de la cabeza (LC) y dos veces la longitud cabeza-cloaca (LCC). La relación LCC/LC presenta variación interespecífica en los adultos. Los cocodrilos colombianos presentan, para una misma medida de LCC, la cabeza un 17% más larga que los venezolanos. El crecimiento del cráneo durante la ontogenia es alométrico. Los cocodrilos del Orinoco nacen con un cráneo proporcionalmente muy ancho, que se estiliza con el desarrollo para volver a robustecerse al alcanzar el estado adulto.

El cocodrilo del Orinoco, en la zona de estudio, como en la casi totalidad de su área de distribución, fue exterminado a mediados del siglo pasado debido a la caza descontrolada para comerciar con sus pieles. La población objeto de este trabajo es la consecuencia de un programa de conservación que, entre otros aspectos ha incluido la reintroducción de cocodrilos subadultos criados en cautividad. Las primeras introducciones se realizaron en 1990 y en 2006 se habían introducido 2.282 ejemplares. A fecha de hoy podemos constatar la presencia de una población compuesta por al menos 400 cocodrilos subadultos y adultos, lo que representa un 17,5 % de supervivencia. Debido a su particular origen, la estructura de población está dominada por los adultos (70%) y presenta una proporción sexual favorable a las hembras de entre 1 ♂:2 ♀ y 1 ♂:3 ♀.

En la sabana, el crecimiento de *C. intermedius* se ajusta a una curva logarítmica. Durante los 4 primeros años presenta una tasa de crecimiento de 45,3 cm/año, para ralentizarse a 11,25 cm/año entre los 4 y los 20 años. En la EBF, *C. intermedius* presenta mayores tasas de crecimiento que en otros puntos de su distribución. Asimismo su crecimiento es más rápido que el de otras especies de crocodylidos. Machos y hembras alcanzan la madurez sexual (250 cm) a los 6 años. En los meses con menor fotoperiodo, (diciembre, enero y febrero) la amplitud térmica del aire supera los 10°C y las temperaturas mínimas del agua descienden de 28 °C. Ambos factores frenan el desarrollo de los subadultos en cautividad.

La mortalidad de cocodrilos es más acusada en las primeras etapas de su desarrollo. En la EBF un promedio del 60% de los huevos se pierde por depredación. El tejú o mato pollero (*Tupinanmbis nigropunctatus*) y el oso hormiguero o palmero (*Myrmecophaga tridactyla*) son los depredadores más destacados. Los neonatos son capturados por aves y peces, mientras que el canibalismo debe jugar un papel destacado en la pérdida de subadultos.

El hábitat del cocodrilo del Orinoco lo constituyen tanto los grandes ríos, como caños, y lagunas siempre y cuando mantengan agua durante todo el año. En general, los adultos prefieren las aguas abiertas y no permiten la cercanía de subadultos ni de caimanes de anteojos o babas. Mientras que neonatos y subadultos se resguardan en la vegetación acuática de las orillas, donde comparten su espacio con los caimanes de anteojos o babas. Ambos, adultos y subadultos, se refugian en cuevas ubicadas en las orillas de los cuerpos de agua durante la estación seca.

En cuanto a la termorregulación, hemos encontrado que *C. intermedius* se solea con más frecuencia durante la estación seca que en la de lluvias. Esta actividad presenta dos picos, uno entre las 9 y las 12 h y otro entre las 16 y las 18 h, evitando de este modo las horas centrales del día para solearse. En la estación húmeda el soleamiento no presenta máximos tan claros.

La dieta del cocodrilo del Orinoco demuestra que se trata de una especie generalista y oportunista, ya que incluye una amplia variedad de invertebrados y vertebrados, incluida la carroña, a lo largo de su vida. Durante el desarrollo se producen cambios en el tamaño y tipo de las presas seleccionadas, los adultos capturan mamíferos al menos de 30 kg de peso y probablemente mucho mayores.

La Etología de *C. intermedius* encierra una gran riqueza de pautas comparable al de otras especies de crocodílidos. Se ha realizado un etograma de la especie que incluye, 5 pautas de mantenimiento y termorregulación, 5 conductas locomotoras y 16 pautas relacionadas con su conducta social. La percepción de éstas últimas se produce principalmente por el canal sonoro, seguido del visual y del táctil. Se describen 6 conductas de caza y el proceso de ingestión del alimento así como los comportamientos asociados a la reproducción: territorialidad y cortejo, cópula, excavación del nido, puesta, reparación y apertura del nido. También se presentan datos sobre el cuidado parental, incluyendo la defensa del nido, de los huevos y de los neonatos y se discute sobre los factores que influyen en el grado de agresividad de las hembras hacia el hombre. Por último se describe el cuidado marital, que sugiere que los machos pueden llevar alimento a hembras que están atentas al cuidado de sus puestas y que constituye la primera observación de esta índole para los crocodílidos.

La reproducción de *C. intermedius* en la EBF está relacionada con los ciclos estacionales, las puestas se realizan en la época seca, cuando se reducen los riesgos de inundación y los nacimientos se producen al inicio de la estación lluviosa, coincidiendo con la aparición de altas concentraciones de invertebrados. Los nidos son excavados en playas de arena, su forma es elíptica o circular y la profundidad media fue de 42,6 cm. Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de las hembras y la profundidad del nido excavado y en consecuencia se presenta una fórmula que estima la talla de la hembra en base a la

profundidad total del nido. Las temperaturas en la cámara de huevos son muy estables, con un promedio de 31,9 °C. La amplitud térmica del nido varía con la profundidad, siendo inferior a 1,3 °C a partir de los 30 cm de profundidad. El tamaño promedio de las puestas es de 41,2 huevos/puesta, la masa promedio es de 4256,2 g/puesta y el porcentaje de huevos fecundados asciende a 75,4%. La longitud, anchura y peso promedio de los huevos es, respectivamente, 7,61 cm, 4,73 cm y 111,07 g. El tamaño promedio de los cocodrilos al nacer es de 28,6 cm de LT y 66,9 g de peso.

La expansión geográfica de la población estudiada ha provocado el reencuentro y los primeros incidentes entre los pescadores y el cocodrilo. A pesar de la timidez y cautela que evidencia la especie, las poblaciones humanas locales tienden a considerar al cocodrilo como una amenaza para su vida y sus bienes, lo que les lleva, en algunos casos, a una predisposición negativa hacia al programa de introducción de subadultos. Sin embargo, cuando se contempla la posibilidad de obtener beneficios económicos derivados de la presencia del cocodrilo en sus áreas de trabajo su actitud se torna más positiva.

La iniciativa privada que inspira la investigación y conservación de la Estación Biológica de El Frío, creada en 1974 y con una superficie de 80.000 ha (actualmente 63.000 ha), constituye un claro ejemplo de custodia del territorio. Entre los éxitos conseguidos destaca, precisamente, el programa de investigación, conservación y reintroducción de *C. intermedius*, que representa, probablemente, el primer caso en el mundo en el que se ha reintroducido con éxito en libertad, consiguiendo una población estable en expansión, una especie de gran cocodrilo antropófago y en peligro de extinción. En este sentido se aportan una serie de sugerencias basadas en la experiencia adquirida, entre las que destacamos a) Explotar, mediante actividades de ecoturismo, el potencial que constituye el cocodrilo del Orinoco; b) Incorporar grandes extensiones de propiedad privada como áreas para la introducción de subadultos; c) Contemplar la posibilidad de introducir subadultos en el caño Setenta; d) Regular la actividad pesquera en el Refugio de Fauna Silvestre caño Guaritico.

SUMMARY

This study deals with the obtained results, from a five-year study period, about the Biology of the Orinoco crocodile or caiman (*Crocodylus intermedius*) at the El Frío Biological Station (EFBS), Apure State, (Venezuela) and surrounding areas in the flooded Llanos. The Apure and Arauca river basins influence these savannas. According to the seasonal climate, they flood from May to November and are dry the rest of the year.

Biometric studies indicate that the total length (TL) is six times the head length (HL) and two times the snout-vent length (SVL). The SVL/HL relationship shows an interspecific variation in adults. For the same SVL, Colombian crocodiles present a 17% longer head than the Venezuelan ones. During the ontogeny the cranium growth is allometric. Orinoco crocodiles are born with a proportionally wide cranium, which elongates as it develops and widens out again when reaching the adult state.

The Orinoco crocodile in the study area, as in most of its distribution area, became extinct during the last century because of uncontrolled commercial hunting and leather trade. The population studied comes from a conservation program that includes the introduction in the wild of subadult crocodiles bred in captivity. The introductions started in 1990 and by 2006, 2,282 crocodiles have been released. Currently we can confirm the presence of a population of at least 400 adult and subadult crocodiles, which represents a 17.5% survival rate. Because of its origin, adults dominate the population structure (70%) and the adult sex ratios are female biased between 1♂:2♀ and 1♂:3♀.

In the savannah, the *C. intermedius* growth is adjusted to a logarithmic curve. For the first four years the growth rate is 45.3 cm/year and then declines to 11.25 cm/year between 4 and 20 years of age. *C. intermedius* presents higher growth rates at the EFBS than in other distribution points and also grows faster than other crocodile species. Males and females reach sexual maturity (250 cm) at 6 years of age. During the shorter photoperiod months (December, January and February) the thermal air amplitude is over 10 °C and minimum water temperatures are lower than 28 °C. Both of these factors slow the development of subadults in captivity.

Crocodile mortality is greater in the first stages of life. An average of 60 % of the eggs are lost due to predation at the EFBS, especially by the tegu lizard (*Tupinambis nigropunctatus*) and the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*). Hatchlings are mostly captured by birds and fish, while cannibalism plays an important role in the loss of subadults.

The Orinoco crocodile habitat includes big rivers, *caños* and lagoons as long as they maintain water throughout the year. In general, adults prefer open waters and do not allow the vicinity of subadults or spectacled caimans. Hatchlings and subadults hide in the aquatic vegetation near the banks, where they also share the habitat with the spectacled caiman. Both, adults and subadults, take cover in caves along the shorelines during the dry season.

Regarding thermoregulation, we have found that *C. intermedius* bask more during the dry season than in the rainy season. This activity presents two peaks during the dry season, one between 9 and 12 am and the other between 4 and 6 pm, avoiding in this way basking during the hottest hours of the day. During the rainy season, basking is distributed more uniformly throughout the day.

The Orinoco crocodile's diet contains a wide range of prey, consisting of a large variety of invertebrates and vertebrates, including carrion. Throughout their development, there are changes in the size and type of prey chosen; adults are able to capture mammals of at least 30 kg and probably heavier.

The Ethology of *C. intermedius* includes a rich variety of patterns comparable to other crocodile species. The ethogram is composed of 5 maintenance and thermoregulation patterns, 5 motion patterns and 16 social behavioural signals. We describe 6 hunting behaviours, the food ingestion process and breeding behaviours: territorial and courtship, mating, nest digging, egg-laying, nest reconstruction and nest opening. We also present information about parental care, including nest, egg and hatchling protection and we discuss the factors that influence breeding female aggressiveness. Finally, we describe a conduct in the wild that suggests that males supply food to the breeding females, which constitutes the first observation of this kind of behaviour in crocodylians.

C. intermedius reproduction at the EBFS is synchronized with the seasons; eggs are laid during the dry season, when the risk of flooding decreases and birth takes place at the beginning of the rainy season, coinciding with the highest densities of invertebrates. Nests are dug in sand beaches, elliptic or circular shaped with a total nest depth average of 42.6 cm. We found a positive correlation between the size of the female and the total nest depth. We present a formula that estimates the TL of the breeding female from the nest depth. Temperatures inside the nest are stable, maintaining an average of 31.9 °C. Thermal nest amplitude differs depending on the depth, with a 30 cm depth or lower the daily oscillation is less than 1.3 °C. The average clutch size is 41.2 eggs/clutch, the average clutch mass is 4.256 g/clutch and the fertility percentage is 75.4 %. The average length, width and weight of the eggs are 7.61 cm, 4.73 cm and 111.07 g, respectively. At hatching, crocodiles are 28.6 cm TL and weigh 66.9 g.

Geographic expansion of the studied population has resulted in fishermen and crocodiles coming in contact again and consequently the first incidents have also occurred. The human population tends to consider crocodiles as a threat to their lives and goods, even though crocodiles are shy and cautious, and therefore people are inclined to have a negative predisposition towards the subadult introductions. On the other hand, this attitude changes when taking into consideration the possibility of obtaining economic benefits derived from the presence of crocodiles in their working areas.

Private initiative encourages the investigation and conservation at El Frío Biological Station, funded in 1974 with an extension of 80.000 ha (nowadays 63.000 ha) and constitutes a good example of land stewardship. The investigation, conservation and introduction program of the Orinoco crocodile is the greatest success obtained by this institution. This new population represents the successful introduction of a man-eating endangered species in the wild, being, possibly, the first case in the world in which a new crocodile population is made up exclusively by individuals raised in captivity. In order to improve the conservation program we offer some suggestions: a) the chance of using ecotourism as a potential source of income; b) to incorporate other big extensions of private land as areas for subadult crocodile introduction; c) to introduce subadults in the caño Setenta and d) to regulate fishing activity in the Caño Guaritico Wildlife Refuge.

AGRADECIMIENTOS

Durante mis casi 5 años de estancia en Venezuela he tenido el privilegio y la inmensa suerte de haber compartido con muchas personas que, desinteresadamente, me han ayudado a realizar esta tesis. Vayan por delante mis disculpas a aquellos cuyos nombres no mencione, no es por falta de gratitud sino de memoria.

En primer lugar tengo que agradecer a mi familia, mis padres y hermanas, su apoyo durante este periodo, que ha sido esencial.

Mis mentores y directores de tesis y sin embargo amigos, los Dres. José Ayarzagüena y Javier Castroviejo, son los verdaderos culpables de esta tesis. Ellos alentaron en mí los deseos de iniciar mis estudios sobre herpetofauna neotropical; sin su concurso en incontables situaciones, su constante apoyo y sus sugerencias cargadas de sentido esta tesis no hubiera visto la luz.

Debo agradecer a varias instituciones que me han apoyado económicamente durante este periodo, Universidad Autónoma de Madrid, Agencia Española de Cooperación Internacional a través de su programa de becas Mutis, Estación Biológica El Frío y Asociación Amigos de Doñana.

A Daniel C. González y Jacobo Frieria, mis compañeros de fatigas y alegrías en Venezuela, por su compañía y sincera amistad, por su apoyo material y espiritual y por estar siempre ahí.

A la familia Maldonado, que puso a mi disposición el Hato El Frío, y en concreto a Alex, Samuel y Verónica, por su amistad y hospitalidad. Mención especial merece D. Iván Darío Maldonado, que en paz descanse, impulsor de lo que hoy representa la Estación Biológica El Frío.

Diana Do Santos presidenta de la compañía Agroflora, Joel Montes propietario de los hatos La Manguera, Mucuritas y Totumo, Alejo España del Fundo Benitero, Edwin Jones administrador de Hato Garza, Pedro Guedez del hato Mata Guamo, Saúl Gutiérrez asesor científico del Hato El Cedral, la familia de Vrie propietaria del Hato El Porvenir, Julio Vargas del Hato La Varguera me abrieron las puertas de sus fincas y colaboraron de manera impagable con la realización del censo, facilitando alojamiento, embarcaciones, motores y personal de apoyo.

A todo el personal de la Estación Biológica El Frío que me han ayudado en innumerables ocasiones, con especial cariño para mi comadre Mariela y mi ahijada Alanis, pero también

a Miguel Martínez, Jesús Artahona, Ramón Nieves, Arcángel Rattia, Magali Cardozo, Luis Rattia, Miguelito Rattia y Fernando Torres.

No puedo olvidar a Julio García y Gilberto Ríos. Julio, me liberó durante el último año de las interminables tareas administrativas de la Estación, dejándome más tiempo para realizar mis estudios, además su constante buen humor y simpatía aligeraban la rutina diaria. Gilberto, me inició en el mundo de los sistemas de información geográfica, me brindó sus conocimientos, su hospitalidad y su amistad. Que en paz descansen.

A mi inseparable compañero de aventuras Isao, por tantas noches en vela recorriendo caños, ríos y lagunas *fareando* cocodrilos. Aprovecho para hacer extensiva mi gratitud a la comunidad de pescadores de El Samán.

Es imperativo mencionar a los voluntarios e investigadores que, en diferentes periodos, me ayudaron en múltiples aspectos de mi trabajo, al tiempo que compartíamos grandes momentos y viajes. Ole Møller, Santiago Castroviejo Fisher, José Ruiz, Juan Manuel Arcos, Carlos Gómez, José Manuel Sánchez, Manuel Merchán y Sergio Balado.

El personal de la embajada de España y la delegación de la AECI en Caracas fueron sumamente diligentes y amables para acelerar los papeleos burocráticos. En este sentido no puedo dejar de mencionar a mi amigo José Carlos Prieto, por su hospitalidad sin límites y su constante disposición a ayudarme en cualquier aspecto, incluida la búsqueda de libros antiguos.

A la buena gente del Departamento de Ecología Vegetal de la Universidad de Los Andes, Eulogio Chacón, Alexander Nieto, Alma Ulloa, mi comadre Roxibel Pelayo, Dimas Acevedo, Jhonny Márquez, por su ayuda y por compartir tantos buenos momentos.

Agradezco profundamente a aquellos investigadores que me han facilitado sus datos inéditos, bibliografía, consejo y orientación, a saber Álvaro Velasco, Salvador Boher de Universidad Central de Venezuela, Carlos Chávez, Roldán de Sola y José Gregorio García del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Andrés E. Seijas de la UNELLEZ, John Thorbjarnarson de Wildlife Conservation Society, Carlos Lasso de Fundación La Salle, Anabel Rial de Conservación Internacional, Antonio Galán de Mera del CEU, César Barrio de Fundación Andígena, Tito Barros de la LUZ, Berta Martín de la UAM, Luis Sigler de The Dallas World Aquarium, M^a Cristina Ardila y W. Martínez de la EBTRF y Rafael Hoogesteijn.

Varios fotógrafos profesionales y aficionados han prestado sus fotos para incluirlas en esta obra, deseo destacar a Tony Crocetta por su calidad humana y la de su obra, pero también a Sergio Balado, José Ayarzagüena, Eduardo Paparoni, Rosario Cardozo, Álvaro Velasco, Peter Frijlink, Edouard Paiva, Moisés Rivas, Fernando Gil, Catalina Gómez, Pierre-Francois Burgermeister, Eelke Visscher, Daniel C. González, César Barrio, Alexander Deigwitz, Samuel Maldonado, Ricardo Matamoros, Gabriel Osorio, José Manuel Sánchez, Andrés E. Seijas, Christoph Schmidt, José M. Arcos, Carolina Madriz, Amelia Linares, Luis Ramos, David S. Lee y por último a Salvador Colvéé, quien me confió sus diapositivas originales. También a Ana Ramos y Sergio Díaz, por el diseño de los dibujos de esta tesis.

Durante la redacción de la tesis en Sta. Cruz, Bolivia, fue una gran alegría contar con la amistad de Antonio Castro, que revisó varios capítulos de la tesis, y muy especialmente con la compañía y el cariño de Viviana Del Barco.

Por último agradecer también a Fernando Zambrano quien ha maquetado esta tesis.

Va por ustedes.

1. INTRODUCCIÓN

El cocodrilo del Orinoco (*Crocodylus intermedius*, Graves 1819) es una de las cuatro grandes especies existentes en el mundo. Endémico de la cuenca del Orinoco, su área de distribución se extendía por los 600.000 km² de estas sabanas con su intrincada red fluvial en Venezuela y Colombia.

Sometido a una caza descontrolada por el valor de su piel, desde principios del siglo pasado hasta los años 60, la especie se encuentra hoy al borde de la extinción.

En 1984, la UICN le sitúa entre los doce vertebrados más vulnerables del mundo (FUDENA 1993). Una consecuencia de ello es la escasez de estudios científicos sobre *C. intermedius* si lo comparamos con otras especies del mismo género. La figura 1 presenta una aproximación al conocimiento científico que se tiene de cada una de las especies del

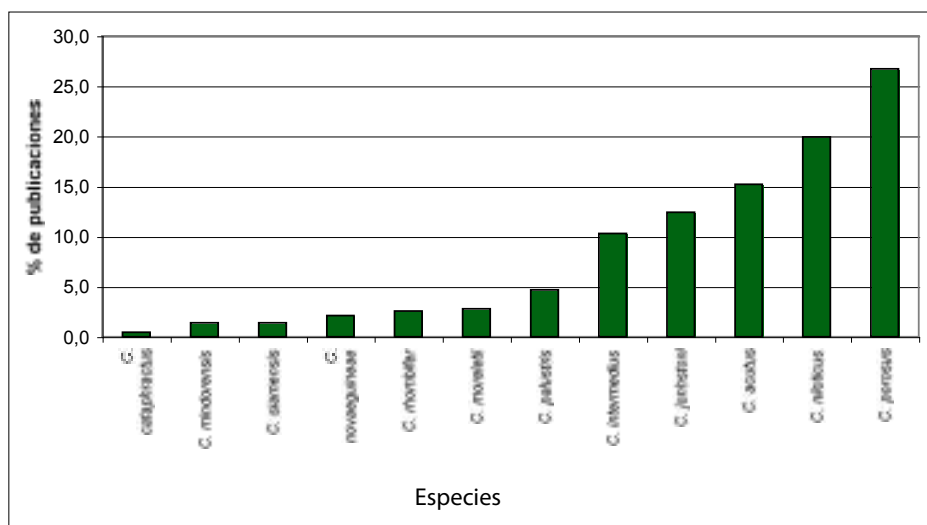


FIGURA 1.- Porcentaje de publicaciones científicas de cada una de las especies del género *Crocodylus*. Basado en 424 referencias escogidas de las 2365 que contiene la “La bibliografía de la biología de los cocodrilos” publicada en 2002 por M.B. Meers (<http://utweb.ut.edu/faculty/mmeers/bcb/ac.html>) y recomendada por la página web del Grupo de Especialistas de Cocodrilos, así como en la bibliografía compilada para la realización de esta tesis que contiene 638 referencias.

género. Está basada en el número de publicaciones científicas que tratan sobre cualquier aspecto de la biología sin valorar la calidad y/o cantidad de la información presentada en cada una de ellas. Se excluyen los trabajos que versen sobre planes de conservación, censos etc.

Probablemente la posición de *C. intermedius* en la figura 1 aparezca sobreestimada porque al ser objeto de esta tesis se le dedicó una atención muy superior a la prestada a las otras especies.

En cuanto al grado de conocimiento, las diferentes especies del género *Crocodylus*, pueden agruparse como siguen:

Apenas conocidas: *C. cataphractus*, *C. mindorensis* y *C. siamensis*.

Aquellas de las que se tiene cierta información, especialmente respecto al estatus poblacional, ciertos aspectos de su Biología, sobre todo en cautividad; con ciertos conocimientos de su Ecología y comportamiento: *C. moreletii*, *C. palustris*, *C. novaeguineae*, *C. rhombifer* y *C. intermedius*.

Relativamente bien conocidas. Existen numerosos estudios sobre Biología de distintas poblaciones en su área de distribución: *C. johnstoni*, *C. acutus*, *C. niloticus* y *C. porosus*.

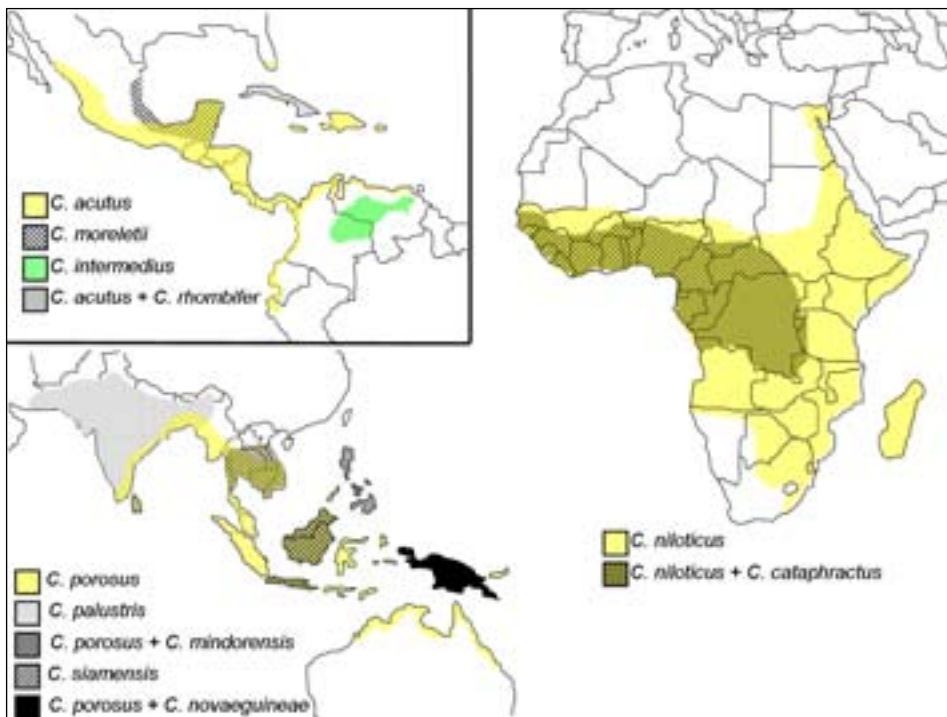


FIGURA 2.- Distribución aproximada del género *Crocodylus* en el mundo. Modificado de Oaks (2004).

Los cocodrilos sobre los que se tiene un mayor conocimiento son aquellos que o bien presentan un aceptable estado de conservación y/o tienen un amplio rango de distribución (figura 2).

El género *Crocodylus* tuvo su origen en la zona tropical Indo-pacífica a finales del Mioceno (Oaks 2004). La figura 3, basada en los estudios de Oaks (2004), McAliley *et al.* (2006) y Li *et al.* 2007, muestra las relaciones filogenéticas fundamentadas en el análisis de secuencias genéticas nucleares y mitocondriales de las especies integrantes del género *Crocodylus*. En base a dicha figura se pueden diferenciar 4 grupos. El primero, formado por las especies americanas, esta relacionado con *C. niloticus*. Dentro de esta misma rama se encuentran 3 especies indo-pacíficas. El resto de taxones presentes en Oceanía y Asia forman un grupo aparte. Por último *C. cataphractus*, oriundo de África occidental, aparece separado del resto de especies del género.

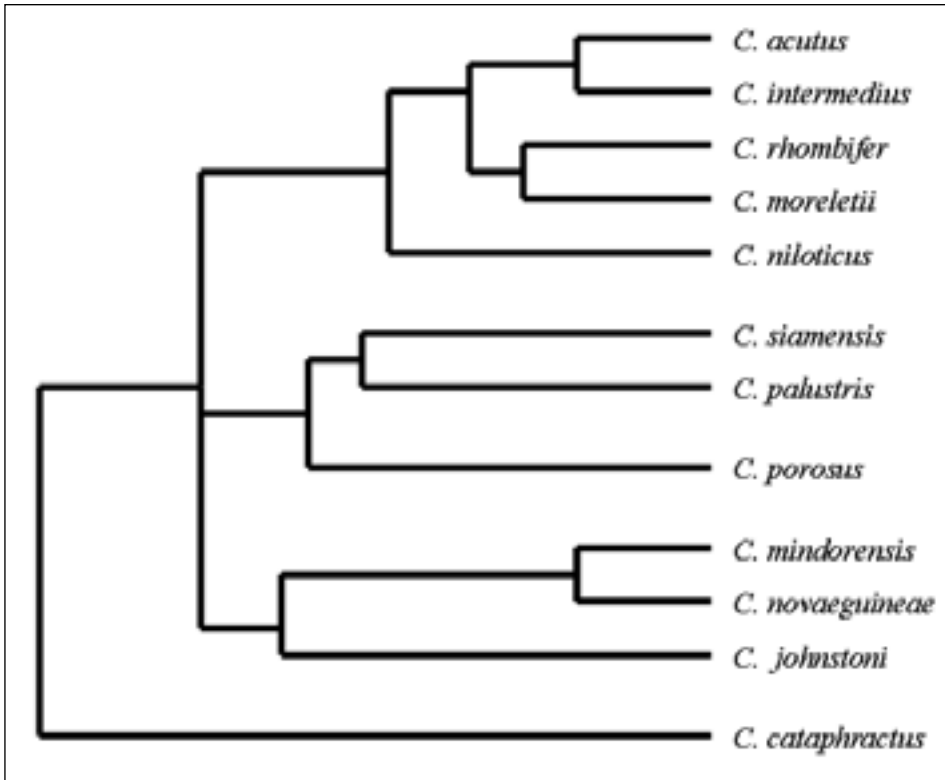


FIGURA 3. Relaciones filogenéticas de las especies integrantes del género *Crocodylus*. Basado en los trabajos de Oaks (2004), McAliley y Willis (2006) y Li *et al.* (2007)

Dentro de los grandes cocodrilos, uno de los más y mejor estudiados es el cocodrilo de agua salada, *C. porosus*, que supera los 6 m de longitud total. Su área de distribución es la más extensa de los cocodrilos conocidos y abarca desde el sureste del subcontinente indio, hasta el norte de Australia. Webb *et al.* (1977), aportan datos sobre la cronología de anidación,

dimensiones y situación de los nidos, tamaño de las puestas y de los huevos, temperaturas de incubación y comportamiento de las hembras en Arnhem Land, norte de Australia. Magnusson (1982) aborda el tema de la muerte de embriones debido a las inundaciones y depredación de los nidos en los ríos Liverpool y Tomkinson, norte de Australia y Grigg *et al.* (1980) estudiaron la supervivencia y crecimiento de neonatos sin acceso a agua dulce. Webb *et al.* (1983a) presentan detalladas descripciones sobre la localización y especies vegetales que conforman el nido, ubicación de las puestas, correlación entre el tamaño de las puestas y el de los huevos, periodos de incubación, porcentaje de éxito de nacimiento y causas de pérdida de las nidadas en el pantano de Melacca y en el área comprendida entre los ríos Finnis y Reynolds, norte de Australia. Webb *et al.* (1983b) describen el desarrollo de embriones incubados artificialmente a 30 °C. La ganancia y pérdida de agua de los huevos durante la incubación así como sus componentes proteicos y lipoproteicos se estudian en Grigg *et al.* (1985) y Burley *et al.* (1988). Los desplazamientos y la movilidad de hembras y machos adultos han sido descritos por Kay (2004) y Read *et al.* (2007). Greer (1974) estudia el tamaño máximo que puede alcanzar esta especie en base a cráneos depositados en distintos museos. Los desplazamientos y dispersiones de juveniles y neonatos y formación de grupos de neonatos o *crèches* han sido descritos para la región de Arnhem Land por Webb y Messel (1978a), y en los ríos Tomkinson y Liverpool por Magnusson (1979) y Magnusson (1980). El crecimiento de cocodrilos en libertad ha sido descrito por Webb *et al.* (1978) en Arnhem Land; Messel y Vorliceck (1990) realizan una recopilación de la información existente hasta la fecha sobre el crecimiento de *C. porosus* en Australia y Webb *et al.* (1991) en el río Adelaida, norte de Australia. La termorregulación de juveniles y adultos ha sido tratada, en cautividad, por los siguientes autores (Johnson 1974; Johnson *et al.* 1976; Grigg *et al.* 1998; Seebacher y Grigg 2000; Glanville y Seebacher 2006; Seebacher y Murray 2007 y Seebacher y Franklin 2007) quienes exponen los rangos de temperaturas seleccionadas, el efecto de las interacciones sociales sobre la termorregulación y ciertos mecanismos fisiológicos que influyen en la misma. Algunos aspectos de su fisiología han sido descritos, tales como la capacidad de oxigenación de su sangre (Grigg y Cairncross 1980), su adaptación a distintos ambientes salinos (Grigg 1981), las presiones de oxígeno, dióxido de carbono, pH y concentración de lactato en descanso y tras forzar su actividad física (Seymour *et al.* 1985), los flujos de sodio y agua en distintas condiciones salinas (Grigg *et al.* 1986), la dinámica cardiovascular al respirar y al bucear (Grigg y Johansen 1987), los causas de la bradicardia en cocodrilos sumergidos (Wright *et al.* 1992), el efecto de la temperatura del agua y de la edad sobre la natación (Elsworth *et al.* 2003; Seebacher *et al.* 2003b), las variaciones del ritmo cardiaco en el enfriamiento y calentamiento de la especie (Franklin y Seebacher 2003) y los mecanismos fisiológicos que regulan la respuesta cardiovascular al enfriamiento o calentamiento (Seebacher y Franklin 2004). Aspectos etológicos sobre la termorregulación y alimentación en condiciones de semicautiverio se encuentran en Johnson (1973). Ciertas particularidades del buceo en libertad han sido publicadas por Grigg *et al.* (1985).

Falta información sobre *C. porosus* fuera de Australia y Nueva Guinea debido a la baja densidad de sus poblaciones. También en lo que respecta a su Etología y las divergencias genéticas y morfológicas en sus muchas poblaciones. En este sentido los análisis filogenéticos (figura 3), indican que es una especie bien diferenciada dentro del género y emparentada con la dupla *C. palustris* y *C. siamensis*.

C. johnstoni es un pequeño (<3m.) cocodrilo de agua dulce endémico del norte de Australia. Su biología básica puede considerarse bien conocida. La reproducción en el río McKinlay está extensamente abordada en Webb *et al.* (1983c), por su parte Tucker y Limpus (1997) utilizan imágenes generadas por ultrasonidos para determinar el estado de gestación de los embriones. Webb *et al.* (1982) y Tucker *et al.* (1996) estudian su dieta en los ríos McKinlay, Lynd y Fossilbrook; Webb *et al.* (1983e), Webb y Smith (1984) y Tucker *et al.* (1997b) aportan información sobre la selección de hábitat, relación de sexos y mortalidad en los ríos Mckinlay y Lynd. El crecimiento, los desplazamientos y la estructura de tamaños en el río McKinlay está descrito en Webb *et al.* (1983d), mientras que los desplazamientos y áreas de campeo en el río Lynd son presentados por Tucker *et al.* (1997a). Investigaciones sobre la termorregulación puede encontrarse en Johnson *et al.* (1976), Seebacher y Grigg (1997), Seebacher (1999) y Seebacher y Grigg (2000), el primer trabajo realizado en cautividad y el resto en el río Lynd. Sobre la fisiología Grigg y Alchin (1976) estudiaron el rol del sistema cardiovascular en la termorregulación, Taplin *et al.* (1985) y Taplin *et al.* (1999a y 1999b) analizaron la función de las glándulas salinas y los mecanismos implicados en la osmorregulación de la especie, Christian *et al.* (1996) describen algunas consecuencias fisiológicas durante la estivación y Seebacher *et al.* (2005) relacionan la actividad de buceo con el ritmo cardiaco y la temperatura corporal. Respecto a su sistemática esta especie está altamente emparentada con otras dos especies de agua dulce presentes en el área del Pacífico, *C. mindoresis* y *C. novaeguineae* (figura 3).

Los aspectos relativos a la Etología de la especie están pendientes de ser abordados en profundidad.

El cocodrilo del Nilo (*C. niloticus*) es el gran cocodrilo africano (6 m), se distribuye en por toda África subsahariana, exceptuando, quizás, el bloque forestal congoleño. El trabajo clásico de Cott (1961) realizado en Uganda (lagos Victoria y Alberto), Zululandia (región situada al noreste de Sudáfrica), Rhodesia (actualmente Zambia y Zimbabwe) y Barotseland (incluida en Zambia, Zimbabwe, Namibia y República Democrática del Congo) trata un amplio espectro de su biología: ritmo circadiano, termorregulación, locomoción y desplazamientos terrestres, estivación, crecimiento, talla máxima, relación de sexos, talla mínima reproductiva, cronología y descripción de eventos reproductivos, dieta y comportamiento alimenticio y predadores entre otros aspectos. Encontramos información sobre la reproducción, temperaturas de incubación, determinación del sexo a través de la temperatura, y proporción de sexos en el lago Ngezi (Zimbabwe), en Hutton (1987b). Hutton (1989) estudia, de nuevo en el lago Ngezi, los desplazamientos, áreas de campeo y uso del territorio en función de la talla. Hutton (1987a) analiza el crecimiento y la dieta de los juveniles en lago Ngezi y Zilber *et al.* (1990) examina el efecto del fotoperiodo en el crecimiento de juveniles de *C. niloticus* en cautividad. La termorregulación ha sido ampliamente tratada por Cloudsley-Thompson (1963) para ejemplares cautivos, Loveridge (1984) en el río Zambezi y Lago Kariba y Hutton (1987a) en el lago Ngezi. Pooley (1977) y Kofron (1993) aportan información sobre el comportamiento de *C. niloticus* en cautividad y en el río Runde (Zimbabwe) respectivamente. En lo tocante a la Etología encontramos el estudio de Herzog (1977) quien analiza la vocalización de los juveniles; recientemente Vergne y Mathevon (2008) explican la función de las llamadas

de los nonatos desde dentro del huevo y siguiendo con el comportamiento Kofron (1991) describe las pautas de cortejo y cópula de la especie en el río Runde, Zimbabwe.

Recientemente se ha puesto en duda la validez de la especie para todo el continente, Schmitz *et al.* (2003) afirman, en base a divergencias genéticas, que se pueden hacer 2 grupos diferenciados de *C. niloticus*, uno compuesto por las poblaciones del centro y oeste africano, y el otro formado por las poblaciones del este de África y Madagascar. El primer grupo está emparentado con las especies americanas del género (figura 3). Como puede observarse la información referente a *C. niloticus* este restringida al sur y este del continente, mientras que las poblaciones presentes en el oeste africano han recibido escasa o nula atención.

C. acutus, el cocodrilo de costa americano, es el más afín taxonómica, geográfica y ecológicamente a *C. intermedius*. Las principales diferencias morfológicas entre ambas especies se encuentran en la región cefálica (ver capítulo 4 Morfología y Biometría). *C. acutus* es uno de los cuatro grandes cocodrilos en el mundo (5-6 m) y puede encontrarse tanto en agua dulce como salada. Su amplio rango de distribución ha permitido un amplio conocimiento de la Biología de esta especie. Los trabajos en Méjico de Álvarez del Toro (1974) y de Medem (1981 y 1983) en Suramérica, y especialmente en Colombia, aportan gran cantidad de información sobre la ecología, dieta, reproducción y comportamiento de la especie; en esa misma línea se encuentran los estudios de Thorbjarnarson (1988) en Haití, Thorbjarnarson (1990) que recopila la información existente sobre *C. acutus* en toda su área de distribución y Platt y Thorbjarnarson (1997) quienes estudian su Biología en Belice. Los trabajos de Enge (2003) en Florida y Escobedo y Mejía (2003) al norte de Perú, marcan respectivamente los límites norte y sur de la distribución de esta especie. El efecto de la temperatura de incubación en la determinación del sexo es presentado por Aguilar (1995). La reproducción ha sido estudiada en Florida por Ogden (1978), Lutz y Dumber-Cooper (1984), Kushlan y Mazzotti (1989) y Mazzotti (1999); en Cuba y Méjico por Soberón *et al.* (2002) y Casas-Andreu (2003) respectivamente, en Belize por Platt y Thorbjarnarson (2000) y en Perú, en cautividad por Pérez y Escobedo-Galván (2005a). Información acerca de la dieta de ejemplares venezolanos puede encontrarse en Arteaga (1998) mientras que Platt *et al.* (2002) y Casas-Andreu y Barrios (2003) describen la alimentación de neonatos en Belice y para subadultos y adultos en Jalisco, Méjico. Datos sobre el comportamiento reproductivo y territorial en cautividad aparecen en Lang (1976b), Garrick y Lang (1977) y Thorbjarnarson (1991). Seijas *et al.* (1985) citan canibalismo en el embalse de Pueblo Viejo (Venezuela) y Richards y Wasilewski (2003) en Florida (2003). Páez y Bock (1988) describen la defensa del nido frente a iguanas y tortugas (*Trachemys* sp.) en Panamá. El crecimiento en cautividad se presenta en De la Ossa (2002a y 2002b) y Pérez y Escobedo-Galván (2005b) aportan datos sobre la biometría de recién nacidos en cautividad. García-Grajales *et al.* (2007) refieren el tamaño y estructura de una población presente en Oaxaca, Méjico. El trabajo de Thorbjarnarson *et al.* (2006) presenta un detallado análisis sobre el hábitat de *C. acutus* a lo largo de toda su área de distribución.

En Venezuela la situación de *C. acutus* es crítica y es escaso o se ha extinguido en gran parte de su área de distribución, las poblaciones silvestres se están reforzando con individuos criados en cautividad (Seijas 1984; Muñoz 1986; Rodríguez y Rodríguez

1989; Seijas *et al.* 1990; Seijas y Chávez 1991; Barros *et al.* 2005 y Urdaneta y Barros 2006). Ray *et al.* (2004) y Rodríguez (2007) analizan, entre otros aspectos, su hibridación con el simpátrico *C. moreletii*. Como se comentó anteriormente, *C. acutus* presenta una gran similitud morfológica y taxonómica con *C. intermedius* (figura 3).

Al igual que *C. porosus* y *C. niloticus*, esta especie ha sido estudiada de manera muy desigual a lo largo de su distribución, y se dispone de más información en aquellos países en los que presenta un mejor estado de conservación. Es notoria la falta de información sobre el crecimiento a largo plazo y aspectos del comportamiento en libertad; de igual manera se desconocen las variaciones genéticas y morfológicas que presenta en su área de distribución.

Cuatro especies pueden considerarse moderadamente estudiadas, *C. moreletii*, *C. novaeguineae*, *C. palustris* y *C. rhombifer*. La primera oriunda de Méjico, Guatemala y Belice, en un cocodrilo de tamaño pequeño (< 3m) de preferencias dulceacuícolas, pero que también puede encontrarse en ambientes costeros. Álvarez del Toro (1974) en Méjico y Platt y Thorbjarnarson (1997) en Belice presentan abundante información relativa a su reproducción, dieta, comportamiento y Biología general, mientras que Platt *et al.* (2008) se centran en la reproducción en el norte de Belice. Hunt (1975 y 1977) trata sobre las relaciones etológicas entre adultos y crías en cautividad. Aguilar (1995) describe la relación entre la temperatura de incubación y la determinación del sexo. Platt *et al.* (2007) describen el consumo de carroñas de grandes mamíferos y Platt *et al.* (2008) estudian la dinámica reproductiva en el norte de Belize.

Los trabajos de Denver *et al.* (2002) y Stafford *et al.* (2003) tratan la genética de poblaciones de esta especie. Los análisis filogenéticos revelan que esta especie está incluida dentro del grupo americano de *Crocodylus*, siendo más afín a *C. rhombifer* (figura 3).

Crocodylus novaeguineae es una especie endémica de Papúa-Nueva Guinea, de tamaño mediano (3-4 m) y hábitos dulceacuícolas. Los primeros datos sobre este cocodrilo los encontramos en Neill (1946) quien describe someramente su hábitat, biología y comportamiento y compara su morfología con la del simpátrico *C. porosus* en Papúa. Del mismo modo Jelden (1981) en el río Sepik y Montague (1983) en la cuenca del río Fly, realizan estudios comparativos entre *C. novaeguineae* y *C. porosus* en lo referente a su ecología reproductiva y distribución. Hall y Jonhson (1987) y Hall (1991) presentan datos tomados en el Distrito del Lago Murray sobre la ecología reproductiva de la especie, incluyendo correlaciones entre el tamaño de la madre y el de la puesta. Por último Hall (1989) y Hall y Portier (1994) estudian la biometría de la especie y lo comparan con la especie alopatrica *Crocodylus mindorensis*, concluyendo que ambas son especies independientes. En esta línea la figura 3 muestra la estrecha relación entre ambas especies. Por último Johnson (1974) y Lang (1981) nos acercan a la termorregulación de esta especie en cautividad.

C. palustris es un cocodrilo de tamaño medio (4-5 m), de agua dulce y cuya área de distribución incluye zonas de India, Irán, Pakistán, Sri Lanka, Nepal y Bangladesh. Whitaker y Whitaker (1984) estudian la ecología reproductiva de esta especie tanto en libertad, India y Sri Lanka, como en cautiverio. Lang *et al.* (1989) analizan en el laboratorio el patrón de determinación sexual debido a la temperatura y Whitaker y Whitaker (1990)

recopilan la información existente hasta la fecha sobre esta especie aportando datos de su distribución y estatus, dieta, biología reproductiva y comportamiento. Tal y como se mencionó anteriormente, este especie presenta analogías taxonómicas con *C. siamensis* y *C. porosus*.

C. rhombifer, endemismo de las islas de Cuba y la Juventud, es un cocodrilo mediano (3.5 m) que prefiere los cuerpos de agua dulce, aunque también incursionar en aguas salobres. Los trabajos de Varona (1966 y 1986), realizados en cautividad y en la ciénaga de Zapata, tratan sobre la morfología, dentición, escamado, coloración, distribución, reproducción, comportamiento y relaciones interespecíficas con *C. acutus*, e incluye una descripción morfológica de los híbridos de ambas especies. Ross (1998a) presenta una completa descripción morfológica sobre la especie, incluyendo su distribución presente e histórica, mientras que Soberón *et al.* (2000) repasan someramente la historia natural de esta especie, aportando información sobre sus peculiares hábitos alimentarios, su reproducción, desplazamientos terrestres e hibridación con *C. acutus*. Lamentablemente gran parte de la información científica disponible para esta especie está inédita.

Tres especies se encuentran en una situación crítica y pueden considerarse como los *Crocodylus* más desconocidos. *C. cataphractus* distribuido en el centro-este de África es una especie mediana (3-4 m.) y de hábitos forestales. El escaso conocimiento que se tiene de este cocodrilo se encuentra compilado por Waitkuwait (1990), donde se describe su situación geográfica, el uso del territorio, cronología de los eventos reproductivos, dimensiones de los nidos y de los huevos, periodo y temperatura de incubación, aspectos etológicos, así como algunos datos de depredación y alimentación. En general la información disponible sobre esta especie es muy superficial. Recientes investigaciones basadas en el análisis comparado de secuencias genómicas (Mc Aliley *et al.* 2006), sitúan a esta especie fuera género *Crocodylus*, por lo que los autores proponen resucitar el género *Mecistops* para nombrar esta especie. El trabajo de Li *et al.* (2007) considera a esta especie, en base a similitudes en ciertas secuencias genéticas, como un género aislado, aunque relacionado con *Crocodylus*.

C. mindorensis es un pequeño cocodrilo (< 3 m) de agua dulce, endémico de las Islas Filipinas. El trabajo de Schmidt (1947) presenta claves para la identificación de esta especie, separándola de *C. porosus*, *C. novaeguineae* y *C. johnstoni*. Sugimoto *et al.* (1990) describen aspectos de la reproducción de esta especie en cautividad.

C. siamensis es un cocodrilo de tamaño mediano (3-4 m), cuya área de distribución incluye los cuerpos de agua dulce del sureste asiático (Tailandia, Camboya, Vietnam, Indonesia, Laos, Borneo y Malasia). El breve trabajo de Cox *et al.* (1993) aporta algo de información sobre su escamado y distribución de esta especie en Borneo, poniendo de manifiesto su crítica situación poblacional. Platt *et al.* (2006) describen el hábitat y cronología de anidamiento en el río Sre Ambel (Camboya).

En relación al conocimiento actual de *C. intermedius* esta especie puede incluirse dentro del grupo de *C. moreletii*, *C. palustris* y *C. novaeguineae*. Cronistas e investigadores de los siglos XVIII y XIX, Gumilla (1741), Humboldt (1800) y Páez (1868), aportan interesantes descripciones sobre el comportamiento y la Biología de *C. intermedius*. El primer trabajo moderno lo publica Blohm (1948) quien describe el comportamiento y

crecimiento en cautividad de los recién nacidos. Medem (1958) y Donoso-Barros (1965, 1966a y 1966b) realizan las primeras descripciones generales de la especie, aportando información sobre la taxonomía, distribución, morfología, coloración y biología básica de *C. intermedius* en Colombia y Venezuela. Medem (1981, 1983), en sus trabajos generales sobre los *Crocodylia* de Colombia y Suramérica, profundiza en la distribución histórica de *C. intermedius* y suministra información sobre la Biología de la especie, incluyendo datos de cortejo, reproducción, comportamiento y dieta en libertad. Se trata de trabajos eminentemente descriptivos, que mezclan observaciones hechas en cautividad y en la naturaleza, incluyendo los trabajos de los cronistas mencionados. Thorbjarnarson y Franz (1987) presentan datos sobre el escamado, dentición, distribución y bibliografía existente sobre la especie.

Thorbjarnarson (1987) realiza, en Venezuela, un estudio de 3 años sobre el cocodrilo del Orinoco que incluye la caza comercial que sufrió, revisa su situación poblacional dedicando una especial atención a las poblaciones presentes en los ríos Capanaparo y Tucupido, se refiere a su Ecología, tratando aspectos, sobre todo, reproductivos y propone medidas para la conservación de la especie. Thorbjarnarson y Hernández (1993a y 1993b) inician estudios específicos referentes a la ecología reproductiva, combinando datos obtenidos de ejemplares cautivos y silvestres. Señalan la fenología de anidación y eclosión, la ubicación de los nidos y la proporción de sexos en adultos en el río Capanaparo. También describen el cortejo, cópula, anidación y eclosión en cautiverio, así como los tamaños mínimos reproductivos y máximos absolutos de las hembras de *C. intermedius*, sin embargo la mayor parte de las conclusiones se basan en información procedente de ejemplares cautivos o datos indirectos como huellas. González-Fernández (1995), Seijas (1998), Seijas y Chávez (2002) y Ávila-Manjón (2008), estudian la ecología reproductiva en el sistema del río Cojedes, describiendo las zonas de nidificación, la fenología de anidación y eclosión, densidad de hembras reproductoras, y el promedio de crías nacidas por nido; Llobet (2002) realiza un estudio similar en el río Capanaparo, basándose en apenas 11 nidos. Bonilla y Barahona (1999) revelan la cronología de anidación y nacimiento en el Departamento de Arauca (Colombia), el tamaño de las nidadas y el comportamiento de los adultos apoyado en escasas observaciones. Por último Rivas y Owens (2002) establecen la edad mínima de hembras reproductivas introducidas en la naturaleza en un área protegida. En lo relativo a la ecología reproductiva de *C. intermedius* en cautiverio encontramos el trabajo de Ramo *et al.* (1992), que datan el cortejo, anidación y eclosión, describen las puestas colectadas e indican los índices de crecimiento y supervivencia a dos años de las crías nacidas en la Universidad Nacional de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ). Seijas (1994) calcula los porcentajes de éxito de eclosión para el periodo 1992-1994 en el mismo centro de cría. Lugo (1995) presenta un estudio similar al anterior en el que además, indica los tamaños y edades mínimos reproductivos de machos y hembras y el crecimiento de los cocodrilos adultos en la Estación de Biología Tropical Roberto Franco (EBTRF). Colveé (1999) describe extensamente el comportamiento reproductivo de *C. intermedius* en cautividad, evalúa las características de las puestas y de los neonatos y las correlaciona con las dimensiones de los parentales presentes en Agropecuaria Puerto Miranda. Ardila-Robayo *et al.* (1999b) presentan información general sobre el comportamiento, excavación de nidos, manejo de los huevos, y desarrollo de embriones en la EBTRF. Ramírez-Perilla y Urbano (2002) repasan la historia de los cocodrilos del

Orinoco presentes en la EBTRF desde 1970, y en otras sedes colombianas, haciendo especial énfasis en su reproducción, alimentación, crecimiento de las crías y adultos y una caracterización genética molecular para establecer los cruzamientos de parentales más adecuados para la supervivencia de los descendientes.

La termorregulación es tratada por Ramo y Busto (1984), Thorbjarnarson (1987) y Bonilla y Barahona (1999) aunque de forma marginal ya que estos trabajos tenían otros objetivos. Gorzula *et al.* (1988) analizan las características hidrológicas de 17 localidades citadas para *C. intermedius*.

Ayarzagüena (1984b), Thorbjarnarson (1987), Seijas (1998), Llobet (2002) y Chávez (2002), dan los primeros datos de crecimiento para la especie en libertad si bien en base a escasas referencias, especialmente los cuatro primeros. El crecimiento en cautividad ha recibido mayor atención científica, Ramírez y Perilla (1991a) evalúan tres tipos de dieta y sus efectos en el crecimiento de un juvenil de *C. intermedius*. Ardila-Robayo *et al.* (1999b) examinan el crecimiento de distintas variables biométricas por un periodo de un año y las correlacionan entre sí, aunque nuevamente, el tamaño de la muestra es pequeño. Pérez y Velasco (2002) comprueban el crecimiento de 20 jóvenes protegidos de la luz solar y alimentados con una dieta experimental. Pérez y Rodríguez (2005) comparan el crecimiento de dos grupos de juveniles sometidos a distintas temperaturas de aire y agua. Ardila-Robayo *et al.* (1999b) y Ramírez-Perilla y Urbano (2002) analizan la morfología craneal asociada a la edad de ejemplares en cautiverio. Recientemente Morales-Arango *et al.* (2007) analizan las características físico-químicas del huevo de *C. intermedius*.

La mayor cantidad de información disponible sobre el cocodrilo del Orinoco se refiere a su conservación, distintos trabajos analizan los proyectos para la recuperación del cocodrilo del Orinoco, evalúan el éxito de las introducciones de ejemplares al medio natural, y actualizan el estado de las distintas poblaciones naturales, Ayarzagüena (1990), Ramírez-Perilla (1991b), Thorbjarnarson y Hernández (1992), Arteaga *et al.* (1994), Barahona y Bonilla (1994), Lugo (1995), Seijas (1995), Arteaga y Hernández (1996), Lugo (1998), Muñoz y Thorbjarnarson (2000), Ardila-Robayo *et al.* (2002), Chávez (2002), Llobet y Seijas (2002), Ramírez-Perilla y Urbano (2002), Rodríguez (2002), Seijas *et al.* (2002), Velasco y Denis (2002), Hernández (2007), Jiménez-Oraá *et al.* (2007), Seijas (2007a), Ávila-Manjón (2008). También encontramos planes de manejo para la especie en lo que se dan recomendaciones para la recuperación de la especie en el medio natural, (FUDENA 1993; PROFAUNA 1994; Arteaga *et al.* 1996; Anónimo 1998 y 2002; Vaca y Andrade 2002).

Como puede observarse todavía quedan muchas cuestiones básicas por resolver en torno a la Biología de *C. intermedius* en la naturaleza. Podemos citar crecimiento, termorregulación, ritmo circadiano, dieta, etología, por no mencionar numerosos aspectos de su fisiología.

Un sólido conocimiento de la Biología de esta especie es indispensable para abordar los retos de su conservación y más adelante, incluso, de su aprovechamiento racional. La información que se presenta en este estudio proviene del trabajo realizado durante cinco años en la Estación Biológica El Frío (EBF) y otras zonas aledañas. Es fruto del esfuerzo de numerosas personas e instituciones. Los datos de ejemplares cautivos provienen del

criadero ubicado en la EBF. Se aporta no poca información, que creemos nueva, sobre la Biología del cocodrilo del Orinoco, incluidos aspectos morfológicos, estatus, estructura poblacional, ecología reproductiva, mortalidad, crecimiento, termorregulación, uso del territorio y comportamiento, que según parece se describen por primera vez para cualquier especie de cocodrilo.

Todo ello, unido a las aportaciones publicadas hasta ahora, pretendemos que constituya una contribución al conocimiento y conservación de esta especie.

2. ÁREA DE ESTUDIO



Límites aproximados de la Estación Biológica de El Frío, que discurren por la margen derecha del C. Guaritico-R. Apure, sobre una foto aérea tomada de Google Earth en la que se ha señalado las principales matas, lagunas y cauces. Se distingue la laguna de la Ramera y los caños Macanillal y Guaritico, que desembocan en el río Apure, donde se han realizado las observaciones. Las nubes, de color blanco, cubren la zona situadas al O y NO de la imagen. En línea roja la carretera San Fernando de Apure-Mantecal. EBF, señala la ubicación de las instalaciones de la Estación Biológica de El Frío.

2.1. MEDIO FÍSICO

2.1.1.-LOS LLANOS DEL ORINOCO

Las sabanas, que ocupan una superficie de 10 millones de km² en todo el mundo, son biomas tropicales de indudable relevancia, por pastos, biodiversidad, etc., sumamente frágiles y amenazadas (Sarmiento 1994). Puede decirse que se trata de llanuras de baja altitud y acusada estacionalidad climática, con un periodo seco y otro de lluvias, de suelos pobres en nutrientes con dominio de vegetación herbácea y arbustiva. En el neotrópico las encontramos desde México hasta Argentina, ocupan una superficie que supera los 3 millones de km² y sus recursos naturales tienen una indudable importancia económica (Sarmiento 1994). Los Llanos del Orinoco (figura 4), que ocupan unos 500.000 km² de Venezuela y Colombia, pueden considerarse auténticas sabanas, en buena parte inundables, y se encuentran enmarcadas entre las estribaciones de las cordilleras andinas y de la costa, y el escudo de la Guayana, que contornea el cauce del Orinoco; al cual vierten los ríos Apure, Arauca, Capanaparo, Meta, Vichada y Guaviare, cuyas cuencas constituyen el complejo sistema hidrológico que caracteriza a estas llanuras. Al este de los Llanos se encuentra el Delta del Orinoco, drenaje natural de todas las aguas llaneras; al oeste limitan con la cordillera de los Andes, al norte por la Cordillera de la Costa, al sur con el río Inírida y la Serranía de la Macarena, y al sureste por el Escudo Guayanés. Las sabanas de la margen derecha del río Orinoco presentan poca extensión y están entremezcladas con parches de bosque (Sarmiento 1983). Los ríos al sur del Inírida discurren por la misma planicie de origen Cuaternario, pero pertenecen a la cuenca Amazónica.

La Llanura Amazónica, los Llanos del Orinoco, los Llanos de Moxos o del Beni, el pantanal del Mato Grosso y el Chaco son algunas de las grandes sabanas-humedales neotropicales originadas por procesos geológicos similares en el mismo periodo.

La formación de los Llanos es el episodio más reciente en la historia geológica de Venezuela, de acuerdo con Vila (1969) y Mago (1978), durante el Terciario el mar interior que ocupaba el noroeste de Venezuela comenzó a retirarse al tiempo que se elevaba la Cordillera de Los Andes. Durante el Cuaternario esta región comenzó a rellenarse con materiales arrastrados por las aguas provenientes de Los Andes y la Cordillera de la Costa. Estos sedimentos fueron depositados de manera intermitente, dando lugar a capas estratigráficas de distinta profundidad y composición mineral (Vila 1969). También aparecen en las llanuras arenas de origen eólico, que en ciertos puntos, por los vientos dominantes alcanzan una preponderancia paisajística, como en el caso de los médanos de los ríos Capanaparo y Cinaruco.

En cuanto a la climatología de la región, y siguiendo la clasificación de Köppen, Los Llanos pertenecen al tipo "Aw Sabana Tropical", un tipo de clima tropical caracterizado por una temperatura promedio del mes más frío > 18 °C, una estación seca claramente definida en los meses más frescos y una precipitación inferior a los 60 mm durante el mes más seco. Sarmiento (1983) apunta que en Los Llanos las precipitaciones oscilan desde los 1000 mm anuales en su extremo oriental, hasta los 2200 mm en su extremo suroccidental, el río Guaviare. En consecuencia el número de meses secos varía desde los 5-6 en la zona este, hasta 1-2 en el sector suroeste.



FIGURA 4. Llanos del Orinoco (en rojo), Llanos Inundables venezolanos (en verde) y área de estudio (rectángulo gris)

2.1.2.- LOS LLANOS INUNDABLES DE VENEZUELA

En Venezuela los Llanos, que ocupan un cuarto de la superficie del país, 240.000 km²; se pueden diferenciar las siguientes regiones: los Llanos orientales o de Mesa, los Llanos centrales y los Llanos occidentales. Los últimos incluyen una región bien definida conocida como los Llanos inundables (Velasco y Ayarzagüena 1995), caracterizada por la ausencia de relieve, baja altitud (por debajo de los 120-100 m.s.n.m.), inundaciones estacionales y por constituir un colector de las aguas de los ríos procedentes de los Andes, la Cordillera de la Costa en Venezuela y de la Cordillera Oriental en Colombia. Se trata de una planicie aluvial que ocupa una superficie de unos 100.000 km² (figura 4), la cual constituye el tercer humedal más extenso de la región neotropical (Hamilton y Lewis 1990).

A su vez, los Llanos inundables han sido divididos en 6 subregiones: Alto Apure, Llanos Boscosos, Hoya de Arismendi, Guárico, Bajo Apure y Apure Meridional. El área de estudio (figura 5), de unos 3.500 km², se ubica en el corazón de los Llanos inundables, en la subregión Alto Apure, limitada al norte por el río Apure. Ésta se caracteriza, a diferencia del resto, por sus sabanas abiertas, la presencia de garceros, aguas ricas en nutrientes, un grado intermedio de inundación en la época de lluvias y suelos compuestos por arcillas y limos (Velasco y Ayarzagüena 1995).

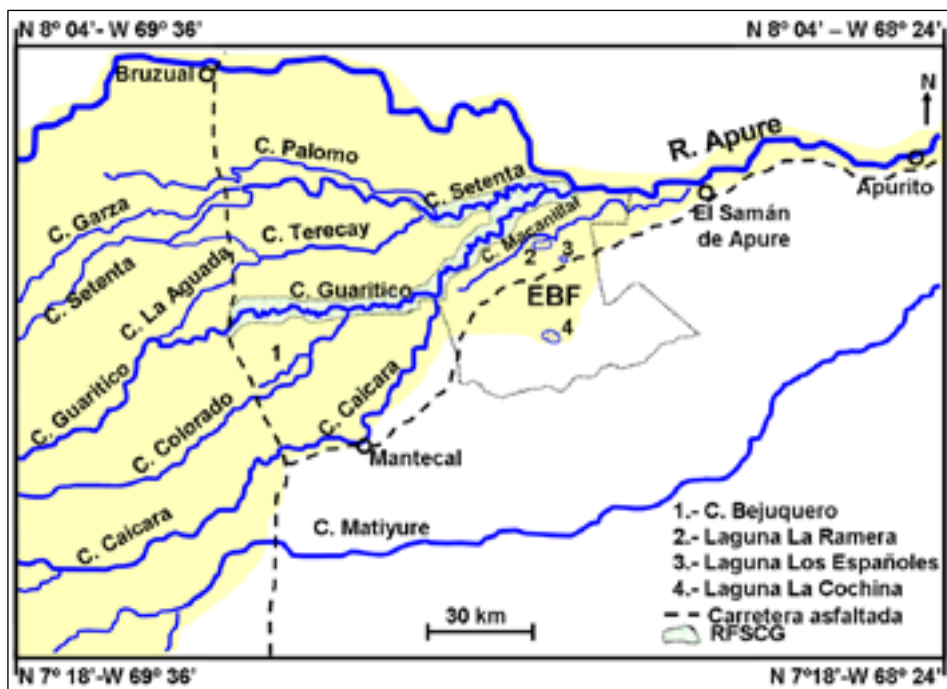


FIGURA 5. Ubicación del área de estudio (fondo amarillo), que incluye la EBF, RFSCG, río Apure y otros cuerpos de agua muestreados.

Su red hidrológica es compleja y está surcada por multitud de cauces de diferentes características y en diversos estados de funcionalidad; afluentes o efluentes de los ríos Apure y Arauca, cuyos “cajones” o cuencas, se conectan sobre todo con los flujos y reflujos de las grandes crecidas; tanto que podrían considerarse en algunos aspectos como una única cuenca, aunque se trata de dos ríos, cuyas fuentes, en la región andina, y cuyas desembocaduras, en el Orinoco, están claramente definidas. Sus aguas se mezclan, sin embargo, durante la estación de lluvias, cuando sus cauces se desparraman por las llanuras de los Llanos. Este fenómeno se puede apreciar nítidamente en la Estación Biológica de El Frío. El río Apurito constituye un claro ejemplo, conecta el río Apure, partiendo aguas abajo del Samán (San Antonio), con el río Arauca, aguas abajo de Merecure. Es un típico caso de cauce atravesado o “travieso”, como se designan en las Marismas del Guadalquivir. En el mismo sentido podemos citar los caños Guaritico y Caicara, difluentes de los ríos Apure y Arauca respectivamente. El caño Caicara, que nace muy próximo al Arauca, desemboca en el Guaritico, y éste último en el río Apure, contribuyendo a la conexión entre ambas cuencas. El río Apure forma un amplio arco, en cuya cúspide estaría la localidad de Bruzual, que toma dirección NE-SO (su sentido general es O-E), en cuyo extremo oriental desemboca el caño Guaritico.

2.1.3.- ESTACIÓN BIOLÓGICA EL FRÍO

El estudio se ha realizado en los cuerpos de agua de en un amplio territorio (3.500 km²), constituido en su práctica totalidad por hatos o estancias privadas dedicadas a la explotación extensiva vacuna y bufalina.

En la zona central se encuentra la Estación Biológica de El Frío (EBF), asentada en los terrenos del hato El Frío, donde se han realizado el grueso de los trabajos e investigaciones que han dado lugar a este estudio, algunos de ellos, sin embargo, se desarrollaron en su entorno (figura 5).

La EBF se sitúa en pleno corazón de Los Llanos Inundables, entre las poblaciones de El Samán de Apure y Mantecal y encierra una superficie de 620 km². Su perímetro se asemeja a un cuadrado, cuyos vértices se corresponden con las siguientes coordenadas geográficas:

	Noreste	Noroeste	Sureste	Suroeste
Latitud	7° 52' N	7° 45' N	7° 42' N	7° 39' N
Longitud	68° 50' O	69° 05' O	68° 43' O	69° 01' O



FIGURA 6. Mapa de la EBF con sus cuerpos de agua principales (azul) y zonas boscosas (verde). Línea negra continua: Límite EBF. Línea negra discontinua: Carretera Nacional. Línea negra punteada: Terraplenes. Los números indican los terraplenes mencionados en el apartado 2.1.6.

EBF tiene dos fronteras naturales, al norte el río Apure y Caño Guaritico y al sur caño Bravo. Otros caños importantes que atraviesan la EBF son los Caños Macanillal, Mucuritas y Capuchinos. La EBF también presenta importantes lagunas como La Ramera, La Cochina, Manirito y El Boral. Los bosques más relevantes son Matas Gordas, La Carmera, y el bosque de galería que flanquea a Caño Guaritico (figura 6).

Para calcular la pendiente del área de estudio se han utilizado los datos de dos vértices geodésicos emplazados por el Instituto Geográfico Simón Bolívar, Venezuela. El primero de ellos ubicado 14 km al suroeste de Mantecal (07° 32' 42''N; 69° 15' 09''O) está a una altitud de 74,52 m s.n.m. El segundo ubicado a 12,5 km al sur de El Samán (07° 48' 36''N; 68° 40' 22''O) está a una altitud de 54,86 m s.n.m. La distancia lineal entre ambos puntos es de 72 km por lo que la pendiente general es del 0,028 %. Para el observador no azevado la pendiente sobre el terreno es prácticamente nula.

2.1.4.-REFUGIO DE FAUNA SILVESTRE CAÑO GUARITICO

También se han realizado censos y otras observaciones en el Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (RFSCG) y en la zona norte del área de estudio, el río Apure, ambos cauces públicos.

La sección del caño Guaritico estudiada se corresponde con la limitada por el RFSCG (figura 5), localizado entre las coordenadas 7° 42' - 7° 55' N y 69° 10' - 69° 36' O. El RFSCG tiene una extensión de 167,5 km repartida en dos caños: el sector de Caño Guaritico que transcurre desde la intersección de la carretera Mantecal-Bruzual, hasta su desembocadura en el río Apure, con una longitud de 128 km, de los cuales 58 km constituyen el límite norte de la EBF y un tramo navegable del caño Setenta que comienza en su desembocadura en caño Guaritico y recorre 39,5 km aguas arriba. La red hidrológica de los caños Guaritico y Setenta supone un complejo conjunto de cursos de agua y lagunas que en máxima inundación cubren inmensas superficies de sabanas (más del 80% del territorio). Sus aguas proceden de los desbordes del río Apure y las lluvias locales, transitan por estos territorios y regresan en su mayoría a dicho río y algunas al río Arauca a través del caño Matiyure.

Caño Colorado desemboca en caño Bejuquero el cual vierte sus aguas a caño Guaritico en los límites del RFSCG. Caño Garza, caño Palomo, caño Terecay y caño La Aguada, son parte de la red hidrográfica del caño Setenta. En la parte más meridional se ubican la laguna de la Barretera, y el caño Matiyure (considerados este trabajo como C. Matiyure), que se comunican a través de zonas inundables con el caño Caicara, el cual a su vez es un afluente sur de caño Guaritico.

2.1.5.-CLIMATOLOGÍA

Los datos climatológicos del área de estudio pertenecientes al periodo 1992-2002 han sido facilitados por el Servicio de Meteorología de la Fuerza Aérea de San Fernando de Apure, estado Apure. La estación meteorológica está situada a 160 km al este de la EBF, en la misma latitud y a 47 m s.n.m. Igualmente se presentan los datos de precipitación

y evaporación mensual para el periodo 1969-2004 medidos en el Hato Cañafístola, ubicado a 18 km al noroeste de la EBF. Para obtener una mayor precisión de las variables climáticas se instaló en la EBF una pequeña estación meteorológica compuesta por un pluviómetro y un termómetro digital que registra y almacena los valores de temperatura y humedad ambiental cada media hora. De este modo se ha generado una base que contiene 16.956 datos de temperatura y humedad para todo el año 2006. Comparando los datos obtenidos por nosotros con los facilitados por la estación meteorológica de San Fernando y por la Agropecuaria Flora C.A. (propietaria del Hato Cañafístola) se aprecia que el comportamiento de la temperatura, humedad y pluviosidad está dentro de los valores dados para la región (figuras 7, 9 y 10). El área presenta temperaturas constantes a lo largo del año y están claramente definidas dos estaciones, una seca y otra húmeda (figuras 7 y 9).

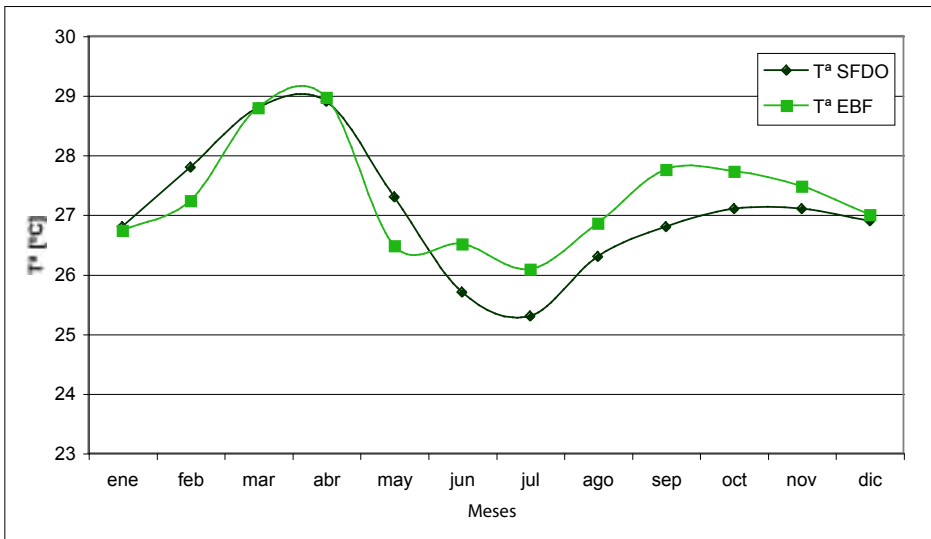


FIGURA 7. Temperaturas medias mensuales. San Fernando de Apure, SFDO. Periodo 1992-2002. Estación Biológica El Frío (EBF), 2006.

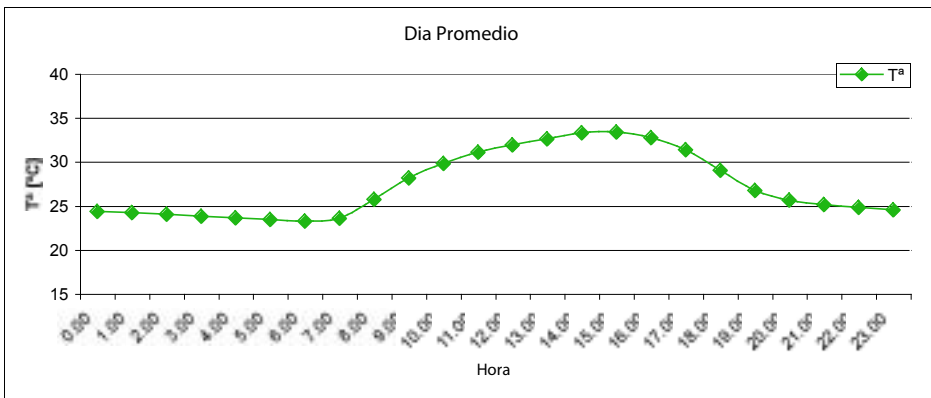


FIGURA 8. Oscilación térmica media en la EBF para el año 2006.

Temperatura. Las temperaturas más elevadas se corresponden con los meses de marzo-abril y octubre-noviembre (figura 7). La temperatura promedio en San Fernando durante el periodo 1992-2002 fue de 27,06° C, siendo julio el mes más frío (25,3° C) y abril el más cálido (28,9° C). Durante el año 2006 la temperatura promedio fue de 27,3° C, con una diferencia entre el mes más cálido (abril) y el más frío (julio) de 2,8° C. Tomando las temperaturas promedio de todos los días del año a la misma hora se obtiene el día promedio en la EBF (figura 8) a partir del cual se deduce que la oscilación térmica diaria ascendió a 9,8° C, 3,5 veces superior a la oscilación térmica anual.

La temperatura mínima absoluta durante este periodo (17,1°C) se alcanzó el 20 de febrero a las 6.30 h, y la máxima (41°C) se registró el 09 de abril a las 15.30 h.

Precipitación. Tal y como se observa en la figura 9 las lluvias se concentran entre los meses de mayo y octubre, este periodo se conoce localmente como “invierno”, y para el año 2006 concentró el 90% del total de precipitaciones. Entre diciembre y marzo las precipitaciones son prácticamente nulas, representando apenas el 1,3 % del total anual, a este periodo se le conoce en Los Llanos como “verano”. Los meses de abril y noviembre son considerados como de transición, de entrada y la salida de aguas.

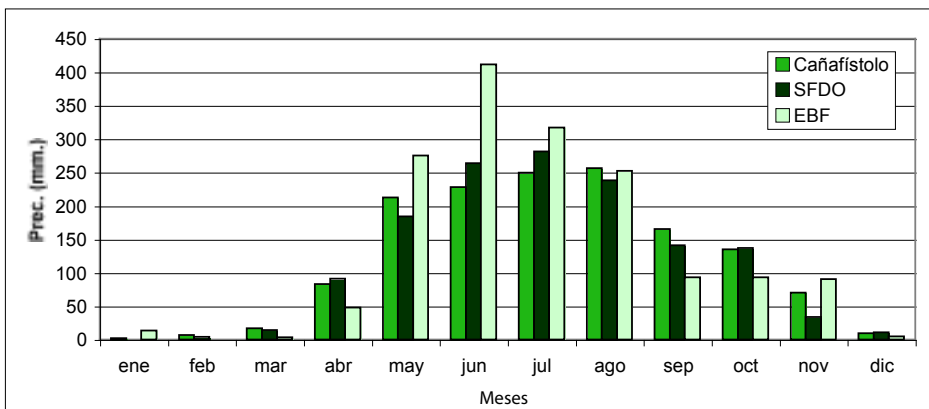


FIGURA 9. Precipitación mensual en Hato Cañafístolo (1969-2004), San Fernando de Apure, SFDO (1992-2002) y EBF (2006).

El promedio anual de precipitación durante 36 años en Hato Cañafístolo fue de 1.439 mm y de 1.399 mm en San Fernando. El año más seco fue 1974 con 908,9 mm y el más lluvioso 1987 con 2.206 mm. Durante el año 2006 el volumen de agua de lluvia recogida en la EBF fue de 1.602 mm., un 11,3 % por encima del promedio.

Humedad. El porcentaje de vapor de agua en el aire es elevado a lo largo de todo el año (figura 10), presentándose un mínimo en marzo 69,06% y un máximo en julio (95,6 %).

Como es lógico los meses de mayor precipitación se corresponden con los de mayor humedad y viceversa (figura 11).

Evaporación. Este parámetro exhibe un patrón inverso al de la precipitación, presentando marzo y julio los valores extremos (figura 12).

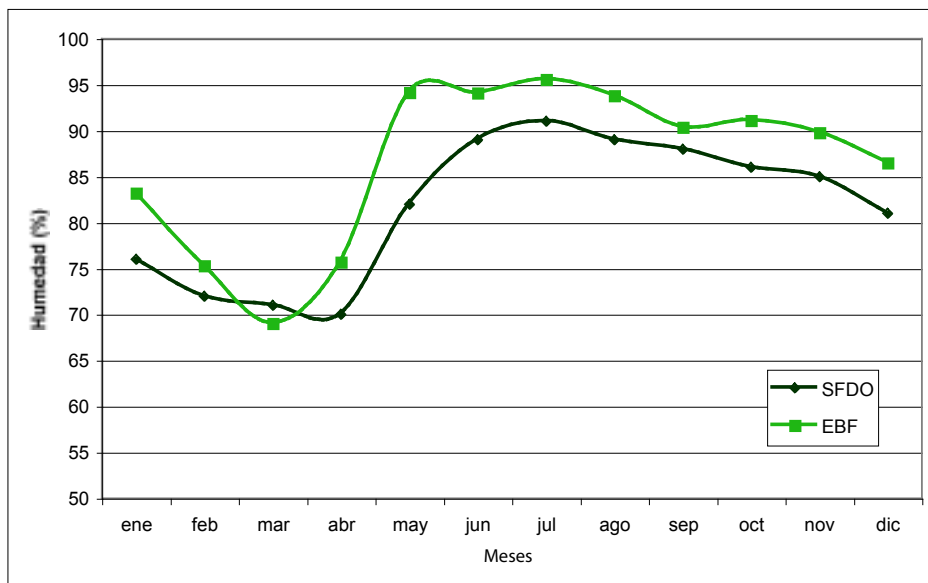


FIGURA 10. Variación mensual de la humedad, medida en %, en San Fernando de Apure (SFDO1992-2002) y en la EBF en el año 2006.

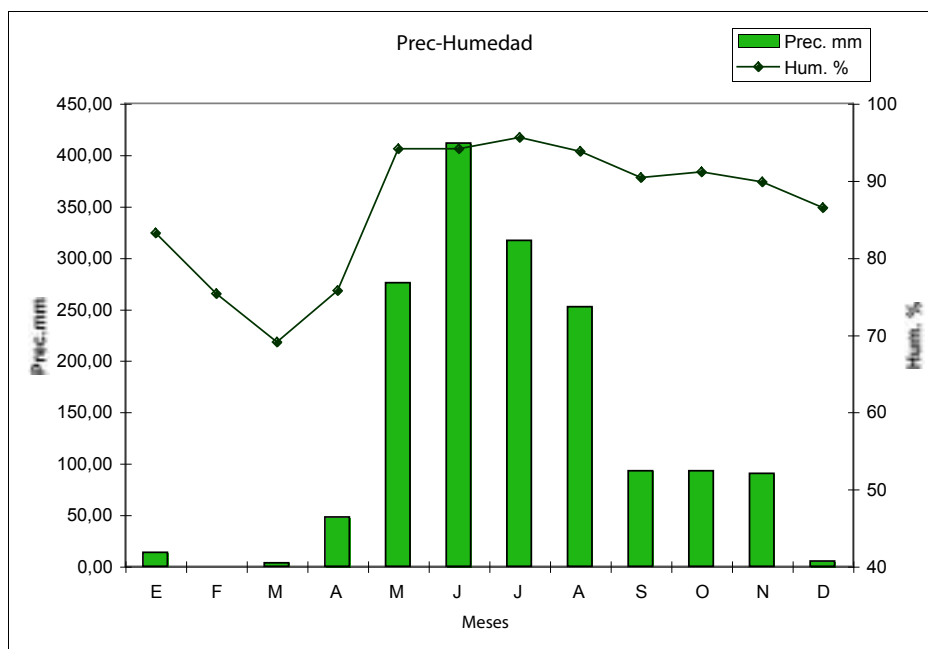


FIGURA 11. Oscilación de precipitación y humedad en la EBF.

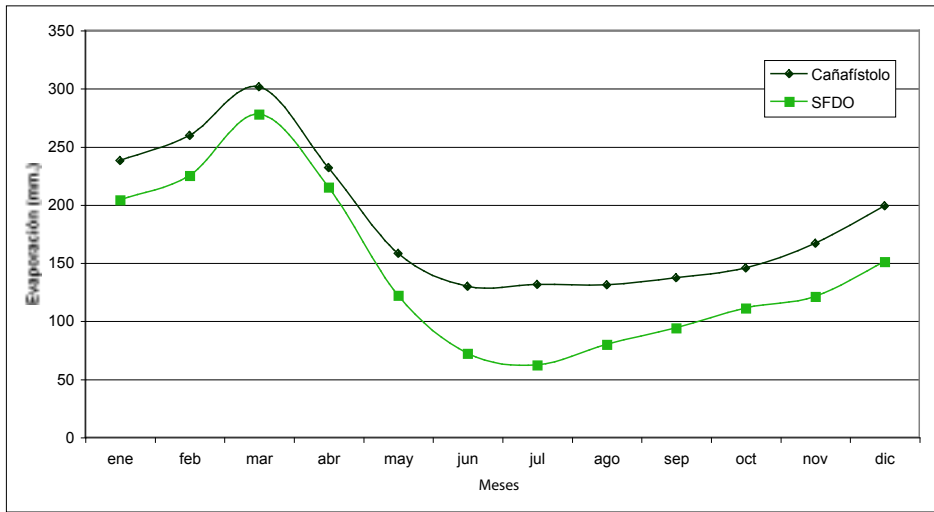


FIGURA 12. Evaporación mensual en Hato Cañafistolo (1980-1996) y San Fernando de Apure (1992-2002).

Viento. La figura 13 muestra la velocidad del viento medida a 12 m de altura durante el periodo 1992-2002 en San Fernando de Apure.

Los meses con más viento se corresponden con la época seca, en lo que localmente se denomina “brisa de verano”, y la dirección prevaleciente es ENE o ESE.

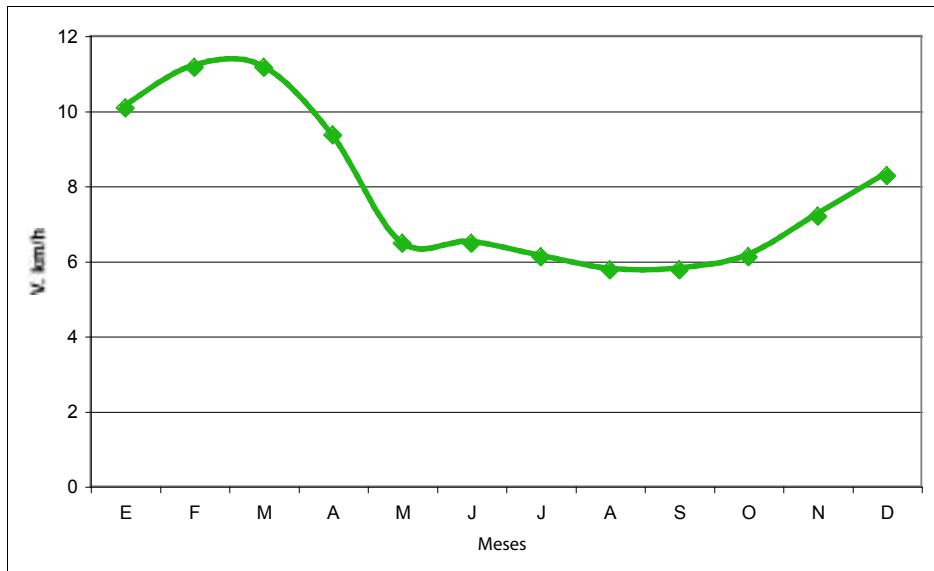


FIGURA 13. Velocidad mensual del viento medida a 12 m del suelo en San Fernando de Apure durante el periodo 1992-2002.

2.1.6.-SUELOS Y RELIEVE

Las sabanas de El Frío son llanuras aluviales formadas por las sucesivas deposiciones de sedimentos acarreados por el río Apure desde mitad del Pleistoceno hasta el Holoceno; estos sedimentos provienen principalmente de la meteorización de rocas areniscas (Sarmiento y Pinillos 2001), lo que genera suelos pobres en nutrientes. Como ya se ha comentado el relieve de la zona de estudio es plano, sin embargo existe un microrelieve, con diferencias de altitud menores de 3 m, que permite diferenciar tres unidades topográficas. Estas unidades se corresponden con la composición mineral del suelo y con sus correspondientes capacidades de drenaje. Del mismo modo las escasas diferencias de altitud determinan el grado de inundación del terreno y en consecuencia la distribución de la vegetación y fauna en la zona.

En base a la composición mineral del sustrato y al nivel de inundación Ramia (1967), reconoce tres unidades fisiográficas para la zona de estudio: Banco, Bajío y Estero (figura 14). Del mismo modo Clemente y Rojas (1980) y Clemente *et al.* (1983) realizan una detallada descripción de los suelos de la zona norte de la EBF, reconociendo ocho tipos diferentes de suelo asociados con las mencionadas unidades fisiográficas:

Bancos. Son las áreas más elevadas de la sabana, durante el periodo de lluvias pueden encharcarse pero no llegan a inundarse. Normalmente se encuentran asociados a los márgenes de caños y ríos y su formación obedece a la deposición de sedimentos de textura más gruesa (arenas). También es posible encontrar bancos en zonas no asociadas con los cursos de agua actuales, aunque lo estuvieron en el pasado y debido a la sedimentación de materiales fueron cegando su lecho y disminuyendo su cauce hasta desaparecer. Presenta suelos del tipo UPTIPSAMMENT, de textura arenosa, bajo contenido de materia orgánica y escasa capacidad de intercambio catiónico. A medida que evolucionan estos suelos pueden presentarse HAPLUSTALFS o TROPAQUALFS. La extensión de los bancos es poco representativa en la EBF, los más importantes se encuentran asociados a los caños Guarítico, Macanillal, Mucuritas y Bravo, y en el río Apure.

Bajíos. Son las áreas de la sabana de altitud inmediatamente inferior a los bancos. Debido a su composición de limos y arcillas que no permite un buen drenaje del terreno, presenta las condiciones más extremas para el desarrollo de la vegetación ya que se inundan durante la época de lluvias y se vacían durante la seca. El pisoteo del ganado y la presencia de invertebrados (lombrices y termitas) que levantan montículos de tierra que superan al nivel de inundación, provoca la aparición de superficies irregulares denominadas localmente como “topiales”, que dificultan el tránsito tanto en verano como en invierno. El tipo de suelos que se desarrolla en los bajíos es del tipo HAPLUSTALFS, caracterizados por procesos de hidromorfía generalizados y formación de vertisoles en las zonas más bajas. El bajío representa la mayor extensión dentro de la EBF.

Esteros. Son las áreas de menor altitud en la sabana, normalmente se presentan a continuación de los bajíos, aunque pueden venir precedidos de bancos. Su superficie queda anegada durante la mayor parte del año, hecho que se ve favorecido por la composición eminentemente arcillosa del sustrato. Dentro de los esteros se ubican las lagunas, que se corresponden con las zonas más bajas del estero y que por tanto retienen agua durante

todo el año y son de gran importancia para la supervivencia de los cocodrilos durante los mayores rigores estivales. Las zonas que sí se secan presentan superficies muy duras y cuarteadas (vertisoles).

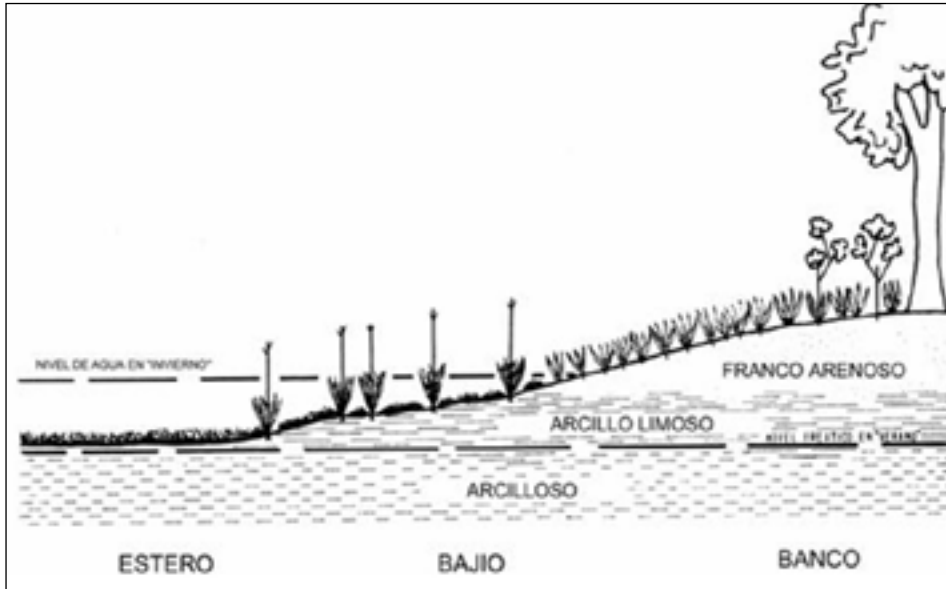


FIGURA 14. Microrelieve de banco, bajo y estero según Ramia (1967).

Terraplenes. Debido a las inundaciones y sequías periódicas que sufre la región, desde principios de los años 60 se han venido construyendo diques a lo largo de la sabana de 1 a 4 m de altura y de función variable, dependiendo de su disposición sobre el terreno:

Terraplenes perpendiculares a los caños. Retienen agua durante el verano con el fin de regenerar los pastos que alimentan al ganado. Al evitar el discurrir de las aguas de caños, bajos y esteros se anegan de forma artificial grandes superficies de sabana. Cuando los terraplenes cortan el flujo de agua de un caño, éste pasa a ser un “caño inactivo” (Ayarzagüena 1983) y funciona, a nivel ecológico, como una laguna. En contraposición denominamos “caños funcionales” a aquellos que mantienen inalterados sus flujos de agua.

Terraplenes paralelos a los caños. Evitan el desborde de los mismos hacia la sabana, limitando el efecto de las inundaciones al producido por las lluvias.

Ambos tipos de terraplenes sirven, además, de vía de comunicación durante el invierno, cuando gran parte de la sabana se encuentra bajo las aguas. Debido a la importancia de los terraplenes, tanto para la ecología y dinamismo de la sabana, como para los cocodrilos (ver capítulo 10 reproducción), presentamos información relativa a la longitud de estas construcciones en la zona norte de la EBF:

1. Carretera Nacional. Su construcción se finalizó a finales de los 60. Un tramo de 26 km atraviesa la EBF en dirección SO-E, desviando el curso del caño Mucuritas (Figura 6).
2. Sede EBF- Las Ventanas. Longitud- 9,5 km. Construido en el año 1965 (Ramia 1972) y ampliado en 2003. Dirección. N-S. Detiene el flujo del agua del caño Macanillal, el desagüe de la Laguna La Ramera y el movimiento general de las aguas en dirección E-O (Figura 6).
3. La Hacienda- Confluencia Guaritico-Caicara. Longitud 37,4 km. Dirección E-O. Evita el desborde del río Apure y del caño Guaritico sobre las sabanas de la EBF (Figura 6).
4. Confluencia Guaritico-Caicara-La Porfía-Carretera Nacional. Longitud 7,2 km. Dirección N-S. Evita el desborde del caño Caicara sobre las sabanas de la EBF (Figura 6).

2.1.7- DINÁMICA HIDROLÓGICA Y TIPOS DE AGUA

Debido a la importancia de los flujos hídricos en la Biología de los cocodrilos hemos considerado conveniente incluir un apartado dedicado a describir los mismos en la zona norte de la EBF, las alteraciones antrópicas que los han modificado así como los distintos tipos de aguas presentes en la región.

La clasificación de aguas amazónicas realizada por Sioli (1985) es apropiada, a grandes rasgos, para abordar la caracterización de las aguas presentes en la zona de estudio. Según este autor en base a su color podemos distinguir tres tipos de aguas, de las cuales dos centran nuestro interés. Aguas blancas, ricas en nutrientes y muy productivas, su color se debe a la gran cantidad de sedimentos inorgánicos del tipo arcilla que lleva en suspensión, representadas en el área de estudio por el río Apure (figuras 15 y 16). Aguas claras, menor cantidad de sedimentos y de materia orgánica, color transparente verdoso, aunque tiende a enturbiarse por el efecto de las lluvias. A pesar de que la importancia de Caño Guaritico le viene dada por el aporte de aguas blancas procedentes del río Apure, Lasso (2004) señala que las aguas de Caño Guaritico son intermedias, pero más cercanas a las aguas claras, debido al aporte continuo sobre su cauce de aguas claras procedentes de afluentes de origen pluvial que drenan las sabanas (figuras 15 y 16). Esto se traduce en una menor cantidad de sólidos en suspensión que diferencia sus aguas del resto de las presentes. En época de grandes crecidas los últimos kilómetros del Caño Guaritico pueden presentar aguas blancas debido a la intromisión temporal de aguas procedentes del río Apure (figura 17).

En EBF los pulsos de inundación vienen determinados por el comportamiento del río Apure, principal colector de la zona, y sus variaciones hidrométricas afectan a toda la red de caños del área de estudio.

La estacionalidad climática de la región determina variaciones estacionales en los niveles del río Apure de 6 a 8 m (Saunders y Lewis, 1988), cuando el río alcanza los 42 m de altura comienzan las descargas de agua hacia las sabanas adyacentes (figuras 18 y 19). Del mismo modo las variaciones en el caudal del Caño Guaritico se corresponden con las del río Apure, según Lasso (2004) la variación máxima de profundidad es de 5 m, con un máximo en agosto y el mínimo en marzo.



FIGURA 15. Izquierda: aguas claras del caño Guaritico. Derecha: aguas blancas del río Apure. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 16. Desembocadura del caño Guaritico en el río Apure donde puede apreciarse la mezcla de aguas claras del primero (izquierda) con las aguas blancas del segundo (derecha). Foto Sergio Balado.



FIGURA 17. Vista aérea de la desembocadura de Caño Guaritico (G) en el río Apure (A). Nótese la intrusión de aguas blancas (B) del Apure sobre las aguas claras (C) del Guaritico. A la derecha de la imagen se observa el terraplén (T) levantado para evitar los desbordes de Guaritico hacia la sabana. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 18.- Vista aérea del río Apure que se desborda y entra en la sabana en el punto señalado con una flecha. A ambos lados del río puede observarse el bosque de galería característico y las sabanas inundadas. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 19.- Punto de ruptura de terraplén que orla el río Apure, cuyo cauce aparece al fondo. En primer plano se ve el rastro de la avenida de la irrupción de las aguas en la sabana. Fotografía tomada en la época seca por Rafael Antelo.

El proceso de anegamiento de las sabanas de El Frío se inicia con la época de lluvias (abril), las precipitaciones caídas sobre el terreno encharcan esteros y bajíos debido a la escasa pendiente y la naturaleza impermeable del sustrato. Al alcanzar el pico de lluvias (julio-agosto) el río Apure y los caños Guarítico y Caicara se encuentran al límite de su capacidad y comienzan a descargar parte de su caudal hacia las sabanas adyacentes y hacia sus afluentes, de modo que las primeras pasan del encharcamiento a la inundación y los segundos aumentan aún más su caudal. Las aguas procedentes de los desbordes forman pequeños caños, “cañitos” en la terminología llanera, que surcan la sabana conectando los distintos cuerpos de agua (figura 20), aunque pierden esa capacidad con la llegada de la época seca. La figura 20 muestra únicamente algunos de estos caños estacionales, pero realmente el número de ellos es prácticamente incontable, debido a que se confunden con las aguas de bajíos, esteros y lagunas y a lo sinuoso de su recorrido, que provoca infinidad de afluencias y difluencias entre ellos mismos, sin embargo la presencia de ciertas especies de bora (ver vegetación) delata su presencia (figura 22). Por último comentar que como se aprecia en la figura 20 la dirección que toman los cañitos no sigue, en ocasiones, el sentido general de pendiente O-E, sino que su flujo está influenciado por la presencia de vegetación arbórea o por el volumen hídrico presente en los cuerpos de agua que conectan, siguiendo un proceso similar al de los vasos comunicantes.

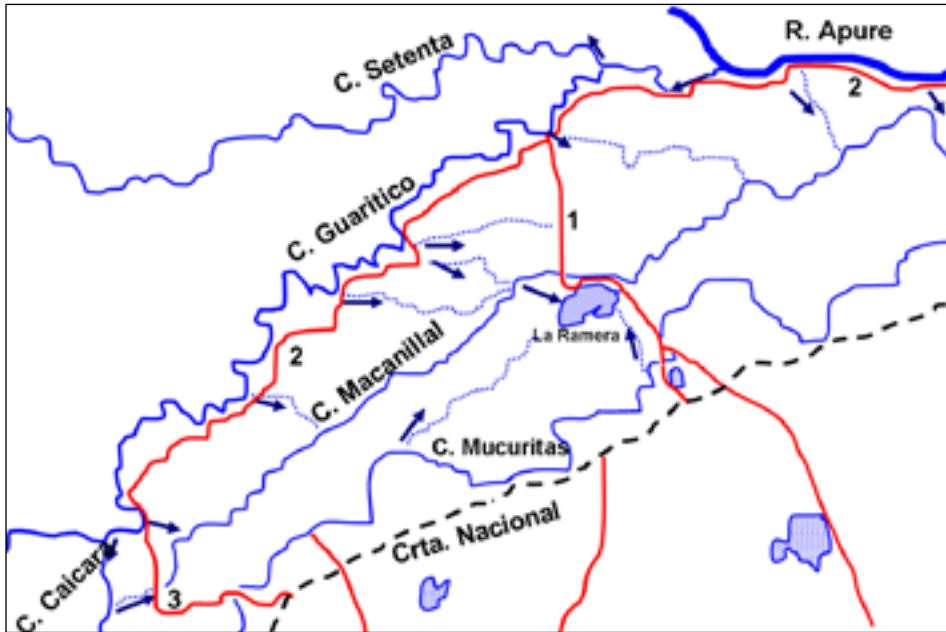


FIGURA 20. Mapa del norte de la EBF. En rojo aparecen marcados los terraplenes con la numeración que sigue el texto del apartado 2.1.7, en línea azul continua los cursos de agua y lagunas, en línea azul discontinua los “cañitos”. Las flechas azules señalan los desbordamientos y dirección de la riada en época de lluvias, básicamente en sentido O-E.

Actualmente, y debido al efecto de los terraplenes, este proceso se ha visto seriamente alterado. El terraplén 1 (figura 20) impide el flujo natural de las aguas en dirección O-E, incrementando de forma artificial la superficie del estero y de las lagunas. Los terraplenes 2 y 3 (figura 20) evitan que los caños Guaritico y Caicara y el río Apure desborden sobre la sabana, y como consecuencia las aguas ricas en nutrientes y biomasa acarreadas desde los Andes no riegan la zona norte de la EBF produciendo un empobrecimiento de las sabanas que ha modificado la vegetación y afectado notablemente a la fauna de la región. Asimismo las zonas norte y sur de la EBF se encuentran aisladas debido a la presencia de la carretera nacional, que actúa como un dique impidiendo el paso de agua y privando al sector meridional de la zona de estudio de los beneficios de las aguas andinas. Con motivo de la reparación de la mencionada carretera se han construido, entre los años 2005 y 2006, pasos de agua bajo la misma, que han atenuado levemente los efectos que provoca.

A pesar de lo explicado, cabe decir que durante los casi 5 años de estudio, prácticamente todos los años los caños Guaritico y Caicara y excepcionalmente el río Apure rompieron, en determinados puntos, los terraplenes que contienen su agua, mitigándose de este modo las consecuencias de los mismos (figuras 21 y 22).



FIGURA 21. Izquierda: Aguas del caño Guarítico (G) que han desbordado el terraplén (T). Derecha: Aguas del caño Caicara que también has desbordado el terraplén y corren hacia la sabana (T). Fotos Rafael Antelo.



FIGURA 22. Aguas del río Apure (A) que han roto el terraplén (flecha) e inundan la sabana inundada. C es un caño pequeño o cañito. Foto Rafael Antelo.

2.2. MEDIO BIOLÓGICO

2.2.1.-VEGETACIÓN

La dinámica hidrológica y la capacidad de acumular agua en y sobre el suelo son los factores más determinantes en la distribución de las especies vegetales en la sabana inundable. En general en las zonas que permanecen anegadas durante varios meses al año no se desarrolla vegetación leñosa de cierto porte, por lo que la vegetación dominante en el área de estudio son plantas herbáceas y gramíneas perennes. En las secciones más elevadas del terreno con suelo arenoso, los bancos, crecen bosquetes o bosques aislados conocidos como “matas” que en realidad son bosques isla. En las elevaciones, también arenosas, que orlan los cauces, crecen los bosques galería. Matas y bosques galería tienen una indudable importancia como refugio de numerosas especies y contribuyen a incrementar la biodiversidad de los llanos.

La diversidad vegetal de EBF es comparable a la de otras regiones llaneras, se han descrito 387 especies de plantas vasculares para el área de estudio, distribuidas en 273 géneros y 105 familias (Galán de Mera 2007).

Las asociaciones vegetales las describimos en base a los trabajos fitosociológicos de Castroviejo y López (1980), Galán de Mera *et al.* (2006) y Galán de Mera (2007), describimos las más relevantes para el estudio del cocodrilero del Orinoco. La figura 23 muestra de forma esquemática las descripciones realizadas en el texto.

Vegetación de bancos. La estructura de la vegetación asociada a los bancos puede variar dependiendo de su estado de degradación, aunque en general pueden definirse tres formaciones vegetales, una de macrofanerófitos de 20 a 30 m de altura, denominada “mata”, donde sobresalen algunos árboles de gran porte como *Ceiba pentandra*, especie muy llamativa y que sirve como referencia a la hora de orientarse en la sabana; otra denominada como “orla de mata” compuesta por pequeños árboles y trepadoras espinosas y una tercera formada por dos comunidades de hierbas altas, llamadas localmente como “viboreras” y “pajonal”.

La mata presenta tres estratos o niveles de vegetación, los dos primeros formados por especies leñosas y el inferior por herbáceas. Galán de Mera *et al.* (2006) y Galán de Mera (2007) reconocen la asociación *Bromelio chrysanthae-Platymiscietum pinnati* (figura 23A) para describir los bosques semidecíduos umbríos, con un primer estrato de árboles (*Ceiba pentandra*, *Ficus guianensis*, *Samanea saman*, entre otros) que superan los 20 m, un sotobosque integrado por pequeñas palmeras (*Bactris guineensis* y *Desmoncus orthacantus*), y a menor altura gramíneas nemorales (*Olyra latifolia*) y una bromelia terrestre (*Bromelia chrysantha*). También son frecuentes las lianas (*Arrabidaea mollissima* y *Smilax cumanensis*) en el borde externo de la mata y epífitos (*Polypodium polypodioides* y *P. wagneri*) sobre los grandes árboles.

Bajo el término “Mata 2” (figura 23 B), se designan las matas angostas paralelas a los caños y situadas en la parte externa de los bosques de galería, por lo que pueden llegar a confundirse con estos mismos (Ayarzagüena 1983). No se han descrito comunidades para esta formación, debido a que representan un estado degradado o que va a evolucionar hacia lo descrito anteriormente (Galán de Mera com. pers.)

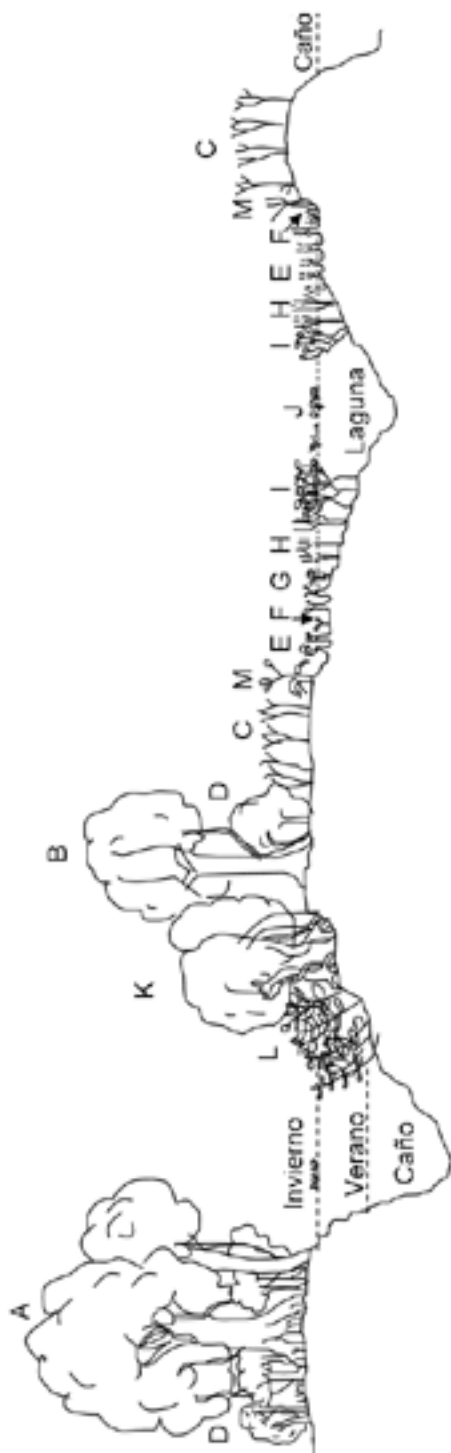


FIGURA 23. Corte transversal teórico entre dos caños, unos funcional y otro inactivo, que muestra las distintas unidades fisiográficas de terreno y la vegetación típicamente asociada. A.- Bosques y arbustadas (*Bromelio chrysanthae-Platymiscietum pinnati*). B.- Mata 2.C.- Pajonal de banco (*Cassio-Elioneurum tripsacoides*). D.- Orla de mata (*Randio venezuelensis-Annonetum jahni*). E.- Vegetación de cima de bajo (*Sphiltantho-Paspaletum orbiculati*). F.- Vegetación de fondo de bajo (*Ludwigio sedioidis-Eichhornietum diversifoliae*). G.- Juncal (*Eleocharidetum mutatae*). H.- Juncal (*Eleocharidetum interstinctae*). I.- Boral (*Eichhornietum azureae*). J.- Comunidad flotante (*Pistio-Salvinietum auriculatae*). K.- Bosque de galería (*Nectandro-Duguetietum riberensis*) L.- Comunidad de mangle (*Coccolobetum obtusifoliae*). M.- Viboral (*Panico-Imperatetum contractae*). Modificado de Ayarzagüena (1983) y Galán de Mera (2007).

La orla de mata se compone de lianas, arbustos y arbolillos frecuentemente espinosos que en ocasiones, debido a su denso entramado, pueden dificultar el acceso a la mata. Su presencia también es característica junto a los terraplenes, ya que ofrecen una superficie que no se inunda, o al menos no por mucho tiempo. Pueden considerarse como una comunidad precedente al establecimiento de la mata. Especies como el espinito (*Chomelia venezuelensis*), guácimo (*Guazuma ulmifolia*), pata e' vaco (*Bauhinia benthamiana*) y el manirito (*Annona jahnii*) son típicas componentes de la orla de mata.

En las áreas de banco, dominadas por gramíneas dispuestas en macollas, se identifican dos asociaciones, el pajonal *Cassio-Elionuretum tripsacoidis* (figura 23C), caracterizada por especies tales como *Elionurus tripsacoides*, *Chamaecrista rotundifolia*, *Borreria ocymoides*, *Axonopus purpusii* y *Cenchrus pilosus* y el viboral *Panico-Imperatum contracti* (figura 23 M), esta última marca la transición entre el banco y el bajío y está definida por *Panicum junceum* e *Imperata contracta* entre otras.

La vocación ganadera de la tierra ha provocado la aparición de comunidades nitrófilas, especialmente en los bancos ya que no se inundan durante el invierno, por lo que el ganado tiene una especial querencia hacia ellos, la acumulación de sus deyecciones estimula el crecimiento de una comunidad denominada como *Sido (glomeratae)- Cassietum torae*, conocida localmente como bruscales e integrada por *Senna obtusifolia*, *Sida glomerata*, *Sida acuta* e *Hypstis suaveolens* entre otras.

Vegetación de bajío. La presencia de “topiales” sobre la superficie del bajío rompe la monotonía fisionómica del mismo, dando cabida a dos comunidades vegetales diferenciadas. La primera, *Spilantho- Paspaleum orbiculati* (figura 23 E), ocupa las cimas de las “topiales” y por ende está sometida a una menor inundación, *Paspalum orbiculatum*, *Panicum laxum* y *Spilanthus uliginosa* son plantas representativas de esta asociación. Ocupando los pequeños charcos y claros inundados del bajío aparece la asociación *Ludwigio sediodis-Eichhornietum diversifoliae* (figura 23 F), determinada por especies como *Marsilea deflexa*, *Leersia hexandra* y *Sagittaria guyanensis*.

Vegetación de esteros y lagunas. Las zonas más bajas de la sabana permanecen un mayor número de meses inundadas, y ciertas zonas no llegan a secarse nunca, por lo que a medida que la profundidad del agua va aumentando, aparecen progresivamente diferentes comunidades vegetales adaptadas a los distintos grados de inundación. En la zona más elevada de los esteros se instalan *Eleocharis mutata* y *Oryza perennis* formando la asociación *Eleocharideum mutatae* (figura 23 G). A continuación de esta comunidad se instalan los juncuales más representativos, dominados por *Eleocharis interstincta* quien da nombre a la asociación *Eleocharidetum interstinctae* (figura 23 H). A una mayor profundidad se desarrollan los denominados “borales”, plantas flotantes o emergentes enraizadas que al aumentar el nivel del agua pueden romper sus tallos y desplazarse como comunidad flotante. Se caracterizan por la presencia de dos especies de bora, *Eichhornia crassipes* (*Eichhornietum crassipedis*) –más hacia las orillas y en lodazales- y *E. azurea* (*Eichhornietum azureae*) –en aguas más profundas y limpias– formando grandes masas de vegetación extremadamente densa, que dificulta o impide la navegación en bote o los desplazamientos a caballo. Es frecuente también la presencia de *Panicum elephantipes*, *Ludwigia helminthorrhiza* e *Hymenachne amplexicaulis* (figura 23 I). Sobre todo

Eichhornietum crassipedis, se extiende ampliamente por las orillas de caños inactivos, y con el paso de los años sin que corra el agua, su cauce pueden llegar a tapizarse por completo con estas plantas, enraizadas en las orillas de caño y flotantes en las partes más profundas, impidiendo por completo la navegación de los mismos. Estas comunidades vegetales son ocupadas por crías y jóvenes de cocodrilo, ya que en ella encuentran refugio y comida.

En las zonas más profundas de las lagunas se sitúa una comunidad de plantas exclusivamente flotantes, *Pistio-Solvinietum auriculatae* (figura 23 J), que constituye un estadio sucesional del *Ludwigio sedioidis-Eichhornietum diversifoliae*, cuya ubicación dentro de las lagunas varía dependiendo de los vientos que provocan corrientes superficiales de agua.

Vegetación en caños funcionales y ríos. Las fuertes crecidas y bajadas anuales de caños funcionales y ríos, unido a la deposición de arenas en la parte interna de las curvas, preparan el ambiente idóneo para el desarrollo del mangle llanero, *Coccoloba obtusifolia*, que origina la asociación *Coccolobetum obtusifoliae* (figura 23 L). La relativa densidad de esta formación unida al hecho de permanecer muchos meses mayormente sumergida, proporciona un hábitat muy favorable para el desarrollo de neonatos y jóvenes de cocodrilos.

En las zonas en que el efecto de las crecidas es menos intenso que en el caso anterior, encontramos la asociación descrita como *Nectandro-Duguetietum riberensis* (figura 23 K), conocida como bosque de galería. A diferencia de las matas, en los bosques de galería los aportes de nutrientes no provienen del propio bosque, sino de los sedimentos arrastrados por las aguas que lo inundan en la época de lluvias. Son característicos de esta asociación el laurel (*Nectandra pichurinum*) y el anoncillo (*Duguetia riberensis*).

Vegetación en los terraplenes. Como se ha comentado anteriormente las especies integrantes de la orla de mata también se encuentran en los terraplenes, con el paso del tiempo dan lugar a la aparición de especies típicas de la mata como la ceiba o el matapalo (*Ficus guianensis*). Estos árboles o arbolillos proporcionan áreas de sombra que protegen a los neonatos de cocodrilo de potenciales depredadores aéreos. También es frecuente la aparición de comunidades nitrófilas ya descritas para el banco.

2.2.2.-FAUNA

La extraordinaria abundancia y diversidad de fauna en el área de estudio está reconocida y documentada internacionalmente en forma de decenas de documentales de naturaleza y avalada por miles de turistas extranjeros y nacionales que visitan la región anualmente.

Invertebrados. La comunidad de invertebrados de la EBF tiene decisiva importancia en el mantenimiento de los ecosistemas, Sarmiento (1994) apunta que una de las diferencias entre las sabanas africanas y las americanas es que en las primeras, los principales consumidores primarios son los grandes herbívoros característicos de aquellas planicies, mientras que en América esa función la realizan principalmente los insectos, especialmente hormigas y termitas. Asimismo Farji-Brenner y Silva (1995) apuntan que los nidos de hormigas son precursores en el establecimiento de las matas, ya que producen una mayor acumulación de nutrientes que en otras áreas de la sabana. Otros grupos relevantes por

su abundancia son los coleópteros, arácnidos, odonatos y dípteros, especialmente los hematófagos. Los insectos sostienen a importantes comunidades de anfibios y quirópteros y son la base de la dieta de neonatos y juveniles de cocodrilos del Orinoco. Otros grupos de invertebrados a destacar por su importancia en las cadenas tróficas son los crustáceos (el cangrejo *Dilocarcinus dentatus*) y gasterópodos (la guarura o caracol *Pomacea* sp.), que son depredados por especies tan dispares como el zorro cangrejero (*Procyon cancrivorus*), el gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) o el caimán de anteojos o baba (*Caiman crocodilus*). Sin embargo y debido al efecto de los terraplenes sobre el ciclo hidrológico de la región, los niveles poblacionales de cangrejos y guaruras distan mucho de aquellos que presentaban antes de la modulación de las sabanas (Ayarzagüena y Castroviejo, com. pers.).

Por último cabe resaltar por su abundancia y relevancia en las cadenas tróficas al camarón (*Macrobrachium* sp.) depredado por una amplia variedad de peces y tortugas acuáticas (Ramo 1980; Lasso 2004).

Peces. La gran riqueza ictiológica de la región y su alta diversidad ha sido apuntada por Lasso (2004), quien identificó 217 especies presentes en los cuerpos de agua de la EBF y RFSCG. Los órdenes con mayor representación son los Characiformes y los Siluriformes, dentro de estos últimos los grandes bagres (*Brachyplatystoma* sp. y *Pseudoplatystoma* sp.) son potenciales depredadores de los neonatos de *C. intermedius*. Los caribes o pirañas (*Pygocentrus cariba* y *Serrasalmus* sp.) se presentan en grandes concentraciones, especialmente en la época de aguas bajas, y su gran abundancia se ha relacionado con la desaparición de cocodrilos, los cuales parecen controlar las poblaciones de estas especies. La importancia de la comunidad de peces es decisiva para el mantenimiento de otros grupos de vertebrados, como demuestra la presencia de grandes depredadores situados en la cima de las pirámides tróficas cuya dieta se basa en la comunidad íctica: dentro de los reptiles, los adultos de *Caiman crocodilus* y *C. intermedius* incluyen a los peces en su dieta (Ayarzagüena 1983; este trabajo). En aves las altas densidades de águila negra (*Buteogallus urubitinga*) y águila pescadora (*Pandion haliaetus*) resaltan la importancia del recurso así como la presencia de mamíferos ictiófagos como el perro de agua o nutria gigante de río (*Pteronura brasiliensis*) y el abundante delfín de agua dulce o tonina (*Inia geoffrensis*).

Anfibios. En las noches de la época de lluvias los sonoros cantos efectuados simultáneamente por miles de anuros forman espectaculares coros que dan una idea de la asombrosa abundancia de este grupo que sin embargo no se corresponde con una gran diversidad. Aproximadamente 20 especies en la EBF (Barrio com. pers.), que con escasas variaciones, son comunes a toda la región de Los Llanos. Las familias Leptodactylidae e Hylidae son las mejor representadas, con 9 y 6 especies respectivamente.

Reptiles. Sin duda dos grupos de reptiles, ambos ligados al medio acuático, destacan por su abundancia sobre el resto, los crocódilidos representados por la baba o caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*), que fue objeto de una tesis doctoral (Ayarzagüena 1983), y el cocodrilo del Orinoco, y los quelonios, encabezados por los prolíficos galápagos (*Podocnemis vogli*), terecays (*Podocnemis unifilis*) y la casi extinta tortuga arrau (*Podocnemis expansa*). Los galápagos basan su alimentación en vegetación acuática (*Eichhornia* sp. e *Hymenachne amplexicaule*) y en los citados camarones (Ramo

1982). En la región el grupo de las serpientes cuentan con unas 24 especies (Barrio com. pers.), destacando por su presencia y abundancia la culebra de agua o anaconda (*Eunectes murinus*), la cual depreda de forma notoria sobre otros reptiles como galápagos y caimanes de anteojos adultos y posiblemente sobre cocodrilos subadultos. El mato de agua (*Tupinambis nigropunctatus*) también presenta altas poblaciones y, aunque es un depredador generalista, su importancia como regulador de poblaciones de crocodílicos y quelonios es indudable.

Aves. Es el grupo de vertebrados mejor representado en la EBF, de las aproximadamente 300 especies descritas, las acuáticas resaltan por su abundancia, ardeidas, cicónidos (González 1992), cuyas espectaculares colonias reproductivas están descritas en Ayarzagüena *et al.* (1981), anseriformes y cormoranes están presentes por todo el territorio, la variedad de hábitats (sabanas inundadas, bosques de galería, lagunas, esteros etc.) que ocupan está directamente relacionada con la amplitud de presas que los alimentan, invertebrados acuáticos, anuros, peces, reptiles, vegetación acuática etc. Las aves de presa, Accipítridos, son también muy importantes en el funcionamiento de los ecosistemas debido al amplio abanico de presas sobre las que depredan, desde insectos, reptiles (*Amaevia amaevia*) pequeños roedores (*Oryzomys* sp.), pasando por lagomorfos (*Sylvilagus floridanus*), peces y otras aves. El chiriguare (*Milvago chiva-chiva*) y el caricare (*Caracara plancus*) son quizá las rapaces menos especializadas, y su amplio espectro alimenticio incluye carroña, huevos de reptiles y pequeñas presas vivas. Cabe destacar el elevado número de efectivos con que cuentan los carroñeros (Cathartidos), quienes juegan un papel fundamental en el procesamiento de cadáveres.

Mamíferos. Son los quirópteros los mamíferos más y mejor representados en la EBF, con más de 30 especies descritas, se alimentan principalmente de insectos, aunque también los hay frugívoros y piscívoros (Ibáñez 1981). En segundo lugar aparecen los roedores con 11 especies, siendo los más conspicuos por su tamaño y abundancia los semiacuáticos chigüires (*Hidrochoerus hidrochaeris*), los roedores más grandes del mundo que se alimentan principalmente de vegetación acuática (Azcárate 1978). Los edentados, representados por cuatro especies, *Dasyopus sabanicola*, *D. novemcinctus*, *Myrmecophaga tridactyla* y *Tamandua tetradactyla*, depredan sobre la amplia comunidad de invertebrados, especialmente los dos últimos, que basan su dieta en insectos gregarios (hormigas y termitas). En la práctica totalidad de las matas es posible encontrar araguatos o monos aulladores, cuya Biología fue descrita por Braza (1980). Los carnívoros más destacados son el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el zorro (*Cerdocyon thous*) o la nutria gigante de río (*Pteronura brasiliensis*). Cabe destacar la reaparición de la danta o tapir (*Tapirus terrestris*) en la EBF, cuya presencia hace 30 años era nula (Ayarzagüena. com. pers.). El último manatí (*Trichechus manatus*) del que se tiene noticia, apareció muerto en el río Apure, a unos 45 km aguas abajo de la EBF el mes de marzo del 2006. Sin embargo pescadores y habitantes ribereños indican la presencia de este emblemático mamífero tanto en caño Guaritico como en el río Apure.

El trabajo de Ramo y Ayarzagüena (1982) presenta una amplia descripción de la fauna de El Frío.

2.3. MEDIO HUMANO

El uso de la tierra en el área de estudio es eminentemente ganadero, la cría extensiva de ganado vacuno y bufalino es la principal actividad económica de la región y debido a ello las fincas ganaderas – hatos y fundos - ocupan más de un 80 % de la extensión del estado Apure. La pobreza de los suelos y los cíclicos periodos de sequía-inundación limitan el desarrollo de la agricultura. Las zonas más fértiles son las vegas de ríos y caños que anualmente son regadas por aguas ricas en nutrientes procedentes de los Andes; sólo en estas áreas y en las zonas de banco es posible el cultivo de frijoles, yuca, maíz y plátanos. Recientemente se ha fomentado desde el gobierno venezolano la producción de algodón. Para aprovechar las zonas susceptibles de ser cultivadas, las matas y bosques de galería ubicados sobre los bancos han sido históricamente deforestados, aumentando la superficie de sabana. Aún así la agricultura de la región puede considerarse de subsistencia o de pequeños productores. Otros factores que han contribuido de manera tajante a la reducción de las masas arbóreas son la utilización de su madera como combustible o para la construcción de cercas y potreros en los hatos ganaderos, así como la sensata elección de los bancos como zonas para la construcción de viviendas.

El debate sobre el origen antrópico o natural de las sabanas como llanuras tropicales dominadas por vegetación herbácea parece estar resuelto. Según Sarmiento (1994) las sabanas no son formaciones debidas a los recurrentes fuegos y talas producidos por el hombre y a la acción de su ganado, sino que por el contrario son formaciones naturales que surgen bajo determinadas condiciones edáficas y climáticas y cuya vegetación y fauna están perfectamente adaptadas al fuego desde antes de que *Homo sapiens* irrumpiera en el continente americano. En este sentido cabe decir que EBF posee un potrero de 15 ha que se cercó hace más de 10 años y que ha permanecido aislado del fuego y del ganado. En el transcurso de este periodo en la zona de banco presente dentro del potrero se ha desarrollado vegetación leñosa, donde antes fue herbácea, de portes superiores a los 8 m, mientras que en la zona de bajo del potrero las herbáceas son las dominantes y los árboles y arbustos se presentan de forma aislada. Es por ello que podemos afirmar que en la zona de estudio es el grado de inundación el que limita, de manera natural, el desarrollo de la vegetación arbórea, pero que los continuos incendios (figura 24) provocados y la acción del ganado favorecen el asentamiento de comunidades herbáceas secundarias en las zonas de banco.

Otra alteración sobre la vegetación natural de las sabanas inundables consiste en la siembra de amplias extensiones de pastos introducidos para alimentar al ganado. Esta actividad relativamente reciente elimina la vegetación natural en zonas de banco y bajo en favor de especies muy dominantes que no permiten el asentamiento de otras comunidades vegetales. Esta pérdida de diversidad vegetal homogeniza el paisaje y afecta también a la fauna, haciendo muy escaso el avistamiento de avifauna en los paños de sabana sembrados por gramíneas introducidas. En la EBF hay actualmente sembradas 60 ha de *Brachiaria humidicola*, una gramínea estolinífera original de África ecuatorial resistente a la sequía y al encharcamiento.

Sin duda la mayor alteración que ha sufrido la región a manos del hombre proviene de la alteración de los pulsos de sequía-inundación que son determinantes para el desarrollo de todos los procesos biológicos. En primer lugar la principal arteria fluvial de la región, el



FIGURA 24.- Los frecuentes incendios forman parte inherente del paisaje de Los Llanos durante la estación seca. Foto Rafael Antelo.

río Apure, ha visto modificado su caudal debido a la construcción de grandes presas sobre los cauces de sus afluentes más importantes. El río Apure se forma a partir de la unión de los ríos Uribante y Caparo, y es aquí donde encontramos el primer embalse; igualmente los ríos Guárico y Masparro cuentan con sus respectivas presas, el río Portuguesa, el afluente más importante del Apure, tiene profundamente alterada su desembocadura por la presencia de la carretera San Fernando-Calabozo, que actúa como un dique. Estas presas son utilizadas para la obtención de energía eléctrica y para regar cultivos, por lo que su manejo obedece estrictamente a factores económicos y no ambientales. Un ejemplo de los efectos de estas presas sobre la estacionalidad hídrica se dio el mes de febrero de 2006, a mediados de la estación seca, cuando de manera sorprendente el caudal de caño Guaritico y del río Apure aumentó unos dos metros durante 15 días sin que se produjeran precipitaciones, probablemente por la apertura de alguna de las mencionadas represas. Caño Guaritico volvió a ser navegable y las típicas playas que se forman en la época seca quedaron bajo las aguas, abortando el desarrollo de los huevos depositados por cocodrilos, iguanas (*Iguana iguana*) y terecays (*Podocnemis unifilis*) en dichas playas. Del mismo modo dicho aumento de caudal afectó a la actividad pesquera en el río Apure ya que vio reducida sus capturas durante esos días. Pescadores que llevan viviendo a orillas del río por más de 40 años nos informaron que nunca habían presenciado una crecida de tales características en el mes de febrero.

A menor escala la dinámica hidrológica del área de estudio está alterada por la construcción en la década de los 70 de los Módulos de Mantecal, que supuso el levantamiento de terraplenes en un área de unos 2.500 km² ubicada a unos 30 km al oeste de Mantecal, convirtiéndose en la mayor superficie modulada de Suramérica (Lasso, com. pers). La construcción de estos módulos tiene como objetivo aumentar la capacidad de carga ganadera, mediante la alteración de un sector de la cuenca hidrográfica del caño Guaritico. Del mismo modo los hatos adyacentes al RFSCG han construido diques sobre las afluentes del Guaritico que manejan en función de su necesidad de agua para el ganado.

Chacón (2007) analiza los cambios producidos en el paisaje del área de estudio debido a la modulación (construcción de terraplenes) de la sabana, comparando fotografías aéreas tomadas en 1960 – antes de comenzar la modulación de la sabana- con imágenes satelitales obtenidas en 1988. La tabla 1 sintetiza los resultados obtenidos en este trabajo.

TABLA 1. Muestra, en porcentaje, la extensión de las distintas unidades fisiográficas presentes en el área de estudio antes y después de la construcción de los terraplenes. Modificado de Chacón (2007).

	Banco	Bajío	Estero	Bosque de Galería	Otros
1960	27 %	45 %	13%	13%	2%
1988	9%	21%	55 %	14 %	1%

Como puede apreciarse fácilmente la construcción de terraplenes ha influido de forma significativa en el paisaje de los Llanos Inundables, cuadruplicando la extensión del estero en detrimento del bajío y el banco, debido a la alteración de dinámica hidrológica de la región.



FIGURA 25. Izquierda. Colonia reproductiva de garza blanca (*Casmerodius albus*) sobre el caño Macanillal, año 2003. Derecha. Pareja de pollos en el nido. Fotos Rafael Antelo.

A nivel de la EBF, los 6 garceros (colonias reproductivas de Ardeidas y Cicónidos) descritos por Ayarzagüena *et al.* (1981) en el caño Macanillal han desaparecido debido al efecto de los terraplenes, el último garcero que se formó en dicho caño fue en el año 2003 (figura 25), coincidiendo con una ruptura del terraplén que propició la entrada de agua desde el caño Guaritico, y apenas ocupaba un centenar de metros del bosque de galería, contra los más de 8 km descritos por Ayarzagüena *et al.* (1981). Del mismo modo las densidades poblacionales de carrao (*Aramus guarauna*) y gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*), especies que se alimentan casi exclusivamente de guaruras (caracoles), se han visto drásticamente reducidas (Ayarzagüena com. pers.). Por otro lado el aumento de las superficies inundables debería beneficiar, en términos de incremento de hábitats potenciales, a especies relacionadas con el medio acuático, como los crocodílidos.

A pesar de todo lo mencionado anteriormente cabe decir que los ecosistemas apureños se encuentran en un buen estado de conservación, el manejo tradicional del ganado con lazo y a caballo ha permitido que la región se mantenga en un más que aceptable grado de preservación.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización de esta tesis se contó con el inestimable apoyo de Estación Biológica El Frío A.C., entidad que aportó alojamiento, manutención, laboratorio, oficina, vehículos todo terreno marca Toyota, embarcaciones, motores fuera borda y ayudantes durante el periodo de estudio, comprendido entre agosto de 2002 y abril de 2007.

El trabajo de campo dedicado a esta tesis supera con creces las cinco mil horas. A los periodos de tiempo dirigidos específicamente al estudio del comportamiento y ritmos de actividad hay que sumarles la realización de los censos, las constantes visitas a los nidos durante la época de reproducción, las jornadas completas midiendo y pesando cocodrilos cautivos y los huevos colectados en la sabana, los cientos de desplazamientos realizados por la sabana en las más diversas circunstancias y de donde se obtuvo mucha información inesperada y las entrañables conversaciones mantenidas con los habitantes locales y trabajadores de la EBF.

Por medidas de conservación se evitó en lo posible la captura de cocodrilos adultos silvestres, ya que existe la posibilidad de que en animal muera durante el proceso de captura e inmovilización (Seymour *et al.* 1987).

Conviene señalar que el nombre común utilizado en esta tesis para designar a *Crocodylus intermedius* es el de “cocodrilo”, que atiende exclusivamente a razones científicas, ya que los integrantes del género *Crocodylus* son los verdaderos cocodrilos. Sin embargo, tanto en Venezuela como en Colombia, en nombre vernáculo que se utiliza es de “caimán” o “caimán del Orinoco”, por lo que cuando se cita textualmente pasajes de otros autores aparece el nombre de caimán para referirse al cocodrilo. Por otro lado, a los caimanes de anteojos (*Caiman crocodilus crocodilus*) se les conoce popularmente con el nombre de baba o babo.

Para realizar los estudios de crecimiento en cautividad se dispuso del criadero de cocodrilo del Orinoco (figura 26) establecido en la EBF desde 1977 y que actualmente se compone de:

- Cuatro cercados de 61,2 m² cada uno, cubiertos lateral y superiormente con malla metálica para proteger a los cocodrilos jóvenes de la depredación. Todos ellos equipados con una zona de sombra fuera del agua y una piscina o tanquilla de hormigón en forma de casquete esférico, enterrada a 1,1 m de profundidad y con un diámetro de 5 m.

- Un cercado para subadultos de 156 m² con una piscina de hormigón de 85 m² con una profundidad de 1,2 m.
- Un cercado de unos 500 m² para albergar cocodrilos adultos, en el que se excavó un gran agujero en la tierra para recoger las aguas de lluvias. En la época seca los aportes de agua provienen de un molino de viento.

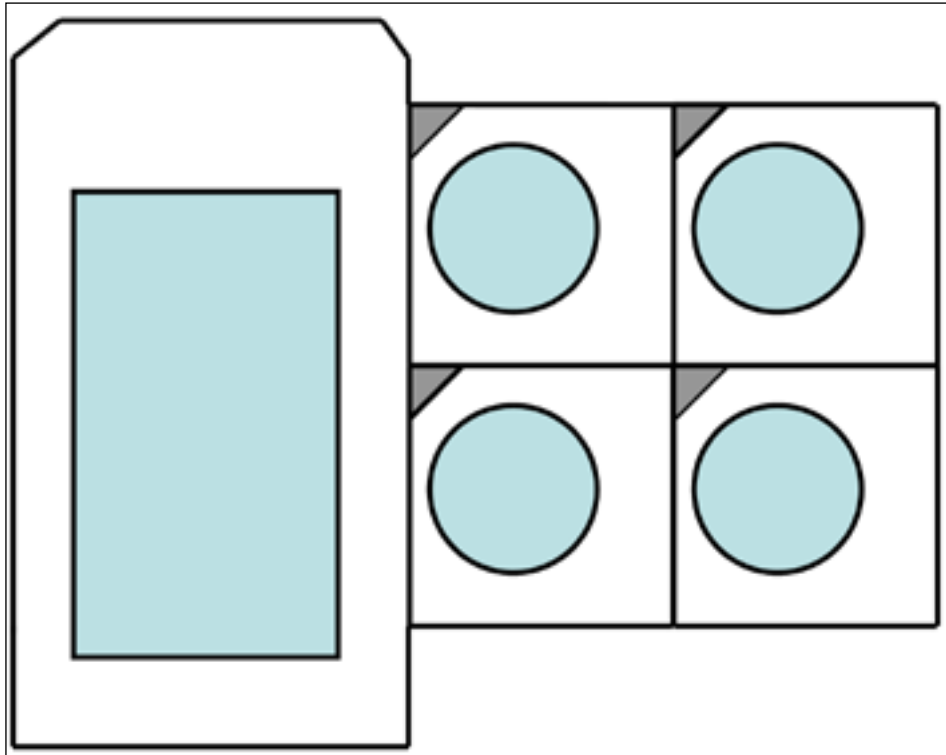


FIGURA 26. Representación esquemática de los cercados de jóvenes y subadultos en la EBF. Los triángulos grises representan las zonas de sombra y los sombreados azules las tanquillas.

La incubación de huevos se llevó a cabo en la incubadora de la EBF, un cuarto de 4 x 1.5 m (5 m²) en el que un muro de 83 cm de altura y separado 72 cm de la pared, contiene la arena que entierra los huevos durante el proceso de incubación. Para elevar la temperatura en la cámara de huevos se dispone de 9 bombillas infrarrojas de 250 W conectadas entre sí a un termostato enterrado en la arena donde se incuban los huevos y regulado para mantener la temperatura a 31° C.

Los materiales y métodos utilizados particulares para cada uno de los aspectos de esta tesis se describen en sus correspondientes apartados.

Los símbolos utilizados en esta tesis para abreviar unidades de medida siguen las recomendaciones dadas por la Real Academia Española en la siguiente dirección electrónica: <http://buscon.rae.es/dpdI/SrvltConsulta?lema=s%C3%ADmbolo>

4. MORFOLOGÍA Y BIOMETRÍA

“Tiene los ojos como el cerdo, y los dientes grandes, salidos hacia fuera y proporcionados al volumen de su cuerpo, y es la única fiera que carezca de lengua. No mueve ni pone en juego la quijada inferior, distinguiéndose entre todos los animales por la singularidad de aplicar la quijada de arriba a la de abajo. Sus uñas son fuertes, y su piel cubierta de escamas, que hacen su dorso impenetrable”.

Fragmento de la descripción del cocodrilo del Nilo realizada por Herodoto de Halicarsano (484-425 a. C.) en Los Nueve Libros de la Historia.

El estudio ecológico de cualquier especie precisa de una básica descripción morfológica y biométrica, así como de la variabilidad que aparece en estos caracteres y las proporciones e índices que relacionan las principales medidas. La morfología y biometría, pilares de la Anatomía Comparada, así como la Genética, los estudios moleculares, la Etología y otros aspectos de la Biología, son las herramientas principales para establecer comparaciones y diagnosis descriptivas entre especies, poblaciones e individuos. En la mayoría de los casos, las diferencias morfológicas advierten la existencia de variaciones a veces finas y crípticas en la Ecología.

Los cocodrilos actuales, orden Crocodylia, conforman un pequeño grupo de 23 especies agrupadas en dos familias, los Crocodylidae (cocodrilos verdaderos y gaviales) con 5 géneros (*Crocodylus*, *Gavialis*, *Mecistops*, *Tomistoma* y *Osteolaemus*) y los Alligatoridae (aligatores y caimanes) con 4 géneros (*Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* y *Paleosuchus*) (Mc Aliley *et al.* 2006; Ross *et al.* 2007). El orden Crocodylia es hoy día una reliquia de un esplendoroso y antiguo grupo, que cuenta en su historia evolutiva con al menos cinco procesos de radiación evolutiva y un registro fósil con enorme variedad de morfologías y especies (Langston 1973; Brochu 2003). Sadleir y Makovicky (2008) definen cinco categorías de formas craneales en base a la morfología del hocico: general, romo (hocico corto y ancho), delgado (hocico largo y estilizado), *ziphodont* (hocico ancho y alto) y “cara de pato”. Los dos últimos pertenecen a especies extintas y el resto se observa en las 23 especies actuales. *C. intermedius* pertenece al grupo de cocodrilos de hocico delgado.

Las principales variaciones dentro del orden Crocodylia se producen en la región cefálica, especialmente en la zona rostral, mientras que la zona post-craneal presenta escasa variabilidad (Iordanski, 1973; Langston 1973; Ayarzagüena 1984a; Brochu 2001). El cocodrilo del Orinoco es un ejemplo más de lo dicho. La especie, incluida entre las cuatro mayores del mundo, presenta los caracteres diagnósticos más importantes en la región cefálica. El cocodrilo del Orinoco recibe el apelativo *intermedius*, precisamente por la forma del hocico, más ancho que el gavial (*Gavialis gangeticus*) pero más estrecho que el de otros integrantes del género *Crocodylus* (Graves 1819 en Medem 1958).

En un conjunto de cocodrilos se han realizado estudios biométricos que incluyen además las relaciones entre las principales medidas. Entre otros están *A. mississippiensis* (Dodson 1975; Woodward *et al.* 1995), *C. porosus* (Webb y Messel 1978b), *C. johnstoni* (Webb *et al.* 1983d), *Caiman crocodilus* (Staton y Dixon 1975; Ayarzagüena 1983), *C. niloticus* (Hutton 1987a) o *C. novaeguineae* (Hall y Portier 1994).

La morfología, principalmente la externa y particularmente la folidosis, del cocodrilo del Orinoco no cambia sustancialmente con el crecimiento, a excepción de alguna particularidad como el número de placas de las crestas caudales. Por el contrario y al igual que en otros cocodrilos, las medidas y proporciones corporales experimentan grandes variaciones con la edad, y posiblemente son los vertebrados en los que aparecen las mayores diferencia ontogénicas (entre un neonato de 28 cm y un adulto de tamaño muy grande, 6 m, hay una variación de más de 20 veces el tamaño de nacimiento).

La Morfología y la Biometría ayudan a deducir aspectos biológicos a partir de los avistamientos que se producen, los cuales frecuentemente se limitan a la observación de la cabeza de un cocodrilo sobre la superficie del agua.

Medem (1958) describe detalladamente el cráneo del cocodrilo del Orinoco, su folidosis y aporta datos biométricos, pero omite la medida de longitud de la cabeza. Donoso-Barros (1966a) realiza también una descripción morfológica general y de la folidosis y Ardila-Robayo *et al.* (1999a) profundizan en la morfología craneal de la especie.

Los cocodrilos presentan escasos caracteres externos que permitan la diferenciación sexual, a excepción del mayor tamaño que alcanzan los grandes machos. Tradicionalmente la determinación sexual de los cocodrilos se basa en la palpación de la cloaca para determinar la presencia de pene o clítoris (Brazaitis 1968). Este sistema que exige capturar al ejemplar, es practicable sólo en ejemplares mayores de 75- 80 cm. Con el paso de los años han aparecido otros métodos complementarios basados en características morfológicas cefálicas de adultos (Ayarzagüena 1983), neonatos (Piña *et al.* 2007), o examinando la anatomía cloacal en recién nacidos (Webb *et al.* 1984 en Hutton 1987b; Hutton 1987b).

En este apartado se hace una descripción morfológica y biométrica del cocodrilo del Orinoco en base a ejemplares de la EBF, datos bibliográficos y aportes de otros investigadores. Sus aplicaciones son importantes en muchos otros aspectos de este estudio, como la estructura de clases, crecimiento, etc.

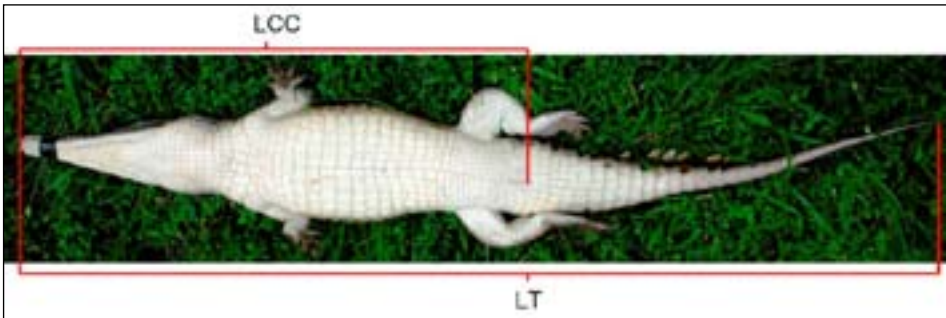
4.1. MATERIALES Y MÉTODOS

La descripción morfológica de la especie se ha realizado en base a juveniles del centro de cría de la EBF y a la observación de individuos adultos en libertad con la ayuda de prismáticos y telescopio. En general, tanto en las medidas corporales como en la folidosis, se siguen las recomendaciones de Medem (1976).

La captura de los cocodrilos se realizó de acuerdo al tamaño de los ejemplares, bien directamente a mano cuando son muy pequeños o con la ayuda de un lazo palmer. Los valores de longitud y peso se tomaron con calibre de precisión 0,1 mm, cinta métrica con precisión de 1 mm y balanzas de muelle marca Pesola de diferentes tamaños (0.05, 0.1, 0.5, 1, 2.5, 12, 100 kg).

MEDIDAS TOMADAS

- Longitud total (LT). Es la longitud máxima de un cocodrilo y se toma desde la punta del hocico hasta el extremo distal de la cola (figura 27). Para medir cocodrilos de hasta de 1,5 m de longitud total, se cuenta con una cinta métrica clavada sobre una tabla de madera, que facilita la medición y da precisión a esta medida.
- Longitud cabeza-cloaca (LCC). Es la longitud del cuerpo desde la punta del hocico hasta el borde posterior de la apertura cloacal (figura 27). Se mide por la zona ventral con el cocodrilo bien estirado.
- Longitud de la cabeza (LC). Es la longitud del cráneo desde la punta del hocico hasta el extremo posterior de la tabla craneana, tomada por la parte dorsal y sobre la línea sagital (figura 28).
- Longitud orbital (LO). Es la distancia desde el extremo anterior del hocico hasta alcanzar las órbitas oculares por el parte anterior. Se toma sobre la línea sagital del cráneo (figura 28).
- Anchura premaxilar (APMX). Máxima anchura del cráneo en la zona premaxilar (figura 28).
- AM_{10} . Anchura del cráneo al nivel del décimo diente maxilar (figura 28).



↑ FIGURA 27. Vista ventral de un ejemplar de *C. intermedius* joven donde se muestra las medidas corporales tomadas. Foto Eduardo Paparoni.

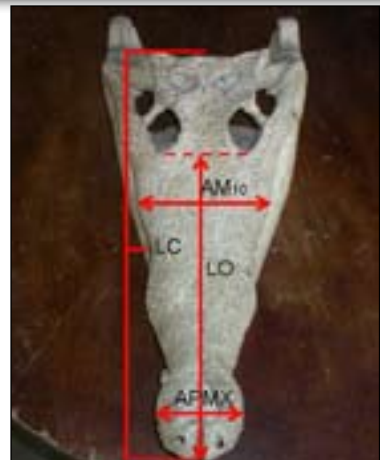


FIGURA 28. Cráneo de *C. intermedius* adulto. Se muestran → las medidas cefálicas tomadas. Foto Rafael Antelo.

A los datos biométricos proceden de individuos del centro de cría de la EBF, se han añadido los aportados generosamente por otros investigadores referidos tanto a ejemplares cautivos como silvestres, vivos o muertos. También se agregan los escasos datos de individuos que aparecen en la bibliografía consultada (tabla 2). En la tabla se detalla la procedencia de los 437 ejemplares que componen la muestra del estudio biométrico, el rango de la muestra está comprendido entre 28 y 440 cm de LT y los ejemplares representan poblaciones presentes en una gran parte de su área de distribución, por lo que consideramos que es una recopilación de datos muy completa.

Una manera de comparar la morfología del rostro entre especies y poblaciones es mediante el índice bucal desarrollado por Ayarzagüena (1984a), cuya variación sólo atiende a la forma del rostro de los cocodrilos, sin influir el valor del tamaño del cráneo. Este índice bucal presenta dos extremos teóricos, uno con valor 0, que se corresponde con un cocodrilo de boca larga y sin anchura, y el otro extremo, valor 2, se corresponde con cocodrilo de boca cuadrada. Ayarzagüena y Castroviejo (2008) señalan que el gavial presenta un índice de 0,28, mientras que *C. latirostris*, la especie de boca proporcionalmente más ancha muestra un índice de 1,57. El resto de los cocodrilos actuales presentan valores del índice que se corresponden con formal bucales incluidas entre estos dos extremos. Para realizar los cálculos se han utilizado datos de Ayarzagüena (com. pers) que incluyen un total de 30 medidas, 15 tomadas sobre ejemplares vivos en la EBF y el resto sobre 15 cráneos depositados en distintos museos (tabla 2).

TABLA 2.- Relación y procedencia de las medidas biométricas utilizadas para este estudio. ICNUC Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad de Colombia. UNELLEZ: Universidad Nacional de los Llanos Ezequiel Zamora. EBTRF: Estación de Biología Tropical Roberto Franco. FMNHC Field Museum of Natural History of Chicago. MHNLS. Museo de Historia Natural La Salle. EBRG: Estación Biológica Rancho Grande.

Fuente	Nº de medidas	Origen de los datos
Este trabajo	244	EBF en cautividad
González com. pers	1	EBF silvestre
ICNUC	6	Colectados por Medem en los ríos Güejar, Ariari, Guayabero) Colombia y depositados en el ICNUC
Medem (1981)	39	EBRTF y colectados en los ríos Meta, Metica y Humea (Colombia)
Chávez (com. pers.)	17	EBF y RFSCG Silvestres
Seijas (com. pers.)	12	UNELLEZ en cautividad, ríos Cojedes y Tucupido, caño Iguez; FMNHC, Colección privada de T. Blohm
W. Martínez B. (com. pers)	75	EBTRF
Velasco (com. pers.)	12	Parque del Este (Caracas), Base de datos de cocodrilos introducidos en el RFSCG y EBF
Ayarzagüena (com. pers)	30	EBF en cautividad (15), EBRG (8), Masaguaral (3) MHNLS (1), UNELLEZ (2), San Fernando de Apure (1)
The Dallas World Aquarium (com. pers)	1	Pariaguán (Venezuela)
Total	437	

El índice bucal (I) se calcula a partir de tres medidas (figura 28): la anchura premaxilar (APMX), la anchura del cráneo al nivel del diente maxilar 10 (AM_{10}) y la longitud orbital del cráneo (LO) que se relacionan a mediante la fórmula:

$$I = \frac{APMX + AM_{10}}{LO}$$

Para apreciar las variaciones de la morfología del rostro con el crecimiento, se relacionan los valores del Índice bucal con la longitud del cráneo (LC), medida íntimamente ligada al tamaño del individuo.

4.2. MORFOLOGÍA DE LA ESPECIE

El cocodrilo del Orinoco es uno de los más grandes del mundo (figura 29). La forma general del cuerpo es alargada y mantiene las adaptaciones propias de los cocodrilos a la vida anfibia.



FIGURA 29. En el pasado era frecuente encontrar grandes ejemplares de cocodrilo del Orinoco, actualmente muy escasos. Fotografía procedente del Estado Guárico, cortesía de la Sra. Rosario Cardozo.

Cabeza. Aspecto general hidrodinámico, sin protuberancias óseas resaltantes. Cráneo diápsido, en vista cenital de forma triangular, ancho en la parte posterior y angosto y redondeado en el extremo anterior. Hocico estrecho en relación al tamaño del cuerpo, especialmente en individuos adultos. En vista lateral, silueta cóncava entre los ojos y el extremo anterior, tabla craneal lisa, sin apenas prominencias y ojos situados al nivel de la

tabla craneal. Sínfisis mandibular a la altura del 6° diente y estrechamiento óseo maxilar que coincide con el 4° diente mandibular, característico de la familia Crocodylidae. El hocico de *C. acutus*, especie más afín taxonómica y morfológicamente, presenta un relieve preocular ausente en *C. intermedius* y la sínfisis mandibular se encuentra al nivel del 4° diente en *C. acutus* y del 6° diente en *C. intermedius* (figuras 30 y 31).



↑ FIGURA 30. Arriba: Vista lateral del cráneo de *C. intermedius*. Nótese la concavidad del hocico, el 4° diente mandibular externo al maxilar y el aspecto general hidrodinámico. LC 52,1 cm. Abajo: Vista lateral de un cráneo de *C. acutus* de 38 cm de LC. Presenta una protuberancia preocular ausente en *C. intermedius* y el aspecto general más robusto. Foto superior Rafael Antelo, foto inferior Álvaro Velasco.



FIGURA 31. Comparación de la sínfisis → mandibular en *C. acutus* (izquierda) y *C. intermedius* (derecha). En el primer caso la unión se produce a nivel del 4° diente mandibular y del 6° diente en la especie que nos ocupa. Fotos Álvaro Velasco (izquierda) y Rafael Antelo (derecha)

Tronco. Robusto, más ancho en la parte central que en los extremos, aplanado dorsoventralmente y con el cuello bien diferenciado. Superficie dorsal osificada mientras que los flancos y el vientre están libres de osteodermos.

Cola. De forma prismática. Ancha y musculosa en la parte anterior, se aplana lateralmente, estrechándose de manera progresiva hacia el ápice.

Extremidades. Las posteriores son robustas, con 4 dedos unidos por una membrana interdigital bien desarrollada. Las anteriores están menos desarrolladas con 5 dedos libres de membrana.

Coloración. En la zona de estudio el color dorsal general es gris verdoso, con variaciones que van desde tonos claro amarillentos hasta grises oscuros. Los llaneros diferencian un “caimán negro” de otra “especie” al que llaman cocodrilo, que practica la caza subacuática y por tanto es más peligroso. Se trata en realidad de individuos de tonalidad más oscura, como el ejemplar avistado en el río Apure el 03-11-05. La zona ventral es blanca, sin manchas (figura 32). Iris de color verde intenso con pupila vertical de color negro.

Dentición. Puede considerarse isodonta, aunque los dientes anteriores son más curvos y puntiagudos, y los posteriores más anchos y romos. Todos los dientes son cónicos, huecos y recambiables.

$$\text{Fórmula dentaria: } \frac{\text{Pmx } 5/5 + \text{Mx } 12/14}{\text{Md } 15/15} = \frac{17-19}{15}$$

Folidosis. El cuerpo de los cocodrilos no está cubierto de escamas, como el de los reptiles de los grupos Squamata o Serpentes. Los cocodrilos presentan en la piel unas estructuras dérmicas a modo de placas, las cuales pueden tener o no osteodermos, estructuras óseas subyacentes de diferente tamaño y grosor. Los osteodermos son producto de una calcificación progresiva que se incrementa con la edad. La presencia, disposición y desarrollo de osteodermos debajo de las placas dérmicas de los cocodrilos, difiere entre las especies actuales. Siguiendo la clasificación de la industria peletera *C. intermedius* es una especie considerada de “piel clásica”, debido a que carece de osteodermos en la región ventral. Presenta, como el resto de los crocodylidos actuales una fuerte osificación en la región dorsal, así como en las placas post-occipitales, cervicales y en las dorsales caudales. A continuación se detalla esquemáticamente la folidosis de la especie (figura 32):

Placas Post-occipitales. Situadas a continuación de la tabla craneal y dispuestas en una fila de cuatro placas redondeadas y fuertemente aquilladas. Su número puede variar entre cuatro y seis, siendo cuatro el valor más frecuente (figura 33).

Placas Cervicales: En general dispuestas en dos filas unidas, una anterior con cuatro o cinco placas trapezoidales y otra posterior con dos placas más redondeadas (figura 33).

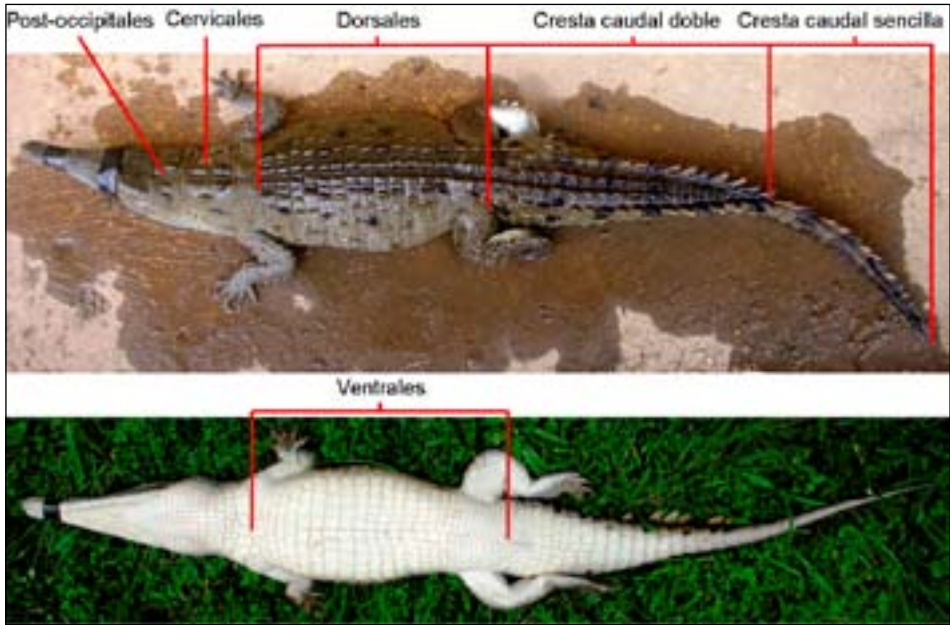


FIGURA 32. Posición de las placas dérmicas en jóvenes. Nótese el color blanco del vientre, sin manchas. Foto superior Rafael Antelo, inferior Eduardo Paparoni.

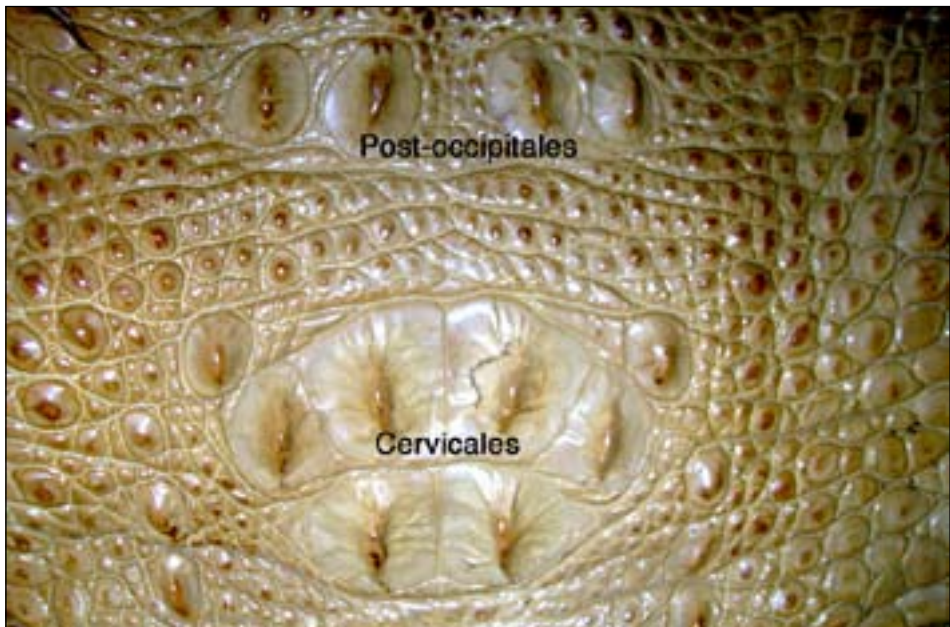


FIGURA 33. Disposición y forma de las placas post-occipitales y cervicales en *C. intermedius*. La combinación 4 placas post-occipitales y 4-2 cervicales es la disposición más frecuente, aunque se presentan variaciones. Foto José Ayarzagüena.

Placas Dorsales: Placas dérmicas con osteodermos bien desarrollados en los adultos, hasta el punto de producir una coraza. Las placas dorsales se disponen en hileras transversales cuyo número es de 16-17 hileras. El número de placas por hilera varía de cuatro a cinco en las extremas, a siete u ocho en las centrales. Las placas laterales tienden a ser algo más aquilladas que las internas (figura 34).



FIGURA 34. Disposición y estructura de las placas dorsales en *C. intermedius*. Foto Rafael Antelo

Placas Ventrales. Placas dérmicas sin osteodermos y una marcada tendencia a la forma rectangular, dispuestas en 25-28 hileras transversales, presentan órganos sensitivos ínter tegumentarios (figura 35), denominadas ISOs por sus siglas en inglés (*Integumentary sense organs*). Recientemente se ha demostrado que tienen por función detectar los cambios en la presión osmótica del agua (Jackson y Brooks 2007).

Región caudal. La región caudal está cubierta por anillos consecutivos de placas dérmicas, las cuales se diferencian entre sí, por su morfología y disposición en tres tipos (figura 36):

- Placas de las crestas: Forman tanto las crestas dobles dorso-laterales, ubicadas en la primera mitad del apéndice caudal, como la cresta simple que recorre la segunda mitad de la cola en posición medio-dorsal hasta el extremo posterior (Figuras 32 y 37). Las placas de las crestas están muy modificadas, y adquieren el aspecto de una quilla triangular que se yergue sobre la superficie del cuerpo. En recién nacidos la cresta caudal doble contiene de 16 a 18 placas aquilladas, y la simple entre 18 y 20. En adultos la cresta caudal doble está formada por 17-20 placas aquilladas, y la sencilla por 17-18. Se ha observado en cautividad, que frecuentemente la primera placa de la cresta sencilla de los neonatos puede abrirse y pasar a formar las últimas placas de las crestas dobles (figura 38).

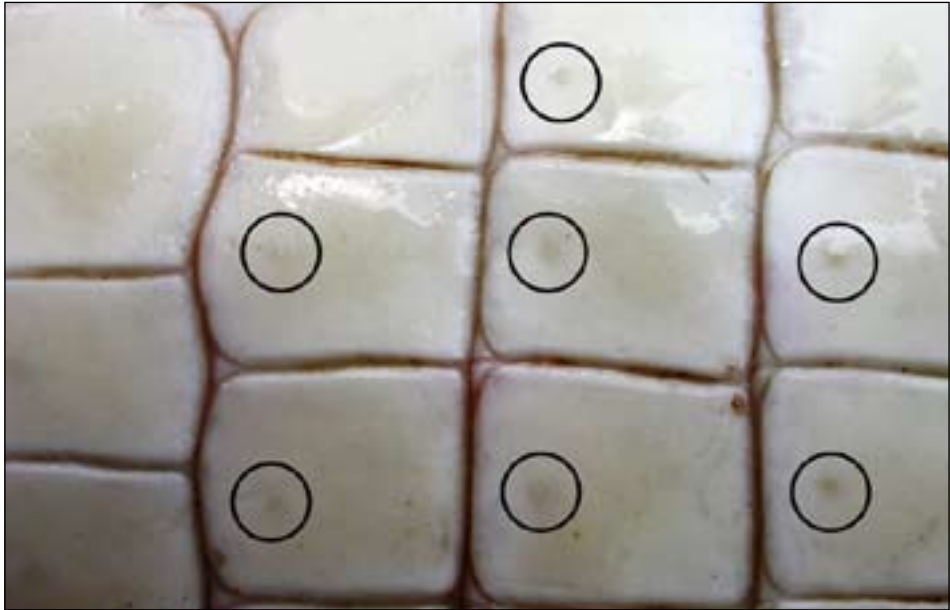


FIGURA 35. Detalle de las placas ventrales de un *C. intermedius* joven. Los círculos negros señalan la posición de los ISOs. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 36. Se muestran los tres tipos de placas dérmicas que se encuentran en la cola del cocodrilo del Orinoco, en vista dorsal (el animal ha sido desollado mediante una incisión longitudinal a lo largo de la zona ventral). a) Placas modificadas en forma de quilla de las crestas dobles dorsolaterales; b) placas aquilladas del dorso y los flancos sin modificaciones; c) las placas planas de la región ventral de la cola. Foto José Ayarzagüena.



FIGURA 37. Piel de la cola de *C.intermedius*. Puede observarse las placas dérmicas modificadas de las crestas dorsales dobles y sencilla con su forma triangular, que se levantan sobre la superficie general el cuerpo. Foto José Ayarzagtiena.



FIGURA 38.- Detalle de la última → cresta caudal doble (en primer plano) y la primera cresta caudal sencilla de un neonato. Puede observarse el inicio del proceso de división por el cual la cresta sencilla pasa a convertirse en doble. Foto Rafael Antelo.

- Placas aquilladas sin modificaciones: en la zona dorsal entre las crestas dobles y sobre los flancos.
- Placas planas y rectangulares en la zona ventral de la cola, semejantes a las ventrales del cuerpo, aunque de mayor tamaño.

La piel de patas, cuello y flancos de *C. intermedius* están cubiertas por placas dérmicas pequeñas de formas diversas entre las que destacan las redondeadas, ovaladas, cuadrangulares y romboideas, todas sin osificar. En las cuatro patas destaca una fila de placas modificadas en forma de quilla, que en posición latero posterior recorre el borde de los antebrazos y la región de la tibia (figura 39). Forma una especie de fleco córneo, cuya función puede estar relacionada con la de un fino timón en el agua.



Figura 39. Placas que recubren la extremidad posterior en *C. intermedius*. Obsérvese las placas en forma de espolones que recorren la sección latero posterior de la misma. Foto José Ayarzagüena.

4.3. BIOMETRÍA

Es conocido que el periodo de crecimiento de los cocodrilos se extiende a lo largo de sus vidas, rápidamente al principio, y va disminuyendo con la edad. En realidad, las relaciones tamaño/edad conocidas manifiestan la tendencia hacia una asíntota, que define el máximo tamaño que alcanzaría un individuo en particular.

En la tabla 3 se muestran los intervalos de variación de las principales medidas corporales, donde se muestran los valores de dichas medidas al nacimiento, los del macho y la hembra de mayor tamaño conocido, y el mayor ejemplar teórico que puede darse en la especie. Para estimar el tamaño máximo de la especie debemos referirnos a los cronistas de los siglos XVII al XIX, quienes midieron cocodrilos del Orinoco de más de 650 cm (Humboldt 1800; Carvajal 1648 en Donoso-Barros 1966b) y Medem (1981) quien señala que los “caimaneros” profesionales estimaban el tamaño máximo de la especie en 7 m. Hoy en día no existen individuos de esas tallas, pero estas informaciones permiten establecer que el máximo tamaño teórico en esta especie está aproximadamente en 700 cm. El mayor ejemplar medido en los últimos 10 años es el conocido “caimán de Pariaguán”, un macho de 74 cm de cráneo y una LT de 440 cm (Datos de The Dallas World Aquarium referidos por L. Sigler com. pers.). En las fotografías de dicho ejemplar, facilitadas por Roldán de Sola, se aprecia una mutilación de la cola al nivel de la 13ª ó 14ª cresta caudal sencilla, por lo que estimamos, sin introducir un error importante, que el ejemplar debe tener aproximadamente 40 cm más, es decir una LT de 480 cm. La hembra de mayor tamaño de la que tenemos referencias pertenece a la población introducida en la EBF con un tamaño de 363 cm de LT (González, com. pers.).

TABLA 3. Medidas al nacimiento, los tamaños conocidos del macho y hembra de mayor tamaño y las dimensiones máximas teóricas que debe haber alcanzado *C. intermedius* en el pasado.

* Valores estimados en base a fotografías y medidas.

	Recién nacidos		Medidas del ♂ de mayor talla conocido	Medidas de la ♀ de mayor talla conocida	Tamaño ♂ mayor estimado
	n	X			
LT	376	28,6	480*	363	700
LCC	50	14,2	—	196	373
LC	50	5,08	74	62,8	—

La relación entre las variables Longitud total (LT), Longitud cabeza-cloaca (LCC) y Longitud cabeza (LC) es lineal y se expresa mediante la fórmula $Y = Ax + B$. Las figuras 40 y 41 y la tabla 4 muestran la alta correlación existente en LCC/LT y LCC/LC.

La longitud corporal se corresponde con la mitad de longitud total (LT/LCC = 1,91; DS=0,07; n = 405), mientras que la longitud del cráneo equivale a 1/6 de la longitud total (LT/LC = 5,97; DS=0,37; n = 370).

Mientras que la relación LCC/LT se mantiene constante en toda la muestra, la relación LCC/LC experimenta a partir de los 100 cm de LCC una mayor variabilidad (que se aprecia en la figura 41 como una nube de puntos que se separa de la recta de regresión). Se estudió la posibilidad de que dicha variabilidad estuviese relacionada con el dimorfismo sexual, pero no se ha podido demostrar. Dado que la muestra contiene ejemplares procedentes de un amplio territorio de los Llanos venezolanos y colombianos, se procedió a separar ambas poblaciones, obteniéndose las diferencias que se aprecian en la figura 42.

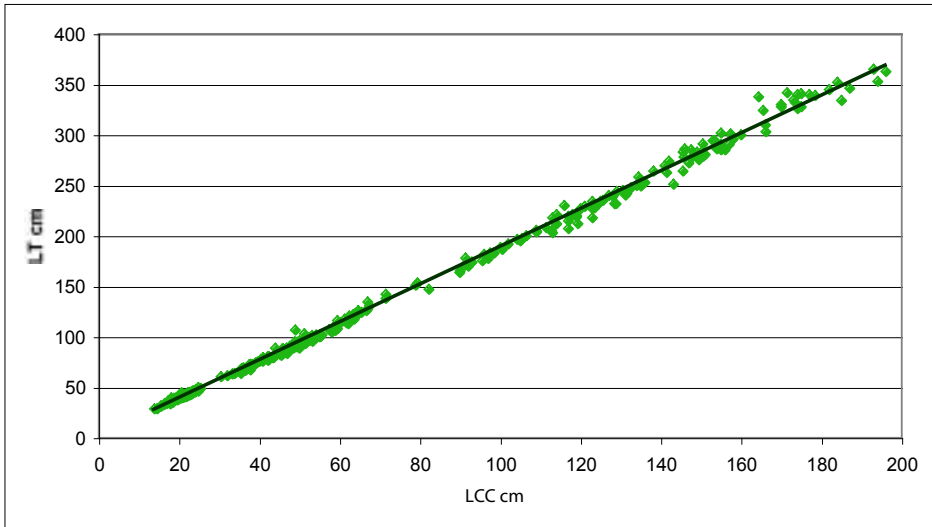


FIGURA 40. Relación entre LCC y LT en 405 ejemplares de *C. intermedius*.

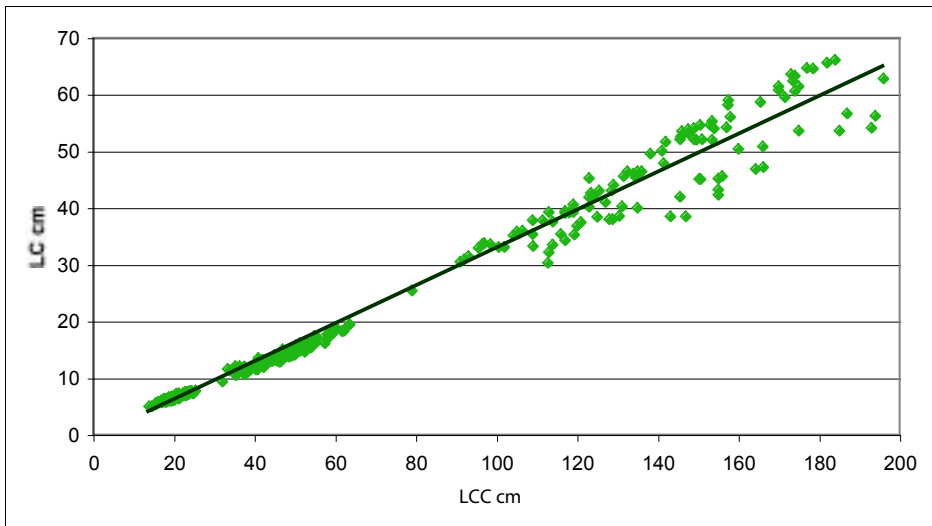


FIGURA 41. Relación entre LCC y LC en 370 ejemplares de *C. intermedius*

TABLA 4. Correlaciones e índices de regresión de las variables LT, LCC y LC.

	A	B	r	n
LCC-LT	1,8724	1,1203	0,999	405
LCC-LC	0,3344	-0,7075	0,991	371

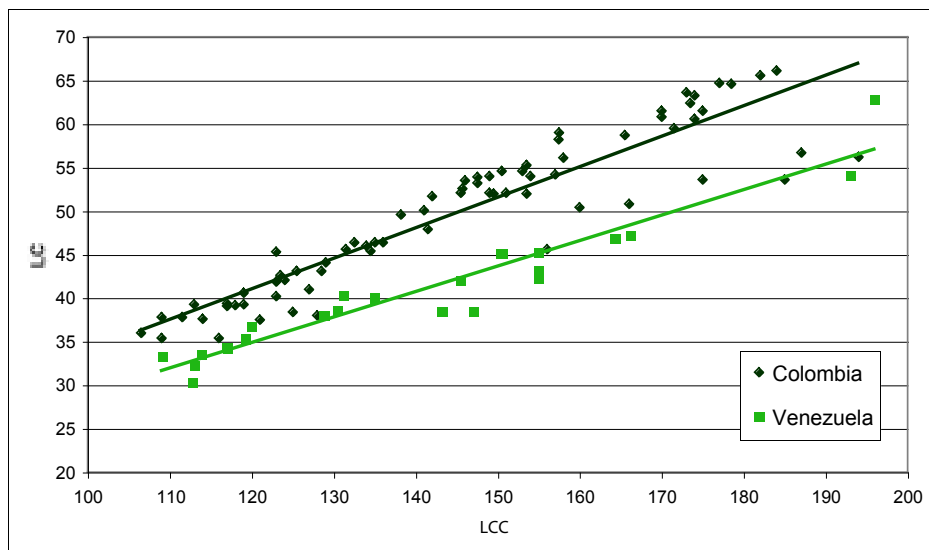


FIGURA 42. Relación LCC/LC en base a una muestra de 72 cocodrilos colombianos y 23 venezolanos con tamaño superior a 100 cm de LCC.

El tamaño de las muestras, los valores de las rectas de regresión, y su correlación y se presentan en la tabla 5.

TABLA 5. Correlación e índice de regresión de las variables LCC/LC para ejemplares colombianos y venezolanos mayores de 100 cm de LCC.

POBLACIONES		A	B	r	n
Meridionales (Colombia)	LCC-LC	0,3505	-1,1223	0,923	72
Septentrionales (Venezuela)	LCC-LC	0,2927	-0,3527	0,957	23

Al comparar los cocodrilos mayores de 1 m de LCC en la figura 42, se observa que los procedentes de la población venezolana presentan una cabeza más corta con respecto al cuerpo que los de Colombia. La variabilidad de la población colombiana en este sentido, es mayor que la venezolana e incluye individuos próximos o iguales a las proporciones de ésta. Estas diferencias no permiten hablar de subespecies, aunque manifiestan la existencia de poblaciones con distintas proporciones cefálicas.

Esta variación biométrica supone que los cocodrilos colombianos mayores de 100 cm de LCC tienen, en promedio, la cabeza un 17% más grande que los venezolanos. Esta diferencia debe ser tomada muy en cuenta, desde un punto técnico, práctico y aplicado, al momento de estimar el tamaño de un cocodrilo a partir de la longitud del cráneo, ya que hay diferencias con respecto al lugar de procedencia del mismo.

La relación LT/LC en cocodrilos adultos de otras especies se expresa en la tabla 6, la cual es una simplificación de la gran variabilidad que presenta esta relación entre sexos y entre juveniles y adultos.

TABLA 6.- Relación entre la longitud total (LT) y la longitud de la cabeza (LC) en varias especies de crocodílidos. Los valores están modificados de los trabajos originales de modo que sean números enteros.

Especie	LT:LC	Fuente
<i>C. intermedius</i>	1:06	Este trabajo
<i>C. johnstoni</i>	1:06	Webb <i>et al.</i> 1983d
<i>C. porosus</i>	1:07	Webb y Messel 1978b
<i>C. niloticus</i>	1:07	Hutton 1987a
<i>A. mississippiensis</i>	1:07	Woodward <i>et al.</i> 1995
<i>C. novaeguineae</i>	1:08	Hall y Portier 1994
<i>C. crocodilus</i>	1:08	Ayarzagüena 1983

C. johnstoni comparte con *C. intermedius* la relación LT/LC y un hocico estrecho y alargado, mientras que el resto de especies presentan hocicos más anchos y cortos en proporción a LT.

MORFOLOGÍA DEL ROSTRO

Con el fin de establecer las variaciones de las proporciones bucales con el crecimiento de los individuos, se ha comparado el índice bucal (I) de Ayarzagüena (1984a) con respecto a la longitud del cráneo (LC). Se ha utilizado una muestra 30 cocodrilos que representa el intervalo de tamaños conocido para la especie (desde individuos recién nacidos hasta un gran macho de 71 cm de LC). La representación gráfica donde se comparan ambos valores se muestra en la figura 43.

Los cocodrilos del Orinoco nacen con un tamaño de cráneo proporcionalmente muy corto respecto a lo que sucede en adultos, pero éste crece muy rápidamente en longitud, para presentar antes de que se alcance un año de edad (al tamaño de 8 cm de LC), las proporciones características de la especie. Entre los tamaños de 12 y 40 cm de LC, el cráneo mantiene un crecimiento isométrico, en cuanto a longitud y anchura se refiere, por lo que mantienen más o menos inalteradas las proporciones del rostro. Se considera que con 40 cm de LC como el tamaño en que los cocodrilos del Orinoco adquieren la madurez sexual. A partir de aproximadamente los 40 cm de longitud craneal, comienza un crecimiento alométrico, donde se ensancha más rápidamente de lo que crece en longitud, por lo que poco a poco adquiere el aspecto robusto de los adultos. Este crecimiento alométrico continuará hasta adquirir los máximos tamaños de la especie. Es probable que esta combinación de tamaño y robustez, que nos permiten identificar la madurez

sexual de los individuos, sea utilizada con el mismo propósito por los cocodrilos. Por otro lado, los grandes cocodrilos del Orinoco necesitan adquirir el robustecimiento maxilar suficiente que los convierta en el principal depredador del río.

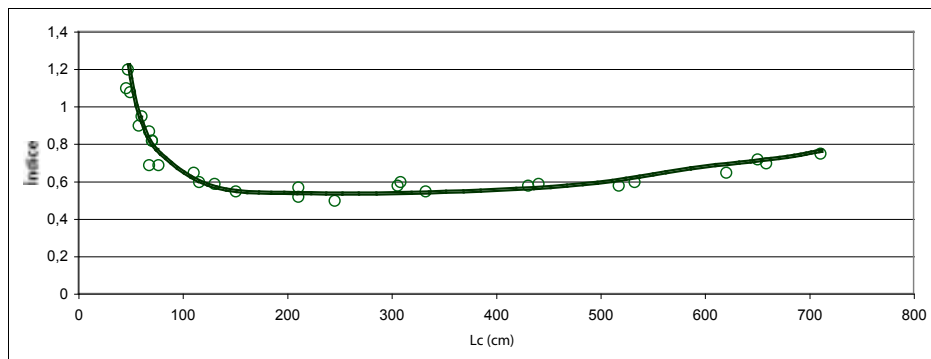


FIGURA 43. Variación del Índice bucal respecto al crecimiento.

Iordansky (1973) señala que los cocodrilos presentan al nacimiento un cráneo de proporciones muy anchas en comparación al característico de la especie, el cual se va estilizando con el crecimiento para robustecerse nuevamente a partir de un cierto tamaño. Lo cual coincide plenamente con los resultados encontrados para *C. intermedius*.

4.4. DIMORFISMO SEXUAL

Nuestros datos respecto a la presencia de pene/clítoris o al mayor tamaño que alcanzan los grandes machos coinciden con los de Brazaitis (1968). La mayor talla encontrada por nosotros para hembras fue un ejemplar de 363 cm de LT, y para machos, uno de 480 cm. Los 12 individuos cuyas medidas estaban comprendidas en este rango, eran todos machos.

El método descrito por Brazaitis (1968), por palpación de la cloaca, ha sido útil para determinar el sexo en ejemplares mayores de 80 cm (figura 44).



FIGURA 44. Determinación del sexo de los cocodrilos mediante palpación de la cloaca. Arriba el clítoris (flecha) de un ejemplar de 112,5 cm de LT. Debajo el pene de un ejemplar de 114 cm de LT. Fotos Rafael Antelo.

5. ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN

La población de cocodrilos del Orinoco objeto de este estudio, reúne al conjunto de individuos de la Estación Biológica El Frío (EBF), Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (RFSCG), y otras zonas aledañas, como el caño Matiyure a su paso por el Hato El Cedral, caño Garza, etc. Al conjunto de áreas mencionadas las designaremos, de aquí en adelante, como población Estación Biológica El Frío-Caño Guaritico (EBF-CG).

La historia detallada sobre su origen se describe en el capítulo 11 Conservación, pero para la correcta comprensión del presente apartado es procedente señalar algunos aspectos que citamos a continuación. La población histórica del lugar, que fuentes locales señalan como muy abundante, estaba extinta para la década de los años 70 (Iván Darío Maldonado y Cornelio Herrera a Ayarzagüena com. pers.), debido a una intensa e incontrolada cacería comercial que se extendió por toda la región de Los Llanos. Algunas de las medidas que más contribuyeron a la conservación del cocodrilo en Venezuela fueron la creación de la EBF en 1974 y la organización de centros de incubación y cría en cautividad de juveniles, así como la declaración como área protegida, en 1989, del Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (RFSCG), lindando con la propia EBF. Hemos de decir que según los datos que obran en nuestro poder, ninguna de estas acciones se mostró tan eficaz como la creación de la EBF.

La población estudiada se origina entonces a partir de introducciones anuales de cocodrilos procedentes de los mencionados centros de crías. Entre abril de 1990 y junio de 2006, se ha impulsado el desarrollo de la población EBF-CG con la introducción de 2.282 cocodrilos, en su mayoría subadultos de entre 1 y 3 años de edad y con una talla promedio de $91,2 \text{ cm} \pm 23,84 \text{ cm}$ de LT (Velasco com. pers.).

En 1993 diferentes especialistas en cocodrilos elaboraron en FUDENA (1993) un Plan de Acción para la supervivencia de *C. intermedius* en Venezuela. Entre las conclusiones proponen como una necesidad, evaluar la situación en la que se encuentran las poblaciones en áreas protegidas.

En 1994 el Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables de Venezuela, establece un Plan Estratégico para la supervivencia de *C. intermedius*. Una de las metas del proyecto consiste en medir el éxito de inserción en la población EBF-CG (PROFAUNA 1994). Desde entonces diferentes autores (Arteaga y Hernández 1996; Lugo 1998 y Chávez 2002) han evaluado el programa de introducción de cocodrilos en EBF-CG con

resultados muy variables en cuanto al éxito de inserción, que consideran entre 3,1 y 17,1 % del total de cocodrilos liberados.

Desde que se realizaron las evaluaciones señaladas hasta hoy ha transcurrido prácticamente una década, periodo durante el cual ha continuado la introducción de cocodrilos para incrementar la población EBF-CG, tanto en el RFSCG como en áreas aledañas, (EBF, Hato Cedral, Hato Garza, etc.), y ahora, a casi 20 años de las primeras liberaciones, es el momento adecuado para evaluar el programa. Para ello se ha realizado el censo de la población EBF-CG, analizando además la estructura de tamaños, la distribución geográfica alcanzada y la proporción de sexos. También se han considerado aspectos más indirectos pero que sirven para evaluar el éxito del programa, como el progresivo aumento de anidamientos encontrado en los últimos años.

Dado que los cocodrilos de la población EBF-CG proceden de centros de cría en cautividad, ya que hasta la actualidad el aporte de neonatos en condiciones silvestres no debe ser significativo, ciertas características de la población, como proporción de sexos o estructura de tamaños, parten de un origen conocido. La comparación de datos originales y observaciones actuales revisten gran interés científico y técnico, ya que los resultados revelan aspectos a considerar cuando se introducen nuevas poblaciones de cocodrilos en la naturaleza.

Se ha realizado una base de datos (Velasco y Seijas com. pers.), con las medidas y el sexo de muchos ejemplares al momento de su introducción, fechas de liberación, etc., los cuales pueden compararse con observaciones actuales y obtener resultados en aspectos como crecimiento o variaciones de la estructura de población con la edad y madurez de los ejemplares, aspectos irrealizables en poblaciones que no disponen de estos datos de origen.

En este estudio se considera:

- a) Censo de la población.
- b) Proporción de individuos en cada Clase natural de tamaño
- c) Proporción de sexos

5.1. MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos para estudiar la estructura de la población de *C. intermedius* en EBF-CG proceden de múltiples observaciones de campo obtenidas durante 5 años, principalmente en el sector de EBF.

La información básica para el censo proviene de 64 h de conteos y observación de individuos durante recorridos nocturnos y diurnos realizados en diversos tipos de embarcaciones, siendo las más versátiles en estas funciones las de aluminio de 12 pies de eslora, propulsadas por motores fuera de borda, pata corta, de 30 hp. En la noche se utilizaron faros de 1.000.000 cd, conectados a una batería de 12 V.

Los cocodrilos observados se geo-referenciaron *in situ* con un GPS Garmin E-trex, que también se empleó para medir distancias, velocidad y tiempo empleado en cada

conteo. Los sectores innavegables del caño Macanilla y la laguna de Los Españoles se muestrearon desde las orillas, recorridas a pie o a caballo. En la laguna la de La Cochina, los cocodrilos se contaron desde la orilla con un vehículo 4x4.

En la tabla 7 se muestran las distancias y coordenadas geográficas de cada sector que compone los 475,9 km fluviales recorridos, a una velocidad promedio de 11,65 km/h. De ellos, 62,1 km no reúnen las condiciones propias del hábitat de esta especie (ver en 5.2 Censo de la población, Método I), por lo que la distancia recorrida en hábitat es de 413,8 km. Además, las informaciones de los habitantes de la zona, señalan la presencia de cocodrilos en otros 234,4 km de cauces que consideramos como hábitat potencial de la especie, pero que por ser innavegables o porque se secaron antes de poder visitarlos no pudieron ser muestreados. De esta forma la población EBF-CG se extiende por 648,2 km de ríos y caños, enmarcados en un territorio de 3.500 km² (figura 5 Área de estudio); de ellos, se visitaron durante los conteos 413,8 km (63,8 %) del hábitat potencial en el territorio. A los restantes 234,4 km de cauces (36,2 %), se les supone que están poblados con una densidad de cocodrilos similar a la general del territorio. Aparte de estas poblaciones instaladas en los cursos de agua, EBF-CG incluye tres pequeños núcleos instalados en las lagunas de La Ramera, La Cochina y Los Españoles.

Diversos autores (Woodward y Marion 1978; Hutton y Woolhouse 1989; Vallejo y Ron 1994; Da Silveira *et al.* 1997; Ron *et al.* 1999; Da Silveira *et al.* 2008) han señalado que censar con niveles bajos de agua y la consiguiente reducción de la lámina superficial, aumenta la probabilidad de avistar cocodrilos. Es por ello que los censos se realizaron durante el periodo comprendido entre los meses de octubre y enero, buscando conciliar el mínimo nivel de agua que permita la navegación y coincidiendo con la época de celo, aspecto que también favorece los avistamientos.

Cada sector fluvial visitado se recorrió dos veces consecutivas, una de día a contracorriente, y otra de noche a favor de corriente. En los recorridos diurnos se buscaron huellas, cuevas y otros indicios que delataran la presencia de cocodrilos. En la noche se contaban y georeferenciaban los individuos avistados en el mismo recorrido, ayudándose con la luz del faro.

Según O'Brien (1990, en Platt y Thorbjarnarson, 1997), el error cometido al estimar un censo de cocodrilos se reduce al aumentar la longitud muestreada, y añade que la disminución del error que se produce al repetir los censos es insignificante. Este método ha sido ampliamente empleado por varios autores con distintas especies (Godshalk 1978; Ayarzagüena 1983 y 1987; Velasco y Ayarzagüena 1995; Platt y Thorbjarnarson 1997, entre otros).

En los recorridos siempre participa un baquiano o guía (pescador, guía turístico o personal de seguridad), particular conocedor de la zona que se recorre y capaz de aportar información precisa sobre la ubicación y cantidad de cocodrilos. Aquellos cocodrilos cuya presencia se obtiene por referencias de los baquianos se denominan "cocodrilos referidos", los cuales en la presentación de datos de este estudio se distinguen de los avistados, denominados como "cocodrilos observados". La suma de cocodrilos referidos y observados se denomina "cocodrilos contados".

TABLA 7.- Cursos de agua y lagunas muestreadas con indicaciones de la fecha, kilómetros de recorrido, velocidad y coordenadas UTM del punto inicial y final de cada muestreo.

Fecha	Área Censada	Dist. en km	Veloc. km/h	Coord. Inicial	Coord. Final
10/10/2006	Caño Terecay	33	10,9	N492014; E869702	N467990; E864237
10/10/2006	Caño La Aguada	6,9	8,9	N468505; E863506	N464547; E602288
11/10/2006	Caño Palomo (Tramo A)	21,1	7,6	N493472; E869603	N481476; E874635
02/11/2006	Caño Garza (Tramo A)	11,4	8,8	N462721; E872406	N464753; E870691
03/11/2006	Caño Palomo (Tramo B)	8	6,25	N465183; E874362	N458935; E872973
07/11/2006	Caño Setenta (Tramo A)	6	5,1	N470053; E873384	N474184; E874606
15/11/2006	Caño Garza (Tramo B)	42,2	12,5	N435626; E859258	N462686; E872418
18/11/2006	Caño Matiyure	17,3	9,3	N463712; E820957	N456092; E809785
19/11/2006	Caño Molino Mocho	9,6	11,4	N464058; E821169	N470703; E822686
24/11/2006	Caño Bejuquero/ Caño Colorado	26,1	12,1	N480960; E855838	N468094; E843290
27/11/2006	RFSCG Caño Setenta	39,5	11,7	N491725; E870282	N509146; E872956
01/12/2006	RFSCG Caño Guaritico. Tramo de 58 km lindando con la EBF	128	13,1	N463540; E852658	N513172; E872523
31/01/2007	R. Apure (Tramo A)	61,2	26	N513172; E872523	N468845; E890106
28/01/2007	R. Apure (Tramo B). Tramo de 9 km lindando con la EBF.	50,3	19,5	N513172; E872523	N553792; E876449
18/01/2007	Caño. Macanillal. EBF	15,3	10,3	N499298; E860766	N507947; E865952
03/01/2007	Laguna. La Cochina. EBF	-		N510015; E852587	N510015; E852587
15/01/2007	Laguna La Ramera. EBF	-		N509736; E865645	N509736; E865645
20/01/2007	Laguna Los Españoles. EBF	-		N511391; E863225	N511391; E863225
TOTAL		475,9			

Frecuentemente, cocodrilos previamente referidos por los baquianos fueron posteriormente observados durante el censo nocturno. En estos casos, el individuo se borra de la lista de referidos y engrosa la de observados. Estas situaciones aumentan la confianza sobre el resto de los cocodrilos referidos. Aproximadamente un 20% de los cocodrilos observados fueron previamente referidos por los baquianos

En los conteos de Caño Macanillal y las lagunas de La Ramera, La Cochina y Los Españoles no se utilizaron “cocodrilos referidos”, ya que son zonas visitadas constantemente por los investigadores durante más de 4 años.

De noche, el reflejo de los ojos al incidir sobre ellos la luz del faro, evidencia la presencia de los cocodrilos. Los ojos de *Crocodylus intermedius* reflejan la luz en coloración azulada-verdosa, mientras que los caimanes de anteojos (*Caiman crocodilus*), muy abundantes en la región, lo hacen en colores más rojizos o anaranjados. Actitudes de los individuos al ser deslumbrados, como desplazarse rápidamente hacia el centro del cuerpo de agua, son propios de *C. intermedius* y muy raros en caimanes de anteojos. En algún caso se consideraron comportamientos de este tipo para discernir entre ambas especies.

El comportamiento de huida de los caimanes de anteojos es otro indicador de la presencia de cocodrilos adultos, pues en este caso escapan hacia la orilla y a tierra en vez de adentrarse en el agua. Este hecho ya ha sido observado por Ayarzagüena y Castroviejo (2008) y en ocasiones esta situación obliga a los caimanes de anteojos a trepar incluso por los escarpados barrancos del río Apure.

La densidad de cocodrilos en los cursos de agua se obtiene con el número estimado de cocodrilos por kilómetros de cauce ($D = \text{Ind}/\text{km}$). En las lagunas no se considera densidad por la ausencia de referencias lineales fijas y válidas, pues sus perímetros sufren constantes variaciones a lo largo del año. En estos casos únicamente se especifica el número de cocodrilos que habita una determinada laguna.

El censo de *C. intermedius* se ha estimado por cuatro métodos diferentes:

Método I. Censo en base a conteos y hábitat potencial: Con los individuos contados (observados más referidos) en los kilómetros recorridos se obtiene una densidad de cocodrilos por kilómetro, la cual se aplica a los sectores no muestreados para estimar su población. El censo por este método es la cifra obtenida al sumar los individuos contados en los cauces recorridos y los estimados para los no recorridos.

Método II. Censo por estimación de un porcentaje sobre los avistamientos: Se sustenta en la experiencia adquirida durante casi 5 años de trabajo en la zona. Según nuestros cálculos realizados en sectores donde prácticamente se conoce el número de total de cocodrilos, la fracción observada en un muestreo es aproximadamente un tercio del total de cocodrilos (en este caso no se utilizan cocodrilos referidos). Para completar el censo es preciso añadir la estimación de cocodrilos de los cauces no visitados, lo cual se hace por el sistema de proporcionalidad semejante al del método I.

Método III. Censo por el índice de inserción: Este método asume que el éxito de inserción es parecido en todo el territorio. De esta forma, el éxito de inserción conseguido con escaso error en ciertas áreas muy definidas y aisladas, se aplica como porcentaje al total de cocodrilos introducidos (2.282 individuos).

Método IV. Censo por el número de nidos: Es un método desarrollado por Chabreck (1966) para determinar el tamaño de la población en base al número de nidos encontrados. Se calcula la población a partir de la fórmula $P = N / AFE$, donde P es la población total en el área, N el número de nidos, A el porcentaje de adultos en la población, F el porcentaje de hembras en la población adulta y E el porcentaje de hembras adultas que se reproducen en cada temporada.

El método de Chabreck no es aplicable a una población que se está insertando con juveniles procedentes de centros de cría, pues al tomar como base de estimación a los adultos y los nidos, muchos subadultos pasan inadvertidos. El método de Chabreck, que parece válido para calcular el tamaño de poblaciones naturales y ha sido empleado con esta finalidad por diferentes autores (Chabreck 1966; Ogden 1978; Kushlan y Mazzoti 1989 entre otros), precisa de ajustes previos que armonicen criterios, antes de aplicarlos a poblaciones que están siendo insertadas desde centros de cría, como se detalla más adelante en el apartado correspondiente. Aun así, y haciendo esta salvedad, el sistema está sujeto a interrogantes técnicos para su aplicación a este tipo de poblaciones.

La clasificación de los individuos en grupos de tamaño se basa en el método de Clases naturales definido por Ayarzagüena (1983) y utilizado por Velasco y Ayarzagüena (1995) para el caimán de anteojos. Este método utiliza el concepto de cuatro clases definidas por sus características biológicas, las cuales se relacionan con ciertos tamaños para facilitar la asignación de los individuos avistados a una clase, sin necesidad de capturarlos. Por lo tanto es preciso determinar en cada especie el tamaño al que los individuos cambian de clase. La clase I está definida por todos los individuos en su primer año de vida, denominados neonatos y que son reconocibles con facilidad porque al nacer todos en la misma época se diferencian claramente de los que tienen un año más. La clase II incluye a los individuos subadultos, exceptuando los de clase I. La clase III se conforma con los individuos de ambos sexos del tamaño de las hembras adultas y la clase IV incluye exclusivamente los machos que sobrepasan el tamaño de las hembras adultas.

Dado que es frecuente la aparición de amputaciones en la cola (Chávez 2002, Seijas 2007b; Ávila-Manjón 2008), se utiliza la longitud cabeza cuerpo (LCC) como la medida que representa el tamaño real de un cocodrilo, en vez de la longitud total (LT), medida que puede estar reducida por la mencionada amputación caudal. La asignación de cocodrilos avistados a una determinada Clase se basa frecuentemente en el tamaño de la cabeza, ya que en la mayoría de observaciones es la única parte del cuerpo que puede observarse fuera del agua. Por la noche, estimar el tamaño de la cabeza de un cocodrilo y consecuentemente asignarlo a una Clase, exige una delicada maniobra de aproximación con las embarcaciones sin dejar de alumbrarlo.

De los 115 cocodrilos observados, a 100 individuos (86,7 %) se les pudo incluir en una Clase. De los restantes 15 cocodrilos sólo se observó el reflejo del ojo, que desapareció bajo el agua durante la maniobra de aproximación. En las Clases no se incorporan datos de “cocodrilos referidos”, aunque los baquianos aporten datos fehacientes de su tamaño, debido a su tendencia a exagerar el mismo.

5.2. CENSO DE POBLACIÓN

Los conteos y observaciones de campo utilizados para calcular el tamaño de las poblaciones silvestres de cocodrilos, precisan ajustarse con estimaciones que aproximen dichos números al de cocodrilos que habitan realmente la zona. Este número general que define el tamaño de la población es el que denominamos Censo de Población. Para censar la población de EBF-CG se han utilizado cuatro métodos diferentes, ya esbozados en el apartado 5.1 Material y Métodos.

Método I: Censo en base a conteos y estimación de hábitat potencial.

De los 475,9 km recorridos se observaron cocodrilos en 413,8 km, los considerados como hábitat de la especie. Los 62,1 km restantes corresponden a los caños Terecay y Palomo, ambos de curso estrecho, poco profundo e inadecuados para considerados hábitat potencial de esta especie, al menos durante las fechas del muestreo.

En los conteos se avistaron 115 cocodrilos del Orinoco. Si a este número le sumamos los “cocodrilos referidos” (96), se obtienen la cifra de 211 cocodrilos “contados”. En la tabla 8 se muestran los resultados obtenidos en cada zona muestreada.

Los conteos en las lagunas (lagunas de la Cochina, la Ramera y Los Españoles) se desechan para los cálculos de densidad al carecer estas superficies de referencias lineales adecuadas. La densidad general del área es de 0,45 Ind/km, obtenida a partir de los 185 individuos contados en los 413,8 km recorridos en los cursos fluviales, considerados como hábitat potencial.

La densidad más alta se observa en el caño Macanillal (EBF) con 1,96 Ind/km (15,3 km recorridos). El siguiente sector más poblado se corresponde con un tramo de 6 km del caño Setenta (1,33 Ind/km), seguido por el caño Matiyure (0,5 Ind/km).

Para estimar el censo de población del territorio por este método, es preciso agregar los cocodrilos estimados que habitan los 234,2 km de hábitat que no fueron visitados (el 36,2 %) y que se estima en 105 individuos (tabla 9). Los cauces no visitados, cuyas longitudes se muestran en la tabla 9 presentan las siguientes características: a) Un tramo de 85 km del Caño Caicara, aguas arriba de su desembocadura en el RFSCG, donde se han liberado 65 cocodrilos entre los años 1998 y 2001. b) Dos tramos no navegables de caño Setenta, uno de 30,4 km, aguas arriba de su límite con el RFSCG y otro de 45 km, aguas arriba de su intersección con la carretera Mantecal-Bruzual. c) Un tramo no navegable de caño Bejuquero de 8,8 km, aguas arriba de su confluencia con Caño Colorado. d) Un tramo de caño Guaritico de 45 km, aguas arriba de su intersección con la carretera Mantecal-Bruzual. e) Un tramo del caño La Aguada de 20 km, aguas arriba de su intersección con la carretera Mantecal-Bruzual.

El censo de cocodrilos obtenido por el método I estima una población de 316 individuos, y representa un éxito de inserción del 13,8 %.

Método II: Censo por estimación de un porcentaje sobre los avistamientos

El radio-seguimiento de subadultos ha permitido conocer el grado de dificultad que representa observar individuos de ese tamaño en libertad, especialmente cuando hay adultos en el área, debido a que son sumamente tímidos y buscan refugio en la vegetación acuática. Durante los conteos, la mayoría de los individuos observados tienen una talla que corresponde a adultos. Los subadultos de entre 80 y 200 cm de LT son escasos en los avistamientos. En sectores del caño Macanillal y Laguna La Ramera, dentro de la EBF, donde se conoce el número de cocodrilos existentes, los conteos se efectúan frecuentemente y el número que se avista en cada ocasión suele representar aproximadamente 1/3 de los ejemplares que hay en el sector.

TABLA 8- Cocodrilos observados, referidos, contados y densidad obtenida (D) en cada curso de agua muestreado.

Fecha	Área Censada	km	Observados	Referidos	Contados	Ind/km
10/10/2006	C Terecay	33	0	0	0	0
10/10/2006	C. La Aguada	6,9	1	1	2	0,29
11/10/2006	C. Palomo (Tramo A)	21,1	0	0	0	0
02/11/2006	C. Garza (Tramo A)	11,4	1	3	4	0,35
03/11/2006	C. Palomo (Tramo B)	8	0	0	0	0
07/11/2006	C. Setenta	6	2	6	8	1,33
15/11/2006	C. Garza (Tramo B)	42,2	3	15	18	0,43
18/11/2006	C. Matiyure	17,3	6	4	10	0,58
19/11/2006	C. Molino Mocho	9,6	1	2	3	0,31
24/11/2006	C Bejuquero/C. Colorado	26,1	3	2	5	0,19
27/11/2006	RFSCG. C. Setenta	39,5	5	7	12	0,3
01/12/2006	RFSCG. C. Guaritico. Tramo de 58 km lindando con la EBF	128	27	36	63	0,49
31/01/2007	R. Apure (Tramo A)	61,2	3	7	10	0,16
28/01/2007	R. Apure (Tramo B). Tramo de 9 km lindando con la EBF.	50,3	7	13	20	0,4
18/01/2007	C. Macanillal. EBF	15,3	30	-	30	1,96
SUBTOTAL CURSOS DE AGUA			89	96	185	
03/01/2007	L. La Cochina. EBF	-	6	-	6	-
15/01/2007	L. La Ramera. EBF	-	16	-	16	-
20/01/2007	L. Los Españoles. EBF	-	4	-	4	-
Subtotal Lagunas			26		26	
TOTAL			475,9	115	211	

TABLA 9.-Estimación del censo de población por el Método I. A los tramos fluviales que son hábitat potencial se les aplica una población de acuerdo la densidad general obtenida para el área de estudio (0,45 Ind /km)

Áreas Censadas	km	Densidad (Ind./km)	Cocodrilos Contados
C. La Aguada (Tramo A)	6,9	0,29	2
C. Garza (Tramo A)	11,4	0,35	4
C. Setenta (Tramo A)	6	1,33	8
C. Garza (Tramo B)	42,2	0,43	18
C. Matiyure	17,3	0,58	10
C. Molino Mocho	9,6	0,31	3
C Bejuquero/C. Colorado	26,1	0,19	5
RFSCG. C. Setenta	39,5	0,3	12
RFSCG. C. Guaritico. Tramo de 58 km lindando con la EBF	128	0,49	63
R. Apure (Tramo A)	61,2	0,16	10
R. Apure (Tramo B)- Tramo de 9 km lindando con la EBF.	50,3	0,4	20
C. Macanillal. EBF	15,3	1,96	30
L. La Cochina. EBF	-	-	6
L. La Ramera. EBF	-	-	16
L. La Entrada. EBF	-	-	4
TOTAL CONTADOS	413,8	0,45	211

Áreas No Censadas	km	Densidad estimada	Cocodrilos estimados
C. Caicara	85	0,45	38
C. Setenta (Tramo C)	30,4	0,45	14
C. Bejuquero	8,8	0,45	4
C. Guaritico	45	0,45	20
C. Setenta (Tramo D)	45	0,45	20
La Aguada (Tramo B)	20	0,45	9
TOTAL ESTIMADO	234,4	0,45	105

CENSO Método I	648		316
-----------------------	------------	--	------------

En base a esta cifra, el Método II se basa en multiplicar por tres el número de cocodrilos observados y añadir una estimación para considerar los sectores de hábitat potencial no visitados. De esta manera se tendría que multiplicar por 3 los 89 cocodrilos observados en los 413,8 km de cursos fluviales (267 individuos en total, densidad 0,64 Ind/km), añadir los 151 cocodrilos que se calcula que habitan en los 234,4 km de hábitat no visitado y sumar los 26 que habitan las lagunas.

De esta manera por el Método II obtenemos un censo de 444 cocodrilos, lo que representa una tasa de éxito de inserción del 19,5% de los individuos liberados.

Método III: Censo por el índice de inserción

El censo por el Método III se basa en aplicar una proporción de éxito de inserción, obtenida en lugares puntuales y especiales (zonas apartadas de las áreas habituales de introducción, donde se han liberado pocos ejemplares y hace al menos 4 años), y aplicar las tasas obtenidas a la totalidad de la población EBF-CG. Este método está restringido a poblaciones de origen conocido, es decir, poblaciones introducidas como la aquí estudiada.

En la tabla 10 se resumen los datos de las tres localidades utilizadas para censar por el método III. Las estimaciones proceden (excepto en el caso de la laguna La Cochina) de guías de ecoturismo, que visitan continuamente la zona y son capaces de reconocer a muchos de los individuos de la población.

TABLA 10.- Estimación del índice de inserción de *C. intermedius* en áreas bien muestreadas.

	Caño La Garza	Lag. La Cochina. EBF	Caños Matiyure y Caicara
Fechas Introducción	2001-2002	2001	1993-2001
Nº de cocodrilos introducidos	67	16	69
Tamaños promedio de introducción (cm)	X=86,7 (70 < x < 107)	X=134,5 (134,5 < x < 152)	X=85,7 (69 < x < 119)
Cocodrilos observados	4	4	5
% Éxito observado	6	25	7,2
Cocodrilos Referidos	18	2	10
Cocodrilos Estimados	22	6	15
% Éxito Estimado	32,8	37,5	21,7

Los porcentajes de inserción oscilan entre 21,7 % en el conjunto Matiyure- Caicara y el 37,5% en la laguna de la Cochina.

Si tomamos como referencia el índice de inserción más bajo (21,7 %), de los 2.282 cocodrilos introducidos en el área hasta el año 2006 se habrán insertado 495 ejemplares. Si tomamos el porcentaje de inserción más elevado (37,5 %) la población estará conformada por 856 cocodrilos.

Método IV: Censo por el número de nidos

El Método IV consiste en aplicar el sistema de censo de poblaciones descrito por Chabreck (1966), el cual se basa en el número de hembras adultas y nidos encontrados. Como se señala en el punto 5.1 Material y Métodos, para aplicar este método de censo a una población donde cada año se introducen individuos subadultos procedentes de ranqueo, es necesario establecer previamente las siguientes consideraciones:

1. Se toma como número de nidadas las del año 2006.
2. Para definir la población, sólo se consideran los individuos introducidos hasta el año 2000.
3. Se considera que en el 2006 toda la población (los introducidos entre 1990-2000) alcanzaron la madurez sexual de acuerdo con la tasa promedio de crecimiento anual (33,3 cm/año) obtenida por Chávez (2002) sobre 17 cocodrilos recapturados en el RFSCG y EBF entre 1,75 y 7,88 años después de su introducción.

En la figura 45 se observa que el número de anidamientos encontrados se incrementa paulatinamente por temporada, desde el primer nido en 1996.

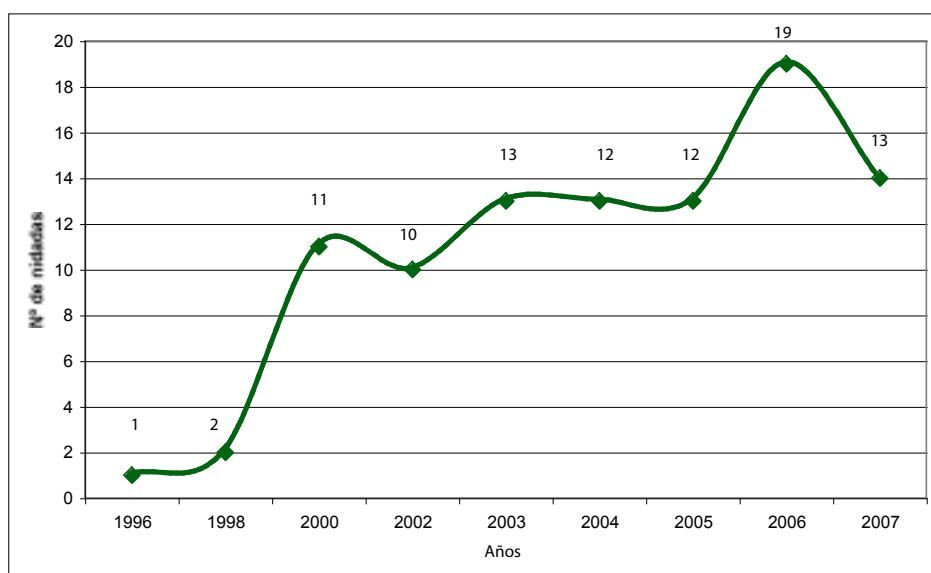


FIGURA 45. Evolución de las nidadas encontradas en la EBF y RFSCG en el periodo 1996-2007. Sobre cada punto se indica en número de nidadas encontradas en la EBF.

Entre las temporadas reproductivas de 2005 y 2006 se constató el anidamiento de al menos 22 hembras diferentes en el área de estudio, la mayor parte de ellas en EBF. Entre las puestas encontradas en la temporada 2005 había 3 que por su ubicación geográfica pertenecen a hembras diferentes de las 19 que se reprodujeron en 2006 (tabla 11).

Los anidamientos referidos por baquianos elevan a 31 el número de hembras que han nidificado al menos una vez.

Tabla 11.- Nidos vistos, referidos y estimados en el área de estudio durante los años 2005 y 2006.

Nombre	Nidos observados	Nidos Referidos	Nidos estimados
C. Terecay	0	0	0
C. La Aguada	0	0	0
C. Palomo	0	0	0
C. Garza	0	1	1
C. Matiyure	0	0	0
C. Molino Mocho	0	4	4
C. Bejuquero y C. Colorado	0	0	0
C. Setenta	0	0	0
C. Guaritico. Tramo de 58 km lindando con la EBF	1	2	3
R. Apure (Tramo A)	0	1	1
R. Apure (Tramo B). Tramo de 9 km lindando con la EBF.	0	1	1
C. Macanillal. EBF	10	0	10
L. La Cochina. EBF	0	0	0
L. La Ramera. EBF	10	0	10
L. La Entrada. EBF	1	0	1
TOTAL	22	9	31

El método de Chabreck, particularizado con las consideraciones antes señaladas para esta población, se aplica a dos zonas geográficas diferentes: a) considerando el área de estudio completa como una unidad, b) particularizando el método para el sistema Macanillal-Ramera (tabla 12).

El censo por el método IV, aplicado en toda el área de estudio, señala la presencia de 60 ejemplares, número que supone una tasa de inserción del 5 % y que es inferior incluso a los individuos observados (115). Por otro lado, si se usa el método IV para el sistema hidrológico Macanillal-La Ramera, donde hay 46 individuos, se obtiene una población de 33 cocodrilos, cifra inferior a la observada aunque no tan alejada y que representa un éxito de inserción del 12 % (tabla 12).

Esto significa que en Macanillal-Ramera (donde se soltaron los individuos más grandes) y sobre todo en otras partes del área de estudio, un porcentaje de los individuos introducidos entre 1990 y 2000 no se ha reproducido todavía para el año 2006, aunque su tamaño sea superior a 250 cm de LT. Otro factor a considerar, es que para calcular la población con la fórmula de Chabreck se ha supuesto que la tasa de hembras adultas que se reproduce es del 80 % ($E=0,8$), cifra indicada por Thorbjarnarson y Hernández (1993a) para la

población del río Capanaparo. Sin embargo, estamos seguros que este valor debe distar bastante de la realidad en una población tan joven como la aquí estudiada. Si se reduce este porcentaje a una tasa más adecuada para una población joven, como puede ser el 60% de las hembras adultas, la población que obtendríamos en el sistema Macanillal-La Ramera sería de 44 individuos, es decir, prácticamente la población observada en el sector.

TABLA 12.- Valores utilizados para calcular el tamaño de la población según el método de Chabreck (1966). N= Número de nidos; A= Porcentaje de adultos en la población, 100% en este caso; F= Porcentaje de hembras introducido en la población periodo 1990-2000. En el Sistema hidrológico caño Macanillal-laguna de la Ramera se utiliza la proporción de sexos encontrada en el apartado 5.4 de 2,6 hembras por macho; E= Porcentaje de hembras que se reproducen en la población, valor tomado de Thorbjarnarson y Hernández (1993a); P= Tamaño de la población. I= Número de juveniles introducidos entre 1990-2000. % = Porcentaje de éxito de inserción (P/I). LT= Longitud total promedio (en cm) de los juveniles introducidos.

Sector	N	A	F	E	P	I	%	LT (cm)
Área de estudio (liberados entre 1990-2000 con nidos 2006)	29	1	0,6	0,8	60	1327	5	X= 90,5 (40,4 < x < 222,3)
Sistema Macanillal-Ramera con nidos 2006 e introducidos entre 1990-2000	19	1	0,72	0,8	33	384	12	X= 108,3 (40,4 < x < 222,3)

5.2.1.- COMPARACIÓN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS EN LOS DIFERENTES MÉTODOS DE CENSO.

En la tabla 13 se comparan los resultados obtenidos en los cuatro métodos utilizados.

TABLA 13.- Comparación de los resultados obtenidos en densidad de cocodrilos, % de éxito de inserción y estimación del número de individuos obtenido por los cuatro métodos de censo.

Método	Densidad	% inserción	Pob. estimada
Método I	0,45	14	316
Método II		19,5	444
Método III: (Matiyure y Caicara)		21,7	495
Método III: (Laguna La Cochina)		37,5	856
Método IV: Área de Estudio		5	114
Método IV: Macanillal-Ramera		12	274

Los resultados al censar por los métodos I y II dan valores de población de 316 y 444 ejemplares respectivamente y éxitos de inserción del 14 y el 19,5 %. El método III depende de la zona elegida para medir el éxito de inserción. Si se utiliza la tasa de éxito encontrada en Matiyure-Caicara (21,7 %), la población tendría un tamaño de 495 cocodrilos, mientras que si se basa en el éxito observado en la laguna de la Cochina (37,5 %), el censo de población asciende a 856 ejemplares. El segundo valor parece muy alto y es el resultado de aplicar a toda la población, el porcentaje de un caso particular y restringido (laguna de La Cochina) donde ha sobrevivido un número de individuos singularmente elevado.

Si las tasas de éxito de inserción obtenidas por el método IV, calculada en el 5% para las liberaciones de la primera década (1990-2000), se llevan al número total individuos introducidos, se obtendría una población insertada de 114 individuos, y 274 cocodrilos si consideramos únicamente la tasa del 12%, calculada para Macanillal-La Ramera. En el primer caso el censo estima una población menor que la observada por lo que no deja duda de que el método así aplicado minimiza el tamaño de la población, mientras que el valor estimado para el conjunto Macanillal-La Ramera por el método IV se aproxima al número considerado para este sector. Las diferencias que existen en la aplicación del método IV en Macanillal- La Ramera y de forma global en la población EBF-CG se deben a que la primera población es la más antigua, y conformada por los individuos de mayor tamaño, por tanto el número de adultos en reproducción es más elevado, además la proporción inicial de hembras es también muy superior en este sector (tabla 19), todo ello conlleva un mayor número de nidos. Por otro lado, aunque la población avistada tienen una marcada preponderancia de clase III (ver apartado 5.3 Clases Naturales de Tamaño), pareciera no estarse reproduciendo aún en las proporciones esperadas.

Exceptuando algunos valores extremos obtenidos en casos muy especiales, los diferentes métodos de censo muestran diferencias discretas, valores comprendidos entre 300 y 500 ejemplares. Consideramos de manera conservadora que la población estudiada es de 400 cocodrilos de tamaño superior a 1 m de LT. Por otro lado, el número de anidamientos está en crecimiento y se espera, por todo lo dicho, que experimente un aumento notable durante los próximos 5 años, en el caso de mantenerse las condiciones actuales tanto de apoyo técnico, como biológicas y sociales.

5.3. CLASES NATURALES DE TAMAÑO

Ayarzagüena y Castroviejo (2008) establecen en base a bibliografía los tamaños en que se producen los cambios de Clase en varias especies de cocodrilos, entre ellas en el cocodrilo del Orinoco. En la tabla 14 se muestran los tamaños establecidos para los cambios de Clase en el cocodrilo del Orinoco en base a diferentes medidas (LT, LCC y LC). Los tamaños de longitud del cráneo, que establecen los cambios de clases en poblaciones colombianas y venezolanas del cocodrilo del Orinoco son diferentes, ya que los individuos venezolanos son claramente de menor proporción cefálica con respecto al cuerpo que los colombianos (4.2 Biometría).

El 12-01-2005 se midió una hembra adulta silvestre en la EBF que alcanzó el tamaño de 363 cm de LT (González, com. pers), valor ligeramente mayor al considerado para el cambio de clase III a IV por Ayarzagüena y Castroviejo (2008). También existen datos

de hembras que alcanzan la madurez sexual a los 240 cm (Thorbjarnarson y Hernández 1993a). Estos ejemplos escapan ligeramente a las tallas utilizadas para estimar las Clases, y se consideran excepciones lógicas, que para nada modifican los tamaños propuestos por Ayarzagüena y Castroviejo (2008) para los cambios de Clase en el cocodrilo del Orinoco.

TABLA 14. Definición de las clases naturales de tamaño en *C. intermedius* en base a LT (Longitud total), LCC (Longitud cabeza-cloaca) y LC (Longitud cabeza). Los valores de LC están redondeados para facilitar su aplicación práctica en el campo.

	LT cm	LCC cm	LC cm Venezuela	LC cm Colombia	Propiedades
Clase I	$X < 60$	$X < 31$	$X < 10$	$X < 10$	Neonatos
Clase II	$60 < X < 250$	$31 < X < 133$	$10 < X < 40$	$10 < X < 45$	Subadultos
Clase III	$250 < X < 350$	$133 < X < 186$	$40 < X < 55$	$45 < X < 65$	♀ y ♂ Adultos
Clase IV	$X > 350$	$X > 186$	$X > 55$	$X > 65$	♂ Adultos

En cuanto a los machos, Medem (1981) señala uno de 265 cm de LT **roncando** (ver capítulo 9 etología). Thorbjarnarson y Hernández (1993a) encuentran otro de 273 cm con comportamientos territoriales y reproductivos. Colvée (1999) observó un cortejo y cópula en un macho de 212 cm, y otros dos de 262 cm y 267 cm en reproducción. Este conjunto de datos permiten generalizar que los machos también alcanzan el estado adulto a una talla próxima a 250 cm de LT.

Dado que la población es introducida y se cuenta con datos sobre crecimiento (capítulo 6 Crecimiento), se puede establecer la proporción de clases esperada para 2006, cuando se realizan los conteos de campo. La tabla 15 resume las introducciones de cocodrilos realizadas en el área de estudio y muestra por separado las liberaciones en los sectores Macanillal-Ramera y RFSCG. Si se considera que los cocodrilos en libertad necesitan al menos 6 años para alcanzar 250 cm de LT, (clase III) y los machos 13 años para adquirir 350 cm (clase IV) y suponemos pérdidas de individuos al azar, semejantes y no diferenciadas por sexos, las proporciones de individuos por clase de tamaño son:

Área de estudio. Los individuos introducidos entre 1990 y 1993 (436 cocodrilos) son adultos en 2006, machos y hembras clase III y machos clase IV. Una muestra (420 individuos) nos indica que el 63 % de estas liberaciones son machos, lo que significa que de tener un éxito total de inserción, en el 2006 habría 274 machos clase IV y 162 hembras clase III. Los individuos introducidos entre los años 1994 y 2000 (891 cocodrilos) serían todos adultos clase III. El número de cocodrilos introducidos en el periodo 2001-2006 es de 954 cocodrilos, y todos serían clase II en el año 2006. Esto significa una proporción de cocodrilos del 42 % en clase II, 46 % en clase III y 12 % en clase IV (tabla 16).

TABLA 15.- Cocodrilos introducidos en los sectores caño Macanillal y laguna de la Ramera de Estación Biológica y caños Guaritico y Setenta (RFSCG) con indicación del tamaño de los individuos. Datos modificados de A. Velasco (com. pers.).

Año	Área de estudio		Macanillal +Ramera		RFSCG	
	n	Tamaño	n	Tamaño	n	Tamaño
1990	30	X= 139 (71,5<x<222,3)	21	X=150,5 (108<x<222,3)	6	X= 79,5 (71,5<x<90,5)
1991	56	X= 118,2 (56,5<x<192)	41	X= 126,1 (56,5<x<192)	14	X=91,5 (62,2<x<126,5)
1992	99	X = 84,2 (40,4<x<197)	50	X =89 (40,4<x<197)	49	X=79,2 (55,8<x<119,3)
1993	251	X=86,3 (47,4<x<176)	30	X= 96,5 (47,4<x<176)	217	X=84,5 (52,2<x<119)
1994	62	X=74,1 (46,1<x<112,2)	5	X= 57,4 (46,1<x<74,4)	57	X=75,6 (53,8<x<112,2)
1995	128	X= 121,3 (100<x<202)	121	X=121,6 (100<x<202)	—	—
1996	—	—	—	—	—	—
1997	10	X=154,9 (90,2<x<201)	9	X=162 (116,5<x<201)	1	x=90,2
1998	265	X=90,32 (55,4<x<213)	107	X= 88,2 (64,7<x<213)	143	X=79,5 (55,4<x<199,5)
1999	168	X=82,9 (49,5<x<135,8)	—	—	168	X=82,9 (49,5<x<135,8)
2000	258	X=76,7 (52,7<x<137,3)	—	—	233	X=73,9 (52,7<x<124)
2001	219	X= 89,3 (66,6<x<152)	40	X= 107,2 (89<x<127,5)	87	X=77,6 (66,6<x<93,5)
2002	37	X= 100,2 (70<x<152)	11	X=129,2 (115<x<152)	—	—
2003	185	X=98,2 (70,6<x<153,5)	185	X=98,2 (70,6<x<153,5)	—	—
2004	208	X=87,4 (62,7<x<114,6)	94	X= 92 (80,3<x<114,6)	114	X=83,6 (62,7<x<106,6)
2005	143	X=101,3 (65<x<184,3)	46	X= 113,1 (70<x<175)	87	X=89,4 (65,1<x<184,3)
2006	163	X=85,7 (48<x<251)	105	X=84,4 (48<x<251)	58	X=88,1 (61<x<221)

TABLA 16. Porcentajes (%) esperados en cada Clase de tamaño del área de estudio, sector Macanillal - La Ramera y RFSCG.

	Área de Estudio	Macanillal+Ramera	RFSCG
% Clase II	42	56	28
% Clase III	46	39	54
% Clase IV	12	5	18

Sistema Macanillal-Ramera (EBF). Usando el mismo criterio anterior de los 142 cocodrilos introducido entre 1990 y 1993 con una proporción de sexos 1♂:2♀, tendríamos 47 machos clase IV y 95 ejemplares clase III. Entre 1994 y 2000 se liberaron 242 cocodrilos que estarían en clase III y los 481 introducidos en el periodo 2001-2006 conformarían la clase II. Esto significa unas proporciones esperadas de 56 % clase II, 39 % clase III y 5 % clase IV (tabla 16).

En el sector RFSCG se liberaron 286 cocodrilos entre 1990 y 1993 con una proporción de machos del 76%. Esto significa que habría 217 individuos clase IV y 69 clase III. Los 602 liberados entre 1994 al 2000 serían clase III y los 346 introducidos entre 2001 y 2006 pertenecerían a la clase II. Esto significa una proporción de 28 % clase II, 54 % clase III y 18 % clase IV (tabla 16).

Por otro lado, los conteos del 2006 permitieron asignar una clase de tamaño a 100 cocodrilos avistados. Los resultados de esta muestra se presentan en la tabla 17 y para facilitar las comparaciones de los datos, éstos se agruparon para los sectores de Macanillal Laguna de La Ramera y RFSCG. Los porcentajes por Clase ese presentan en la tabla 18. Todos los ejemplares observados fueron mayores de 60 cm.

TABLA 17.- Distribución de las clases de cocodrilos en las distintas áreas muestreadas. N.D. Indeterminadas.

Área censada	C. Observados	Clase I	Clase II	Clase III	Clase IV	N.D.
C. Terecay	0	0	0	0	0	0
C. La Aguada	1	0	0	1	0	0
C. Palomo	0	0	0	0	0	0
C. Garza	4	0	1	3	0	0
C. Palomo	0	0	0	0	0	0
C. Setenta	2	0	0	2	0	0
C. Matiyure	6	0	5	1	0	0
C. Molino Mocho	1	0	1	0	0	0
C. Bejuquero C. Colorado	3	0	0	0	0	3
C. Guaritico/ C. Setenta RFSCG	32	0	10	14	1	7
R. Apure	10	0	2	4	1	3
C. Macanillal/L. La Ramera	46	0	8	34	4	0
L. La Cochina	6	0	2	2	0	2
L. Los Españoles	4	0	1	2	1	0
Total	115	0	30	63	7	15
Porcentaje	100%	0%	30%	63%	7%	—

TABLA 18. Porcentaje (%) de cocodrilos observado en cada clase de tamaño en los distintos sectores del área de estudio.

	Área de Estudio	Macanillal+Ramera	RFSCG
% Clase II	30	17	40
% Clase III	63	74	56
% Clase IV	7	9	4

Con los datos esperados y obtenidos, que se encuentran en las tablas 16 y 18, se ha realizado la figura 46, donde mediante histogramas de frecuencias se comparan las estructuras de población de los tres sectores geográficos considerados en este apartado.

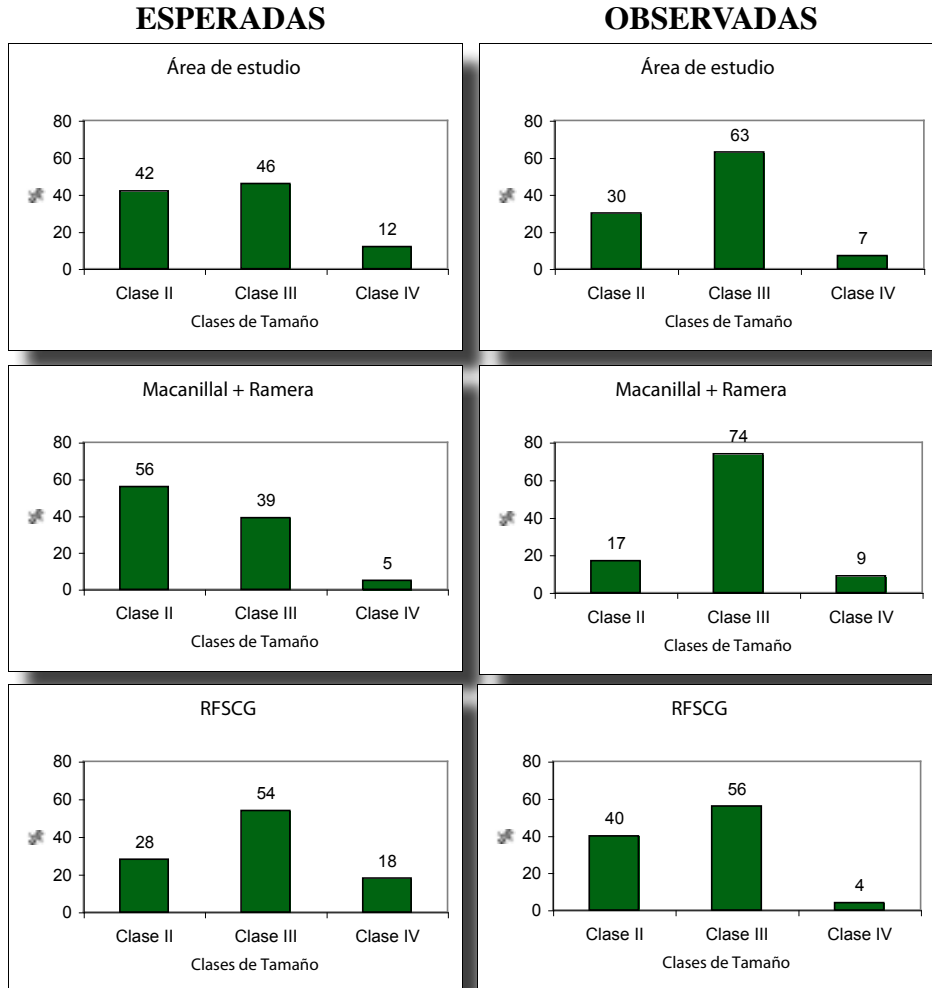


FIGURA 46.- Proporciones de Clases de tamaño esperadas y observadas en el Área de estudio y en los sectores Macanillal-Ramera y Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (RFSCG).

Los histogramas generales del área de estudio, tanto el esperado como el observado tienen forma de pirámide (Velasco y Ayarzagüena 1995). La diferencia más importante entre ambas está en la proporción, menor de clase II y mayor de clase III que presentan los observados (Chi Cuadrado; $p < 0,05$). Si se analiza esta situación en los dos sectores (Macanillal-La Ramera y RFSCG) vemos que el efecto de falta de juveniles y exceso de adultos (clase III y IV) es muy exagerado en Macanillal-La Ramera mientras que en RFSCG se produce el efecto contrario, hay mayor porcentaje de clase II que el esperado.

5.4. PROPORCIÓN DE SEXOS

El sexo de los cocodrilos está determinado por la temperatura de incubación de los huevos, sin participación de cromosomas sexuales como en otros vertebrados (Ferguson y Joanen 1982; Lang y Andrews 1994; entre otros autores).

Thorbjarnarson (1997) discute la proporción de sexos encontrada en diferentes Crocodylidos, y concluye que no es posible afirmar que exista una relación de sexos diferente de 1♂:1♀ y a favor de las hembras, y añade que de hecho en la familia Alligatoridae frecuentemente sucede lo contrario, mientras que en Crocodylidae hay poblaciones con proporciones sesgadas hacia cualquiera de ambos sexos.

En nuestra población, la proporción de sexos inicial no es un valor que seleccionó de forma alguna la especie en condiciones naturales, porque casi todos los individuos proceden de incubadoras o alguna forma de incubación más o menos controlada y manipulada. Sin embargo son muy interesantes las muestras de población tomadas años después de las liberaciones, ya que de tener diferencias significativas en las proporciones de sexos, podría convertirse en una prueba de que en este cocodrilo hay selección sexual de individuos durante el crecimiento (por ejemplo, el paso de subadulto a adulto).

En la población estudiada se conoce el sexo del 66 % de los individuos introducidos, subadultos en su totalidad. La proporción de sexos original presenta diferencias importantes algunos años y coincidiendo con ciertos sectores geográficos, con respecto a la proporción general:

De acuerdo con la base de datos del Grupo de Especialistas de Cocodrilos de Venezuela (GECV) (Velasco com. pers.) hasta el año 2006 se han introducidos en total 2.282 cocodrilo, de ellos 1.498 de sexo conocido (548 machos y 950 hembras), el 36,5 % machos y un 63,5% hembras.

En el periodo 1990-1996 se introdujeron 626 cocodrilos, 493 de sexo conocido, de los cuales son un 62 % machos y un 38% hembras.

Entre 1996 y 1999, Chávez (com. pers.) toma una muestra del área de estudio de 17 cocodrilos mayores de 120 cm de LT. Esta se componía de 5 machos (29.5 %) y 12 hembras (70.5 %).

Entre 1990 y 1996 se puebla la EBF (Caño Macanillal, Caño Mucuritas, Laguna La Ramera y Laguna de Los Españoles) con 270 cocodrilos, de ellos el 55% con sexo conocido (150 individuos): 59 machos (40 %) y 91 hembras (60%)

Una pequeña muestra de 11 ejemplares de los mismos sectores de EBF, tomada entre 1997 y 1999 está compuesta por 4 machos (36%) y 7 hembras (64%) (Chávez com. pers.).

Por último, en el año 2005 se realiza un estudio genético de paternidad que involucra 8 nidos de *C. intermedius* del caño Macanillal y Laguna La Ramera, En el estudio se determinó que al menos tres machos estaban involucrados en los anidamientos (Martensson 2006), es decir, que de 11 adultos del sector 3 son machos y 8 hembras.

La tabla 19 resume las proporciones de sexos en los casos antes enumerados.

Tabla 19. Proporción de sexos de los cocodrilos introducidos, obtenida en muestreos aleatorios y calculada según el número de machos involucrados en la paternidad de 8 nidos. n= número de cocodrilos de sexo conocido.

Sector	n° ♂	♂ (%)	n° ♀	♀ (%)	♂:♀	n	Fuente
Área de estudio (introducidos hasta 2006)	548	36,5	950	63,5	1:1,7	1498	Velasco (com. pers.)
Área de estudio (introducidos entre 1990-96)	306	62	186	38	1:0,3	493	Velasco (com. pers.)
Área de estudio (muestra entre 1996-99)	5	29,5	12	70,5	1:2,4	17	Chávez (com. pers.)
EBF (introducidos hasta 2006)	175	30	407	70	1:2,3	582	Velasco (com. pers.)
EBF (introducidos entre 1990-96)	52	34	102	66	1:2	154	Velasco (com. pers.)
EBF (muestra entre 1996-99)	4	36	7	64	1:1,7	11	Chávez (com. pers.)
Macanillal-La Ramera (nidos 2005)	3	27	8	73	1:2,6	11	Martensson (2006)

Las proporciones de sexos ♂:♀ introducidas y las observadas varían entre 1♂:0,3♀ y 1♂:2,6♀, valores muy diferentes entre sí. Si se exceptúa los 626 cocodrilos introducidos durante el primer periodo (1990-96), las diferencias en las proporciones sexuales se reducen notablemente y quedan comprendidas entre 1♂:1,7♀ y 1♂:2,6♀, las cuales no muestran diferencias estadísticamente significativas (Chi Cuadrado; $p < 0,05$). La relación de sexos introducida entre 1990 y 1996 (1♂:0,3♀) es atípica y quizás una de las causas por lo que aún la población del RFSCG no ha entrado plenamente en reproducción. En la población introducida en la EBF durante ese mismo periodo, la relación fue 1♂:2♀. Chávez (com. pers.) obtuvo entre 1996 y 1999 una relación de 1♂:1,7♀, variación muy pequeña que no muestra diferencias significativas ($p < 0,05$).

Las observaciones del año 2005 en EBF parecen indicar que al alcanzar la madurez sexual, la población tiende a una proporción de sexos de valor comprendido entre 1♂:2,5♀ a 1♂:3♀ (posiblemente algo cercano a 1♂:2,6♀). Las diferencias que aparecen no son matemáticamente significativas, quizás debido al pequeño tamaño de la muestra (11 ejemplares). La proporción de clase III encontrada en el sistema Macanillal - La Ramera (figura 46) parece indicar lo mismo, y fortalece esta suposición.

La población observada en el RFSCG es en su mayoría de clase III (figura 46), y se corresponden con los individuos liberados entre 1990 y 2000. De ser así, sorprende la escasa proporción de clase IV, especialmente si partimos de una población compuesta mayoritariamente por machos. Este caso sería otro indicativo de que al alcanzar el estado adulto la proporción de sexos tiende a relaciones próximas al 1♂:2,5♀ aunque provenga de un contrario 1♂:0,3♀ como es el caso del RFSCG.

5.5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Como veremos a continuación, en diferentes estudios se señala o discute la influencia de algunos aspectos relacionados con el medio abiótico o biótico que influyen sobre el número de avistamientos nocturnos de cocodrilos. En este sentido, varios autores identifican al nivel de las aguas, como el factor más influyente en los conteos (Woodward y Marion 1978; Hutton y Woolhouse 1989; Vallejo y Ron 1994; Da Silveira *et al.* 1997; Ron *et al.* 1999; Da Silveira *et al.* 2008). Otros investigadores señalan la vegetación acuática como un elemento que impide el avistamiento de muchos individuos (Chabreck 1966; Ayarzagüena 1983; Hall 1983 en Webb y Smith 1987; Bayliss 1987; Seijas y Chávez 2000 entre otros). Censar poblaciones de cocodrilos en zonas con baja densidad de individuos requiere de cierta experiencia e indudablemente encierra dificultades, porque se reduce la probabilidad de los avistamientos (Llobet y Seijas 2002), al tiempo que cada ejemplar observado adquiere una importancia muy grande en los resultados generales.

Los datos obtenidos y las observaciones realizadas parecen confirmar estos hechos, especialmente la tendencia que tienen los subadultos a protegerse y pasar inadvertidos en zonas cubiertas de vegetación acuática, generalmente bora (*Eichhornia* sp.) en el caño Macanillal, o la comunidad arbustiva (*Coccolobetum obtusifoliae*) de mangle llanero en el caño Guaritico, la cual cubre amplios trechos en las orillas del curso. Medem (1983) señala que los juveniles del cocodrilo del Orinoco se resguardan en aguas mansas con abundante vegetación flotante. También Muñoz y Thorbjarnarson (2000) indican que el hábitat de los juveniles en el río Capanaparo lo constituyen las aguas poco profundas de las orillas. Si comparamos en la figura 46 los histogramas de frecuencias de la población total EBF-CG, no deja duda el bajo porcentaje de subadultos observados (30%) frente al esperado (42 %). Estos factores, junto a la timidez particular de muchos individuos (Pacheco 1996; Ron *et al.* 1998), crean una importante disparidad entre el número de avistamientos y el de cocodrilos que habitan la zona, lo que obliga a realizar correcciones estimativas que acerquen el número observado al que sería el censo real de cocodrilos.

Por otro lado, dado que en la población de estudio todos los cocodrilos proceden de cautividad ya que la reproducción silvestre aún no ha sumado individuos de manera importante, los resultados obtenidos proceden de una población con datos de origen conocidos: a) el número de cocodrilos introducidos anualmente, fecha y tamaño de los 2.282 individuos introducidos, b) la tasa de sobrevivencia después de varios años de liberados en algunas zonas muy concretas, c) el máximo tamaño de la población ya que la cifra no puede superar a la de introducciones, y d) conocemos el sexo del 62% de los individuos. Estos datos apoyan la fiabilidad de las estimaciones en los censos, ya que las enmarca dentro de unos valores máximos, y han permitido utilizar diferentes métodos de censo de población y comparar los resultados. Se han utilizado y comparado los resultados por cuatro métodos diferentes e independientes.

Los resultados de los diferentes métodos de censo señalan una población de 300 a 600 cocodrilos. En base a estos números y nuestra experiencia, consideramos que la población Estación Biológica El Frío-Caño Guaritico incluye no menos de 400 cocodrilos mayores de 1 m de LT. Una población de 400 ejemplares significa una densidad general de 0,61 Ind/km y un éxito de inserción del 17,5 % de los individuos introducidos. Se espera que

a medida que los cocodrilos vayan incrementando su tamaño y madurez, la densidad de población irá acercándose a los valores de 2 Ind/km, como los actuales del sector Macanillal, lo cual no parece fácil porque la caza furtiva, la pesca ilegal y otros impactos negativos no favorecen a la población del caño Guaritico. Esto evidencia las claras ventajas que representa la iniciativa privada para la conservación de la Naturaleza, a través de la figura de la “Custodia” u otros (Durá y Castroviejo 2007).

En Venezuela existen otras dos poblaciones importantes de *C. intermedius*, una que habita la red hidrológica del río Cojedes, estimada en 547 ejemplares (Seijas y Chávez 2000) y la otra instalada en el río Capanaparo integrada por 536 individuos (Llobet y Seijas 2002). La población de la EBF-CG es de un tamaño muy parecido, por lo que desde el punto de vista de la conservación de la especie adquiere al menos la misma importancia que las dos mencionadas, pero con la singularidad de que en este caso es una población joven en rápido crecimiento, tanto en densidad, como en extensión geográfica y en el número de anidamientos. Todo ello permite suponer que en un periodo de 5 a 10 años será la población más importante de la especie si se mantienen el apoyo técnico que recibe y las actuales condiciones ambientales y sociales.

Las densidades de población obtenidas en diferentes zonas del área de estudio (0,16 a 1,96 Ind/km) son bajas si se compara con los reportados en el río Capanaparo (0,37 a 2,92 Ind/km) (Llobet y Seijas 2002), y la red hidrográfica de Cojedes (0,6 a 7,3 Ind/km.) (Seijas y Chávez 2000). Thorbjarnarson (1987) estima una densidad de 3,22 Ind/ km. en 31 km del río Tucupido, antes de que fuera represado. Esta situación puede interpretarse como que en Cojedes, Capanaparo y Tucupido se asientan poblaciones antiguas, donde parece reducirse el hábitat por lo que aumenta la densidad, mientras que por el contrario la población EBF-CG está en rápida expansión geográfica.

Tanto el sistema Macanillal-Ramera, como el RFSCG han sido censados anteriormente por otro autores. Los resultados se muestran en la tabla 20.

TABLA 20.-. Densidades de cocodrilos en C. Macanillal (EBF) y C. Guaritico según distintos autores. Entre paréntesis n° de kilómetros censados

Trabajo	Ind. /km. C. Guaritico	Ind. /km. C. Macanillal
Arteaga y Hernández, 1996	0,47 (17)	1,8 (7,8)
Lugo, 1998	0,087 (103)	3,15 (9,5)
Chávez, 2002	0,17 (128)	2,9 (15,3)
Estudio actual	0,49 (128)	1,96 (15,3)

De acuerdo a estos datos, la densidad en caño Guaritico está aumentando, lo cual es lógico ya que con el paso del tiempo se han ido introduciendo más ejemplares de cocodrilos que colonizan los hábitats disponibles. Por el contrario, la densidad en Caño Macanillal está disminuyendo, fenómeno que debe relacionarse con la alta densidad de adultos que

presenta los cuales obligan a desplazarse a los subadultos, depredando incluso sobre ellos (ver también capítulo 7 Mortalidad). Los subadultos que se han introducido en caño Macanilla los últimos años aparentemente están incorporándose al área RFSCG y produciendo allí una proporción de subadultos muy superior a la esperada en los histogramas de clases de tamaño. Arteaga (1995) ya describe un caso de desplazamiento en este sentido, el cual se suma a las observaciones de este estudio, descritas en el apartado 8.1 (Ocupación del territorio y desplazamientos).

En nuestro estudio, EBF-CG presenta un éxito de inserción del 17,5 %. Los reportes anteriores de la misma población, realizados por diferentes autores, señalan cifras inferiores, las cuales parecen ir creciendo con el tiempo. Lugo (1998) obtienen un éxito de inserción en la EBF del 17,1% y en el RFSCG del 3,1 %, posteriormente Chávez (2002) obtienen un 16 % en la EBF y 8 % en el RFSCG. Esto puede estar relacionado con la progresiva madurez de los cocodrilos y el abandono de hábitat cubiertos con vegetación acuática para vivir en zonas de superficies acuáticas despejadas. El mayor tamaño de los ejemplares también facilita su localización y diferenciación del caimán de anteojos durante los muestreos.

Los porcentajes de éxito de inserción reportados en otros cocodrilos son muy variables. Arteaga (1998) recapturó entre 1996 y 1997 el 25 % de los 40 *Crocodylus acutus* introducidos entre 1991 y 1992 en el embalse Tacarigua, Venezuela. Sagar y Singh (1990) encuentran un éxito de inserción del 12,1% para *Crocodylus palustris* en los 99 individuos introducidos en el río Budhabalanga, 34,7% en el río Deo (72 cocodrilos introducidos) y un 71,6 % sobre 67 cocodrilos introducidos en el río Khairi. Maskey (1989) en Lugo (1998) obtiene un éxito del 24 % en las introducciones de *Gavialis gangeticus* en los ríos Narayani y Kalí.

Si se compara el censo del cocodrilo del Orinoco con el del caimán de anteojos para la EBF (Ayarzagüena y Castroviejo 2008), se confirma que el cocodrilo del Orinoco en una especie más difícil de avistar. Esta situación, que rápidamente se intuye con cierta experiencia de campo, puede corroborarse comparando los avistamientos y censos estimados en ambos casos. De 8.022 caimanes de anteojos observados, el número se eleva hasta 13.216 al contemplar los territorios no recorridos y se añade un 25% por las nuevas lagunas que se formaron mientras que se realizaba los conteos. En total se considera un censo 16.500 caimanes de anteojos, es decir un número ligeramente superior al doble del número observado (100 %). En el cocodrilo del Orinoco se han observado 115 individuos y se considera una población de 400, es decir más del 300 % de lo avistado.

Para la división de la población en clases de tamaños se ha utilizado el sistema de clases naturales (Ayarzagüena y Castroviejo 2008). Los tamaños calculados para el cambio de clases en base a LT, son: clase I.- Individuos menores de 60 cm. clase II.- Individuos entre 60 y 250 cm. clase III.- Individuos entre 250 y 350 cm y clase IV los individuos mayores de 350 cm.

Cuando se analizan en la figura 46 los histogramas de frecuencias de clases de tamaño en EBF-CG, se aprecia que, a nivel global, se esperan mayores porcentajes de subadultos (42%) de los que se han obtenido (30 %). Este hecho sólo es explicable como antes señalábamos por la especial timidez y comportamiento observado en de los subadultos,

lo cual se expresa claramente de esta manera. Sin embargo al analizar por separado el sistema Macanillal-Ramera en la EBF, donde se han soltado las mayores cantidades los últimos años (56 % de las introducciones entre 2000 y 2006), se observa una desproporción aún mayor a la general entre la clase II esperada (56 %) y la obtenida (17 %). Por el contrario en el sector RFSCG, donde esperamos un 28 % de clase II obtenemos un 40 %. Interpretamos esto como la prueba más clara de dispersión de subadultos desde Macanillal- La Ramera, sector con alta concentración de adultos reproductivos, hacia el sector RFSCG, hecho ya comentado.

Otro aspecto a considerarse en la población EBF-CG, al analizar conjuntamente el censo y las proporciones de individuos por clases naturales de tamaño, es si la pérdida de individuos introducidos (estimado aproximadamente en el 80%) se debe a depredación de otras especies o por el contrario, fruto del canibalismo de adultos sobre subadultos. En este sentido: a) depredación de adultos sobre subadultos ha sido comprobada en este estudio (capítulo 7 Mortalidad), b) también se ha observado cambio radical de comportamiento en subadultos cuando llegan adultos a la zona c) se considera el desplazamientos de importantes cantidades de subadultos desde zonas donde reside adultos por los histogramas de frecuencias d) la ausencia de territorialidad entre subadultos muy grandes, como ocurrió en caño Macanillal durante la estación seca (época de reproducción) de 1996, dos años antes de que comenzaran a aparecer nidos en esta población, cuando se podían contar hasta 40 subadultos juntos sin desplazarse en pleno día (Ayarzagüena com. pers.). Cuando a este conjunto de pruebas se añade la tendencia a la variación de la proporción de sexos que se puede observar entre las clases de subadultos y adultos, debemos pensar que el cocodrilo del Orinoco es un importante depredador de subadultos de su especie, comportamiento con el que tratan de mantener a los individuos de la clase II fuera de los territorios de cría. Al alcanzar el estado adulto, se produce una nueva selección, que en caño Macanillal parece ser una densidad próxima a 2 ind/km y una proporción macho/hembra del orden de 1♂:2,5♀, independientemente de la proporción de sexo de los subadultos liberados

Si se comparan los datos de la población EBF-CG con los obtenidos para las poblaciones de los ríos Cojedes y Capanaparo (tabla 21), se observa que estas poblaciones presentan mayor porcentaje de subadultos que de adultos, que debe considerarse como el que corresponde al de las poblaciones naturales de la especie. En este orden de ideas debemos suponer que la proporción subadulto/adulto de EBF-CG es excepcional y debida al origen de esta población.

Llama la atención sin embargo, la dificultad mostrada por del cocodrilo del Orinoco para recuperarse, o al menos incrementar las poblaciones de Cojedes y Capanaparo, sobre todo si lo comparamos con el caimán de anteojos, cuyas poblaciones, aún muy castigadas por la caza, pueden recuperarse en un periodo de 5 años (Colomine *et al.* 1996).

Aunque estos datos señalan una mejor recuperación de las poblaciones de caimanes de anteojos, consideramos que estas razones no son suficientes para explicar la situación en la que quedaron y han permanecido las poblaciones de cocodrilo tras la caza.

Messel *et al.* (1984) y Messel y Vorliczek (1986) estudiaron la dinámica de ciertas poblaciones de *C. porosus* en el norte de Australia, en recuperación tras la cacería

comercial de la que habían sido objeto. En estas poblaciones de *C. porosus* aparecen grandes paralelismos con la nuestra, aunque en el caso australiano, la recuperación de las poblaciones no se reforzaba con subadultos procedentes de cautividad. Estos autores advirtieron que a medida que el número de adultos se incrementaba el total de subadultos (90-180 cm de LT) disminuía. El descenso de subadultos en los conteos coincide con la época de reproducción, como en nuestro caso, y lo atribuyen a depredación o exclusión de los subadultos a áreas marginales, algo semejante a lo que aquí proponemos.

TABLA 21.- Estructura de las distintas poblaciones de *C. intermedius* estudiadas. * Entre Camoruco-La Batea (1992) y La Batea-Merecure (1997). **Se toman los datos obtenidos en sus muestreos de 1998. *** Se tienen en cuenta los cuerpos de agua incluidos en la EBF: C. Macanillal, La Ramera, L. de los Españoles

Trabajo	Área	Subadultos %	Adultos %	n
Thorbjarnarson (1987)	Capanaparo	65	35	21
Ayarzagüena (1987) (10-02-87)	Caño de Agua. Cojedes	47	53	82
Seijas y Chávez, (2000)*	Caño de Agua. Cojedes	68,5	31,5	77
Llobet y Seijas (2002)	Capanaparo	76	24	108
Ávila-Manjón (2008)	La Batea. Cojedes	52	48	32
Lugo (1998)	Caño Guaritico	75	25	8
Chávez (2002) **	Caño Guaritico	87	13	23
Este trabajo	Caño Guaritico	43	57	25
Lugo (1998)	EBF	60	40	32
Chávez (2002) **	EBF***	14	86	28
Este trabajo	EBF***	18	82	50

En 14 de las 23 especies actuales de cocodrilos se ha comprobado, como ya dijimos, que el sexo de los individuos lo determina la temperatura de incubación de los huevos (Lang y Andrews 1994). Aunque en *C. intermedius* no se ha comprobado, es más que probable que debe darse la misma situación. Es difícil establecer con seguridad la proporción de sexos al nacimiento en anidamientos en libertad, aunque suponemos que dicha relación está próxima al 1♂:1♀. Ávila-Manjón (2008) en 51 subadultos capturados en el Cojedes con sexo determinado, obtiene 24 machos y 27 hembras, es decir una relación de sexos 1♂:1,1♀ mientras que la de adultos considera que es de 1♂:2♀ favorable a las hembras. Por otro lado hay motivos para sospechar una selección de sexos al momento de alcanzar la madurez sexual. Al parecer las relaciones macho/hembra que se seleccionan en los adultos están en el orden de 1♂:2♀ y 1♂:3♀. En EBF, la población liberada hasta 1996 tenía una relación de sexos 1♂:2,3♀. Chávez (com. pers.) la estima en base a una muestra obtenida entre 1996 y 1999 en 1♂:1,7♀. Los anidamientos en libertad dentro de la EBF comienzan, de manera importante, a partir del 2000 (figura 45), y actualmente la relación parece asentarse en 1♂:2,6♀ (tabla 19). El caso del RFSCG es aun más llamativo, ya que la población introducida hasta 1996 tenía una relación sexual atípica 1♂:0,3♀.

Una muestra de 17 individuos tomados al azar por Chávez entre 1996 y 1999 da una relación 1♂:2,4♀. La enorme proporción de clase III encontrada por nosotros (63 % del total de la población) parece apuntar en el mismo sentido, la proporción de sexos en los adultos es mayoritariamente hembras. Seijas (1998) considera que la proporción de sexos de adultos en el río Cojedes es entre 1♂:3♀ y 1♂:4♀, y Thorbjarnarson y Hernández (1993b) señala para el río Capanaparo una relación de sexos en adultos 1♂:2,2♀.

Como conclusión, creemos que en el cocodrilo del Orinoco la proporción de sexos de la población sufre una selección en dos momentos diferentes. Primero la ejercida sobre cada huevo por la temperatura de incubación, y que produciría una relación parecida al 1♂:1♀, que se mantienen durante las etapas de neonatos y subadultos. Posteriormente, al alcanzar la madurez sexual se produce otra selección por sexos, que busca proporciones entre 1♂:2♀ y 1♂:3♀ en la población adulta.

6. CRECIMIENTO

“No se conoce animal alguno que de tanta pequeñez llegue a tal magnitud, pues los huevos que pone no exceden en tamaño a los de un ganso, saliendo a proporción de ellos en su pequeñez el joven cocodrilo, el cual crece después de modo que llega a ser de 17 codos, y a veces mayor”

El crecimiento de *C. niloticus* según Herodoto (484-425 a. C.) en Los Nueve Libros de la Historia.

“De hecho, el animal mantiene su crecimiento hasta el final de sus días”

Comentario sobre el crecimiento de *C. niloticus*. Aristóteles (350 a.C.) Historia de los animales.

Se considera que el periodo de crecimiento de los cocodrilos se prolonga durante toda la vida. En realidad es sabido que el crecimiento se ajusta a ciertas curvas, generalmente logarítmicas, en base a las cuales se percibe que éste disminuye progresivamente con la edad. El máximo tamaño que puede alcanzar un individuo, estaría definido por una asíntota a la curva de crecimiento. Curvas de este tipo han sido publicadas para diferentes especies y poblaciones de cocodrilos: *Crocodylus niloticus* (Cott 1961); *C. porosus* (Webb *et al.* 1978); *Caiman crocodilus* (Ayarzagüena 1983); *Crocodylus johnstoni* (Webb *et al.* 1983d); *C. niloticus* (Hutton 1987a); *A. mississippiensis* (Rottes *et al.* 1991); *C. novaeguineae* (Hall y Portier 1994), entre otros.

La relación entre el tamaño y la edad es un aspecto básico en el estudio de la Biología de cualquier vertebrado y muy especialmente de los reptiles. Sin embargo, establecer dicha relación entraña dificultades por lo complicado que resulta conocer la edad de los individuos, aspecto que se acentúa sobremanera en los cocodrilos por su larga longevidad, dificultad de recaptura y el tamaño y fortaleza que alcanzan. En contadas ocasiones se da la circunstancia de conocer la edad de grandes cocodrilos crecidos en vida silvestre.

Los datos obtenidos por marcaje y recaptura de individuos son la mejor información de que se dispone en este tipo de estudios y han sido empleados frecuentemente: *A. mississippiensis* (Chabreck y Joanan 1979; Jakobsen y Kushlan 1989 y Rootes *et al.* 1991 entre otros), *C. porosus* (Webb *et al.* 1978), *Caiman crocodilus* (Gorzula 1978), *C. johnstoni* (Webb *et al.* 1983d) y *C. novaeguineae* (Hall y Portier 1994). En la bibliografía se describen otros métodos para estimar la edad de un individuo: Valverde (1975) calcula la edad en individuos de *Osteolaemus tetrapsis* en base a anillos de crecimiento en las placas supracaudales; Hutton (1987a) se basa en los depósitos de calcio en huesos y osteodermos de *C. niloticus* para calcular la edad y Ayarzagüena (1983) y Ayarzagüena y

Castroviejo (2008) estiman la edad de *Caiman crocodilus* durante los primeros años en base a histogramas de frecuencias de tamaños.

En cuanto al crecimiento en libertad de *C. intermedius* se dispone de datos publicados en Ayarzagüena (1984b), Thorbjarnarson (1987), Seijas (1998), Chávez (2002), Llobet (2002) y Ávila-Manjón (2008). Parte de esta información se reúne para realizar las primeras curvas de crecimiento de la especie en libertad. Aunque las curvas están basadas en pocos datos, su interés es indudable, pues incluyen información sobre recapturas de un adulto con 20 años de edad que se escapó de las instalaciones de la EBF antes de que se iniciara oficialmente el programa de conservación.

Por otro lado, el crecimiento en cautividad ha sido estudiado en varias especies de cocodrilos (Dowling y Brazaitis 1966; Coulson *et al.* 1973; Seijas *et al.* 1990; Larriera y del Barco 1992; Pérez 2000; Pinheiro y Lavorenti 2001; De la Ossa 2002a y 2002b, entre otros) aprovechando las numerosas granjas y centros de cría de diferentes especies. En el cocodrilo del Orinoco también hay datos publicados de crecimiento en cautividad (Ramírez y Perilla 1991a; Lugo 1995; Ardila-Robayo *et al.* 1999b; Pérez y Velasco 2002; Pérez y Rodríguez 2005). En este capítulo se analiza el crecimiento de libertad y cautividad en la población EBF-CG y en el centro de cría de EBF y se comparan y discuten con otros datos publicados de esta especie y otros cocodrilos.

6.1. MATERIAL Y MÉTODOS

Las curvas de crecimiento en ambiente natural se han basado en un conjunto de datos procedentes de la población EBF-CG, distribuidos como sigue: uno de Ayarzagüena (1984b), 13 de Chávez (2002), cuatro procedentes del caño Matiyure tomados por J. Thorbjarnarson, J. Rivas y M. Lugo y presentados por Lugo (1998), además de los datos propios tomados de un ejemplar silvestre de la EBF. En todos los casos se trata de cocodrilos nacidos en cautividad y liberados con 1-2 años de vida.

Las temperaturas del aire y agua, se tomaron con un termómetro digital (Datalogger Testo 175-T2, precisión 0,1° C.) que registra ambos datos de manera automática a intervalos de 15 minutos. La temperatura del agua se tomó a 22 cm de profundidad en el centro de una piscina del centro de cría, y las del aire a la sombra a 150 cm de altura. Las piscinas tienen forma de casquete esférico, con una profundidad de 1,1 m y 5 m de diámetro, el volumen de agua que contiene es de 11,5 m³, calculado en base a la fórmula $1/6\pi h (3a^2 + h^2)$, donde a=radio y h=profundidad (figura 47). Los cercados en la EBF están completamente expuestos a las condiciones ambientales de luz, temperatura y precipitaciones.

6.2. CRECIMIENTO EN AMBIENTE NATURAL

En la figura 48 se muestra el crecimiento en la naturaleza de 7 machos y 11 hembras de *C. intermedius*. Son individuos introducidos al medio natural a la edad de uno a dos años y crecen a partir de ese momento en condiciones naturales.

Los datos se han ajustado a dos curvas, una para cada sexo, logarítmicas del tipo $y = ALn(x) + B$ con altos valores de regresión (tabla 22).



FIGURA 47. Detalle de una piscina del centro de cría de EBF para crecimiento de neonatos y subadultos pequeños. Foto Rafael Antelo.

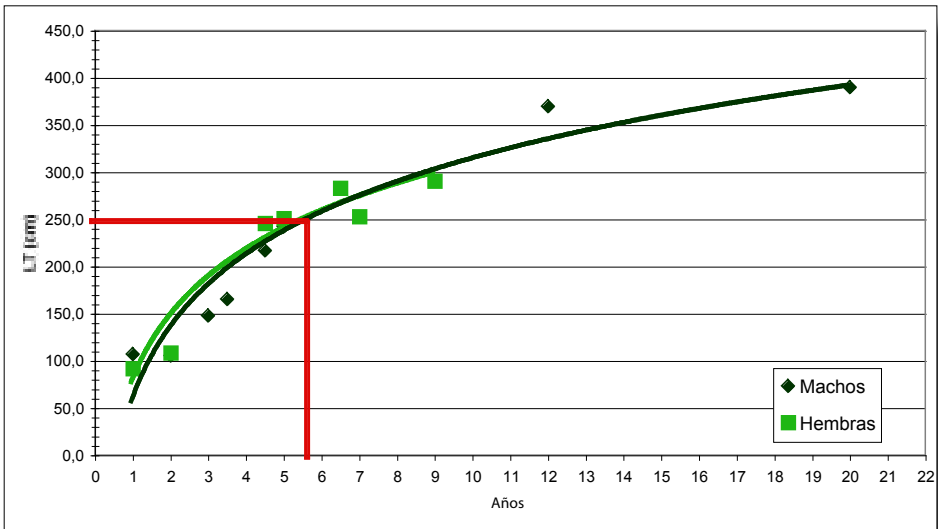


FIGURA 48.- Crecimiento comparado de machos (verde oscuro) y hembras (verde claro) de *C. intermedius*. La línea roja señala la edad a la que teóricamente alcanzan la talla adulta (250 cm).

TABLA 22. Constantes e índice de correlación de la curva logarítmica de crecimiento de *C. intermedius*.

Sexo	A	B	r
Macho	111,87	55,442	0,96
Hembra	101,24	75,904	0,96

De las curvas de la figura 48 se deduce que tanto machos como hembras silvestres de *C. intermedius* necesitan 6 años para alcanzar el tamaño 250 cm, el que corresponde con el cambio de clase II a III y en teoría con el que se alcanza la madurez (ver apartado 5.3 Clases naturales de tamaño).

Hasta los 9 años de edad no se aprecian diferencias en las curvas de crecimiento entre ambos sexos. La longitud media de los cocodrilos al nacer es de 28,6 cm (ver capítulo: 10 Reproducción) y el ejemplar más grande de edad conocida es el macho n° 12 que en el año 2002 (20 años) medía 390 cm de LT. En base a este macho, la tasa promedio anual de crecimiento hasta los 20 años es de 18,1 cm/año. Si tomamos únicamente los 4 primeros años, la tasa se eleva a 45,3 cm/año con la que llega a una LT de 210 cm, y un tamaño con el que los cocodrilo se ponen fuera del alcance de la mayoría de los depredadores. A partir de esa edad y hasta los 20 años, la tasa de crecimiento se ralentiza obteniendo un promedio anual de 11,25 cm/año. Debe indicarse que los promedios de varios años sirven únicamente para comparar el crecimiento durante determinados periodos de vida, ya que la tasa de crecimiento disminuye paulatinamente con el envejecimiento del individuo.

6.3. CRECIMIENTO EN CAUTIVIDAD

Hasta 1996, las instalaciones de cría en cautividad de la EBF se dedicaron al crecimiento de neonatos procedentes de la población de Cojedes y los nacidos de la pareja de adultos que permanece en las instalaciones. Desde 1996, se proveyó de una incubadora y se ha orientado a actividades de rancheo con los huevos obtenido en la propia población de la EBF. Es una actividad sin fines comerciales, dirigida exclusivamente a la conservación la especie.

En la tabla 23 y figura 49 se presentan en conjunto datos de crecimiento obtenidos durante el primer año con individuos de 4 temporadas diferentes: 2003-2006.

Los juveniles del centro de cría de la EBF alcanzan en un año el tamaño medio de 75 cm de LT, talla superior a la que se supone que adquieren en la naturaleza (60 cm).

6.4. FACTORES QUE AFECTAN AL CRECIMIENTO EN CAUTIVIDAD

La cría de cocodrilos del Orinoco en la EBF durante 30 años, identifica el trimestre de diciembre, enero y febrero, como una época desfavorable, ya que desciende el crecimiento, hay mayor incidencia de enfermedades, aumenta la mortalidad y se asocia con cierto grado de inapetencia (figura 50). A este periodo le denominamos “meses problema”.

TABLA 23. Longitud total en cm de 4 cohortes de cocodrilos (2003-2006) criadas en cautividad en la EBF.

Meses		2	3	3,5	4,5	5	5,5	6	7
Años	2003	36,2	-	-	-	53,66	-	-	-
	2004	-	-	-	39,33	-	-	-	48
	2005	-	-	32,94	-	-	36	-	45,87
	2006	-	36	-	-	44,92	-	48,55	53,38
Promedio		36,0	36,0	32,9	39,3	49,3	36,0	48,6	49,1

Meses		7,5	8	9	9,5	10	11	12
Años	2003	63,51	-	-	-	79,3	-	96,94
	2004	-	-	-	54	-	-	61
	2005	-	-	53,46	-	-	65	69
	2006	-	57,75	-	-	63,46	-	72,47
Promedio		63,5	57,8	53,5	54,0	71,4	65,0	74,9

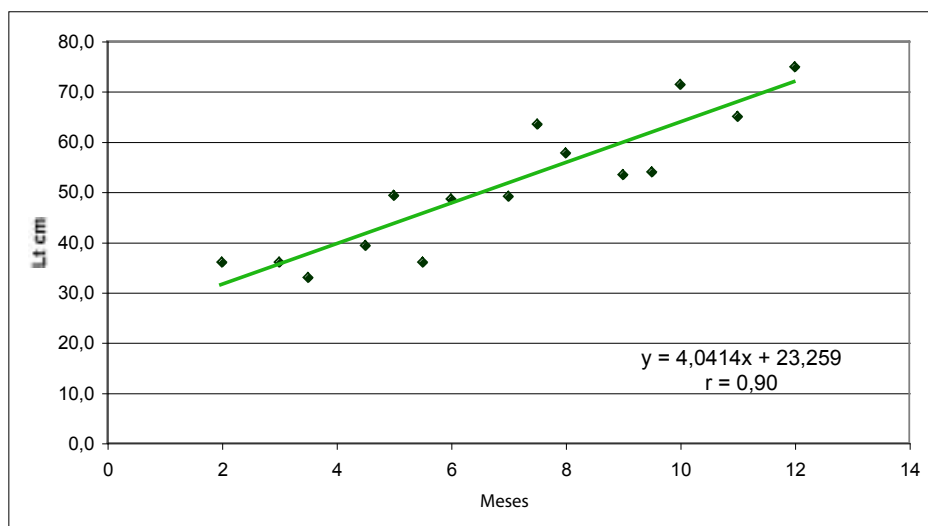


FIGURA 49. Datos de crecimiento durante los primeros 12 meses de vida de 4 cohortes distintas (2003-2006). Cada punto representa la media de crecimiento de una cohorte a una determinada edad en meses, comenzando a contar en el mes después del nacimiento (junio es el mes 0).

Por la conocida dependencia entre actividad de los cocodrilos y temperatura ambiental, (Gatten *et al.* 1991; Emshwiller y Gleenson 1997; Elsworth *et al.* 2003) se sospechó que la causa podría encontrarse en los valores que presenta este parámetro durante los meses problema. Por ello, se realizó un detallado análisis de las temperaturas del agua (a 22 cm de profundidad) y del aire a lo largo del año.

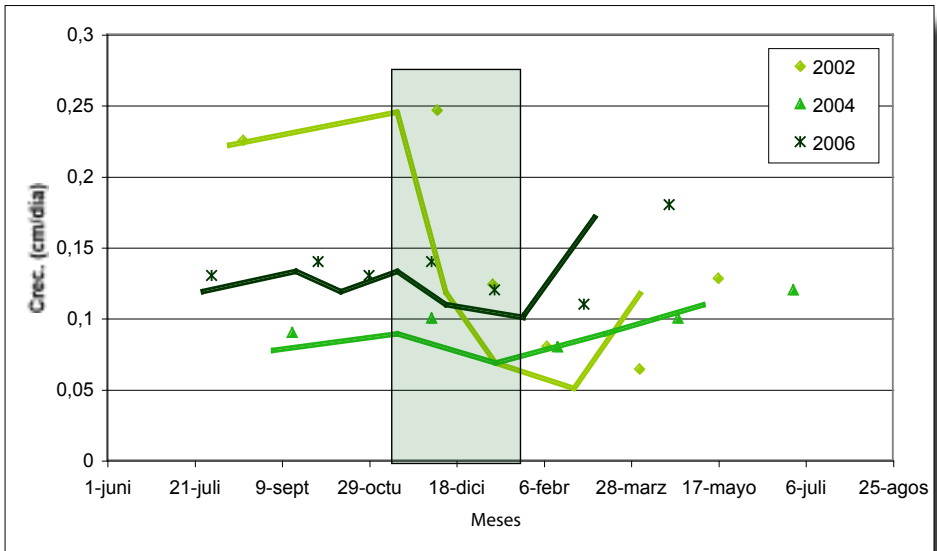


FIGURA 50. Tasa de crecimiento en juveniles de *C. intermedius* en la EBF. El recuadro azul marca el periodo donde disminuyen las tasas del crecimiento (el valor de cada punto indica la tasa de crecimiento diaria calculada como la diferencia de tamaños entre dicha fecha y la anterior medición, dividido por el número de días transcurridos).

El primer análisis se hizo comparando las temperaturas medias mensuales de ambos elementos (figura 51).

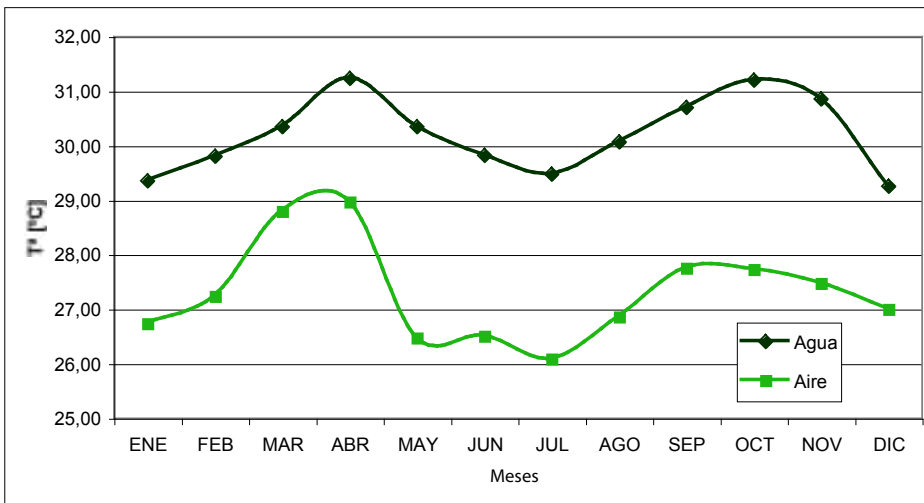


FIGURA 51. Temperaturas promedio mensuales del agua y del aire en el EBF. Año 2006.

Las variaciones en la temperatura mensual del agua muestran dos máximos, el de abril y el de octubre. El primero se corresponden claramente con el momento en que los rayos solares se proyectan verticalmente (en la EBF los días de radiación vertical son el 20 de abril y el 24 de agosto), mientras que en el segundo máximo, el efecto de verticalidad de los rayos solares se ve ensombrecido por las precipitaciones que reducen la temperatura del agua y atrasa hasta el mes de octubre el pico de temperatura, cuando el efecto solar puede mostrarse sin ser enmascarado por las precipitaciones. La gráfica muestra también dos mínimos en la temperatura del agua, uno más pronunciado y extendido en el tiempo, que se corresponde con los meses problema, y otro en julio que nunca se ha asociado con situaciones adversas en el centro de cría.

La temperatura del aire muestra también una curva con dos máximos, el de marzo y abril, que busca coincidir con la verticalidad de los rayos solares, para caer bruscamente en la estación de lluvias por efecto de la nubosidad (mayo a octubre). En septiembre, ya con menor nubosidad y alta verticalidad en la radiación, aparece un máximo en el año 2006.

De este primer análisis se obtienen varios resultados importantes: a) las temperaturas medias mensuales siempre son mayores y menos variables en el agua que en el aire; b) los picos extremos de la temperatura del agua y el aire no coinciden en los mismos meses del año, lo que significa que están influenciadas por diferentes factores ambientales; c) en abril, donde el calentamiento por verticalidad de los rayos solares no es enmascarado por nubosidad o lluvia, tanto en el agua como en el aire se produce un máximo de temperatura; d) el efecto que tienen las lluvias sobre la temperatura del agua es mayor al que produce la radiación solar (no hay máximo en agosto-septiembre); e) las bajas temperaturas medias del agua en los meses problemas no pueden explicarse por las lluvias, y se corresponde claramente con el fotoperiodo más corto del año, y f) el efecto del fotoperiodo en las temperaturas medias del aire es mucho menor que en el agua, ya que los meses de temperaturas más bajas son los de días más largos (junio y julio) en vez de los de días más cortos.

Otro aspecto de interés aparece al estudiar las temperaturas mínimas mensuales del agua (figura 52). En un análisis detallado de las temperaturas mínimas se observa que durante los meses problema y el mes de julio las mínimas descienden de los 28°C, circunstancia que no se repite el resto del año. Esta situación es debida claramente al fotoperiodo y la menor perpendicularidad de la radiación solar en los meses problema, mientras que en julio, el mes más lluvioso, el descenso de las temperaturas mínimas del agua se debe a las precipitaciones que enfrían el agua. De hecho se aprecia muy bien como las temperaturas mínimas de julio se recuperan rápidamente a partir de las 8 am, mientras que en diciembre no comienza a crecer la temperatura hasta las 9 am, y por la menor intensidad de radiación, lo hace mucho más lentamente. En la EBF la diferencia entre el día luz más largo y más corto del año es de 52 min.

Por último también analizamos la variación de temperatura diaria en cada mes del año, efecto conocido como “amplitud térmica diaria” y que ha sido señalada por autores como Larriera y del Barco (1992), De la Ossa (2002a) y Medrano-Bitar y Gómez (2008) como negativo para el crecimiento de cocodrilos.

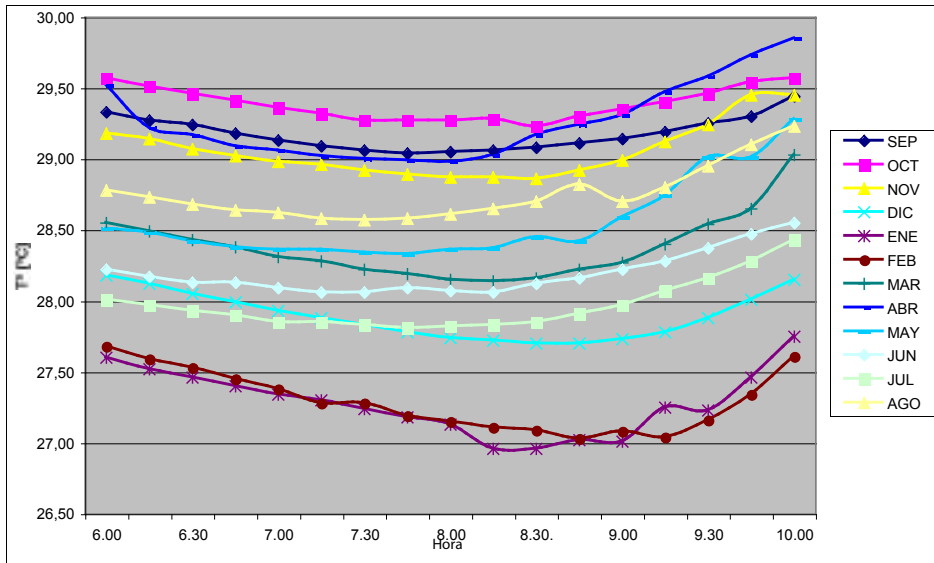


FIGURA 52. Temperaturas mínimas mensuales del agua en la EBF, año 2006.

Los meses problema coinciden con la mayor diferencia de temperaturas diarias (máxima menos mínima diaria), las cuales analizamos a través de la variación media mensual (figura 53).

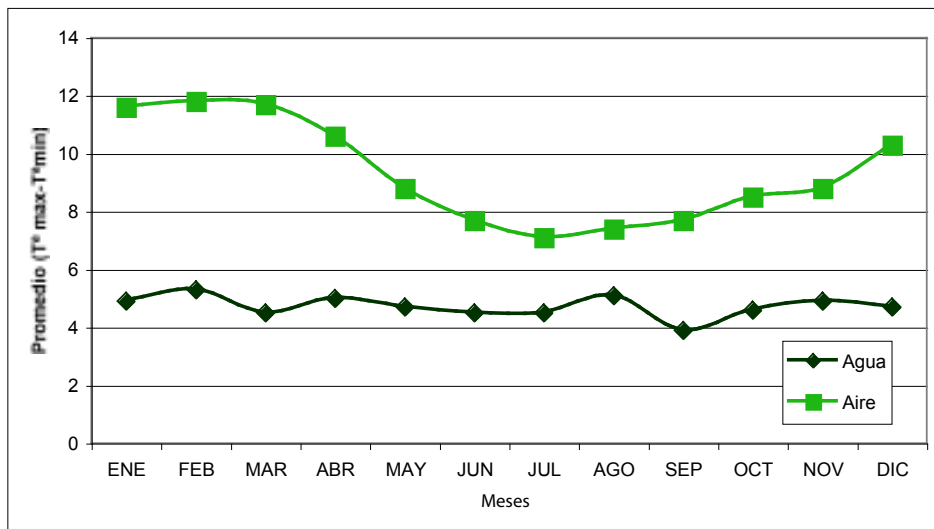


FIGURA 53 - Comparación de la amplitud térmica mensual de las temperaturas del aire (San Fernando de Apure 1992-2002) y del agua (tanques de EBF a 22 cm profundidad en 2006). Cálculo a partir de la diferencia entre la temperatura máxima y mínima diaria.

La amplitud térmica en el agua se mantiene con escasas variaciones mensuales a lo largo del año y está comprendida entre 4 y 6° C. En el aire sin embargo, las diferencias diarias de temperatura muestran importantes variaciones mensuales, y durante los meses de sequía (diciembre a abril) las variaciones son superiores a 10° C y alcanzan algunos meses los 12° C. Entre los meses de junio y septiembre, las variaciones diarias promedio son inferiores a 8° C.

6.5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los datos de crecimiento de *C. intermedius* para la población EBF-CG muestran tasas mayores a las observadas en otras localidades, una tasa de 45,5 cm/año para los cuatro primeros y un promedio de 11,25 cm/año para los 16 siguientes. Chávez (2002) calcula en 33,3 cm/año el crecimiento promedio de 17 cocodrilos introducidos en la población EBF-CG con tallas comprendidas entre 172 y 343 cm de LT y recapturados entre 1,75 y 7,88 años después de su introducción.

Otras poblaciones de esta especie presentan crecimientos menores. La captura de tres individuos liberados en el río Capanaparo 7 y 9 años antes, presentan valores promedio de 18,58 y 20,7 cm/año (Llobet 2002). Seijas (1998) señala que en el río Cojedes, el crecimiento de dos cocodrilos durante 4 años muestra un incremento de 22 cm/año, y tres cocodrilos criados en cautividad e introducidos en el río Cojedes con tallas comprendidas entre 65,2 y 85,2 cm de LT mostraron tasas de crecimiento entre 5,8 y 11,14 cm/año (Ávila-Manjón 2008).

De todo esto se desprende que la EBF-CG y su entorno hidrológico es un ambiente óptimo para los cocodrilos, ya que es el lugar donde esta especie alcanza las mayores tasas de crecimiento conocidas. Como se comenta en el capítulo 11 Conservación, las poblaciones históricas de cocodrilos en el caño Guaritico eran especialmente numerosas.

Comparando la curva de crecimiento de los cocodrilos del Orinoco procedentes de la población EBF-CG con las publicadas para otras especies, sorprende por ser la que presenta mayor tasa de crecimiento (figura 54).

Con la excepción de *C. niloticus*, el crecimiento expresado en las diferentes curvas guarda relación con el tamaño máximo conocido para las especies, de manera que los crecimientos más lentos se corresponden con las especies más pequeñas. En el caso de *C. niloticus*, los datos que presentamos (Cott 1961), se refieren a un sólo ejemplar mantenido en semicautiverio en una región subtropical (a una latitud aproximada de 27° S), lo que conlleva inviernos muy fríos y con seguridad un crecimiento atípico si se compara con el de la especie en latitudes tropicales.

La población EBF-CG de *C. intermedius* se revela como la de crecimiento más rápido, y la que alcanza el tamaño de madurez sexual a menor edad. Chávez (2002) señala que dos hembras marcadas como 2-A y III-V-H, criadas en cautividad y liberadas con un año de edad con 66,2 y 47,8 cm, sobrepasaron los 240 cm en 3,5 y 6 años respectivamente. Lugo (1998) presenta los datos de 3 hembras y un macho introducidos y recapturados en Caño Matiyure, los 4 ejemplares superaron los 250 cm en menos de 5 años (aunque fueron liberados con más de 1 metro). En *C. johnstoni*, Webb *et al.* (1983d) señalan que

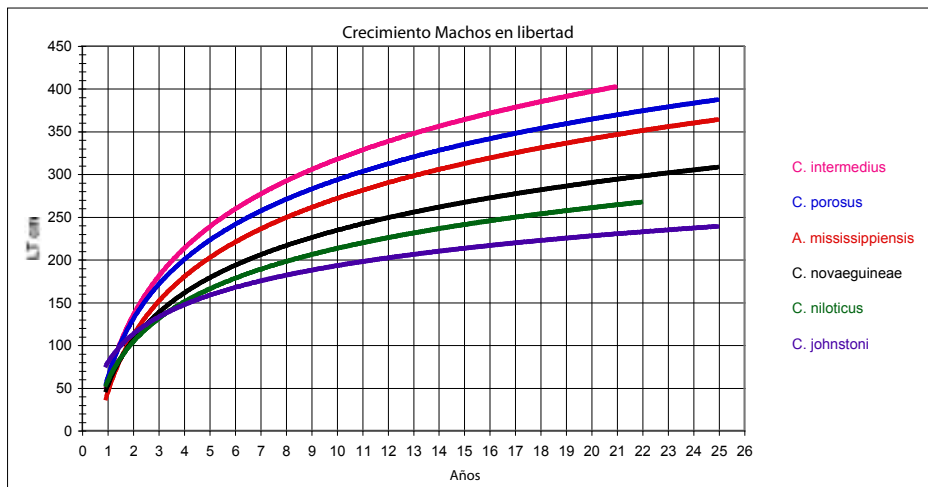


FIGURA 54.- Comparación de las curvas de crecimiento de machos de *C. intermedius* en EBF-CG con las de otros cocodrilos. Curvas basadas en datos de Webb *et al.* (1978) para *C. porosus*; de Cott (1961) para *C. niloticus*; de Webb *et al.* (1983d) para *C. johnstoni*, de Rottes *et al.* (1991) para *A. mississippiensis* y de Hall y Portier (1994) para *C. novaeguineae*.

las hembras maduran a partir de los 9 años, aunque la mayoría lo hace a los 12 y estiman que los machos necesitan 17 años para llegar al estado adulto. Platt (1996) en Platt *et al.* (2008), señala que las hembras de *C. moreletii* necesitan 7-8 años para alcanzar el tamaño reproductivo. Webb *et al.* (1978) apuntan que los machos de *C. porosus* en el norte de Australia maduran alrededor de los 16 años (160 cm LCC), y las hembras a los 10 años (110 cm LCC). Las hembras de *C. novaeguineae* alcanzan la madurez a los 180 cm (Hall, 1991), lo que supone unos 9-10 años (Hall y Portier, 1994), y las hembras de *A. mississippiensis* alcanzan la madurez con una talla de 180 cm (Joanen, 1969), lo que en cautividad se corresponde con una edad de entre 9 y 10 años (Joanen y McNease, 1980).

Otra especie que alcanza la madurez a la edad entre el 5º y el 8º año es *Caiman crocodilus*, especie simpátrida con la estudiada, aunque existen ciertas diferencias en los hábitat preferidos por cada una (Ayarzagüena y Castroviejo 2008).

La población EBF-CG es una mezcla de otras pero los individuos crecen más rápido cuando lo hacen en esta nueva localidad que en los lugares de procedencia. Si bien la genética debe jugar un papel importante en el crecimiento de los individuos, las condiciones del hábitat parecen tener una indudable importancia en el crecimiento cocodrilo del Orinoco. Este efecto es más llamativo aún cuando comparamos la curva de crecimiento de EBF-CG con las de otras especies de gran talla, pues queda en evidencia que el crecimiento más rápido se produce justamente en los cocodrilos de la población EBF-CG.

En el primer año de vida, los neonatos que se desarrollan en el centro de cría de la EBF, experimentan durante el trimestre comprendido entre diciembre y febrero, una importante reducción en la tasa de crecimiento, a la vez que enfermedades y otros problemas suelen

tener mayor incidencia. Es por ello que denominados a este periodo “meses problema”. Otros estudios de crecimiento realizados en los Llanos de Venezuela, tanto sobre cocodrilo del Orinoco como sobre el caimán de anteojos, coinciden en señalar menores tasas de crecimiento durante los meses problema. Seijas *et al.* (2003) encontraron que *Caiman crocodilus* liberados en el Hato El Cedral, apenas crecieron y perdieron peso durante la estación de sequía. Concluyen que se trata de un fenómeno natural consecuencia del estrés producido por la falta de agua. En nuestro criterio, el problema no se identifica con el agua, ya que en el centro de cría su volumen y el alimento son variables controladas, sino con la temperatura durante este periodo del año, que es la causante de este hecho. Pérez y Rodríguez (2005) mantuvieron dos grupos de *C. intermedius* en diferentes condiciones durante un año. En el primero caso, los animales ocupaban un tanque expuesto a las variaciones de temperatura exteriores, mientras que en el segundo caso, el tanque se encontraba completamente cerrado. En el primero las temperaturas del agua descendieron de los 28 °C en los meses de diciembre y enero, disminuyendo de forma apreciable su tasa de crecimiento en dicho periodo. En el segundo caso, en el que la temperatura nunca bajó de los 28° C, no se apreciaron descensos en la tasa de crecimiento durante los meses problema.

Pinheiro *et al.* (1992) estudiaron el efecto de la temperatura del agua en el crecimiento del *Caiman crocodilus yacare*, y concluyen que la tasa de crecimiento fue significativamente mayor en ejemplares mantenidos entre 29,5° C y 32° C que aquellos que estuvieron por debajo de los 28 ° C. En este sentido, Coulson *et al.* (1973) señalan que las temperaturas entre 29 y 31 ° C son favorables para el desarrollo en cautividad de *A. mississippiensis*.

En base a estos estudios y nuestros resultados, se considera que 28 ° C de temperatura, aproximadamente, constituyen un umbral por debajo del cual se ven afectadas las condiciones de desarrollo del cocodrilo del Orinoco y de otras especies. Esta idea se ve reforzada con el hecho de que temperaturas de incubación inferiores a 28 °C, se detiene o altera el desarrollo embrionario de los cocodrilos (Lang y Andrews 1994).

De los resultados comparados en las mediciones de temperaturas del agua (22 cm de profundidad) y del aire, se desprenden varias conclusiones:

El calentamiento del agua y el aire son independientes por estar sometidos a efectos ambientales diferentes. Es por ello, que los meses con máximos y mínimos de temperatura no coinciden en ambos medios.

Los efectos ambientales que modifican las temperaturas en el agua y el aire son: precipitación, nubosidad, perpendicularidad de los rayos solares y fotoperiodo.

En los meses problema (diciembre, enero y febrero) coinciden tres factores adversos: a) son meses con una amplitud térmica diaria en el aire mayor de 10° C, b) son el periodo anual con fotoperiodo más corto y las temperaturas del agua descienden de 28 °C, y c) son los meses con menor perpendicularidad de los rayos solares por lo que al amanecer, el calentamiento del agua se retrasa en relación a los otros meses.

Zilbert *et al.* (1991) y Príncipe *et al.* (2006) determinaron que el fotoperiodo, por sí solo, no influye en el crecimiento de *C. niloticus* y *C. latirostris*. Nuestros resultados señalan que el fotoperiodo influye, pero de una manera indirecta, a través de la temperatura del agua.

En conocimiento del efecto que este conjunto de factores ambientales causan en la temperatura del agua y aire, el diseño de los centros de crías debe dar gran importancia a aspectos como orientación y radiación con el fin de minimizar los efectos negativos que se producen durante los meses problema. En el capítulo 11 Conservación, se realizan las oportunas sugerencias.

7. MORTALIDAD

“La piel de la barriga del cocodrilo es suave y fina; sabores de esta circunstancia, los delfines se zambullen en el agua, con gran alarma, y buceando bajo su barriga, la desgarran con sus espinas”

Causas de mortalidad en adultos de *C. niloticus* según Plinio El Viejo (23-70 d.C.). Historia Natural.

En los vertebrados las tasas de mortalidad naturales más elevadas se producen al inicio de sus vidas. En el caso de los cocodrilos se conoce una alta proporción de pérdida de puestas y de neonatos en el primer año de vida y más especialmente en los primeros meses, las cuales pueden alcanzar en algunas poblaciones y especies valores del 80% (Webb *et al.* 1977; Magnusson 1982; Hunt 1989). Otros casos, sin embargo, como en *C. novaeguineae*, la pérdida de huevos es baja (Hall y Johnson 1987).

MacArthur (1984) desarrolla la teoría de la selección r y k, como estrategias reproductivas opuestas que adoptan las especies ante la selección de jóvenes. Una estrategia r significa una gran producción de descendientes con probabilidad de sobrevivencia muy baja. En vertebrados muestran esta estrategia la mayoría de los peces y anfibios, los cuales producen grandes cantidades de huevos que se propagan con muy altas tasas de depredación. La estrategia K consiste en invertir muchos recursos y esfuerzos en pocos descendientes para darles mayor probabilidad de sobrevivir en las primeras y más desfavorables etapas de vida. Es una estrategia extendida en ciertas aves y mamíferos.

Los cocodrilos muestran una estrategia intermedia. Las hembras no ponen miles de huevos como los peces, sino unas decenas que son atendidos durante el desarrollo de los embriones y al menos en el momento del nacimiento. Unos crocodílidos, como ciertos alligatóridos, cuidan las crías por año y medio, mientras que los verdaderos cocodrilos conocidos no alcanzan el periodo de tres meses cuidando de la prole (Ayarzagüena y Castroviejo 2008). La estrategia de los cocodrilos es intermedia, más parecida a la K a pesar de las importantes pérdidas que sufren muchas especies en las etapas de huevos y neonatos.

En este capítulo estudiamos las causas de mortalidad conocidas en el cocodrilo del Orinoco y lo comparamos con el resto de especies. Se analizan según etapas en el ciclo vital (huevos, neonatos subadultos y adultos) y según los depredadores.

7.1. MATERIAL Y MÉTODOS

Los datos de mortalidad en huevos y depredación de nidadas se tomaron en la EBF a la vez que se obtenían los datos de reproducción de la especie. Como se explicará más adelante (capítulos 10 Reproducción y 11 Conservación), en la EBF se lleva a cabo un

programa de recogida de huevos silvestres de cocodrilo para incubarlos artificialmente. Para la mortalidad no se utilizan datos del año 2003 debido a que en ese año las nidadas localizadas fueron recolectadas completas, sin dejar huevos. En las recolecciones de huevos durante las temporadas de 2004 al 2006 se dejó siempre en los nidos un porcentaje, alrededor del 30% de las puestas, para que continuaran la incubación natural. Debido al posible efecto que pudiera tener la manipulación de los nidos en la depredación, los resultados se presentan de tres maneras:

- El porcentaje de nidos depredados total o parcialmente antes de efectuar la recolección parcial.
- El porcentaje de nidos depredados después de ser parcialmente recolectados.
- El porcentaje total de nidos depredados, independientemente de si fue colectado o no.

El resto de resultados proceden de observaciones realizadas durante un periodo de casi 5 años en el área de estudio.

7.2. MORTALIDAD EN LA ETAPA DE HUEVOS

En las tres temporadas de cría entre 2004 y 2006 se ha realizado un seguimiento a la incubación silvestre de 45 puestas, de las cuales el 60 % (27 puestas) fueron depredadas total o parcialmente en algún momento de la incubación (tabla 24). La proporción de depredación es muy variable por año, entre el 40 % de 2005 y el 81 % de 2004.

De las 27 puestas depredadas total o parcialmente, en 14 la depredación se produjo antes de que los investigadores localizaran las puestas. En las otras 13, la depredación ocurrió después de extraer una parte de los huevos para depositarlos en la incubadora. De las 18 puestas restantes, 10 pasaron inadvertidas a investigadores y depredadores hasta el momento de la eclosión y las otras 8 fueron colectadas parcialmente por los investigadores; 4 no sufrieron depredación posterior y en las otras 4 no hubo seguimiento.

No hay diferencias matemáticamente significativas en los niveles de depredación entre nidos manipulados por investigadores y no manipulados (Chi-cuadrado; $p > 0,05$; $\alpha = 0,05$), lo que parece indicar que, según nuestros datos, la manipulación de las puestas no influye de manera significativa en la probabilidad de ser depredado.

TABLA 24.- Resultados observados en las 45 puestas localizadas en la EBF durante las temporadas de cría 2004-2006.

	n°	%	
Puestas inadvertidas	10	22%	
Puestas encontradas por investigadores	Depredación posterior	13	29%
	Sin depredación	4	9%
	Sin seguimiento posterior	4	9%
Puestas encontradas por depredadores	14	31%	
Puestas totales	45		

El principal depredador de huevos de cocodrilo del Orinoco es el lagarto tejú o mato pollero (*Tupinambis nigropunctatus*) el cual fue observado en diversas ocasiones cerca de los nidos depredados, y en otras oportunidades se encontraron fragmentos de su muda junto a los huevos (figura 55). Con los matos la depredación es diurna, sistemática y constante, incluso día tras día continúan el saqueo de la puesta. El mato es responsable al menos del 75 u 80 % del total de los huevos destruidos. De acuerdo con nuestras observaciones, el mato tiende a consumir los huevos en las primeras semanas de incubación, posiblemente atraído por el olor que producen los fluidos que los recubren en el momento de la puesta. Cuando un mato localiza una puesta de cocodrilo, este vuelve a visitarlo una y otra vez hasta dejarlo sin huevos. Un nido fue depredado 4 veces en ocho días, hasta agotarlo. Esto ha sido observado incluso en nidos vigilados por una hembra que cubría los huevos cuando eran destapados (ver capítulo 9: Etología, apartado 9.3.3 comportamiento reproductivo). Solamente se produjeron nacimientos en uno de los 27 nidos depredados. Este nido situado sobre la Laguna de La Ramera fue depredado dos veces de forma parcial, la hembra cubrió el nido en ambos casos y llegaron a nacer 2 cocodrilos.

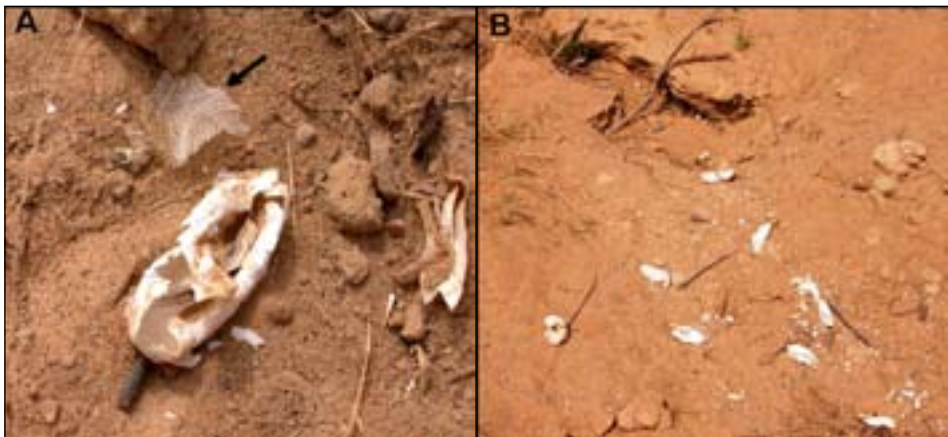


FIGURA 55. A y B) Huevos y nido depredados por mato. Nótese la piel mudada junto al huevo y el huevo más fragmentado que en el caso de la depredación por oso hormiguero. Fotos Rafael Antelo.

El oso palmero (*Myrmecophaga tridactyla*) (figura 56) es otro depredador importante, hasta ahora no descrito como tal. A diferencia del mato, suele depredar entre mediados y finales del periodo de incubación. Es posible que este desdentado llegue atraído por las hormigas, las cuales buscan los huevos malogrados que se pudren durante la incubación. La depredación de nidos por osos hormigueros se ha comprobado en cuatro casos y es posible que sea responsable de la depredación de otros cuatro nidos que cuando fueron visitados mostraban signos de un depredador nocturno. Esto significaría que el oso palmero es responsable de la depredación de entre el 9 y 20 % de las puestas. El oso palmero es un edentado y su actuación en los nidos de cocodrilo consiste en desenterrar y romper los huevos con sus poderosas garras (figura 57) para después chupar el vitelo de los huevos. El 17-04-06 se observó un nido que había sido depredado entre las 21.00 pm del día anterior

y las 3.00 am; ocho de los huevos estaban con la cáscara rota y los embriones vivos pero sin vitelo y los otros 2 estaban podridos. Este hecho elimina a cualquier carnívoro como depredador, ya que sin duda se hubiera comido los embriones, a esto se sumaron las huellas del oso palmero sobre la arena del nido. De las 4 depredaciones comprobadas de osos palmero tres se produjeron en abril y una en marzo.



FIGURA 56.- Oso palmero u hormiguero adulto (*Myrmecophaga tridactyla*). Las termitas y hormigas en que basa su dieta pueden conducirle hasta una cámara de huevos de cocodrilo, los cuales rompe con sus garras para chupar su vitelo. Foto Tony Crocetta.



FIGURA 57. A.-Huevo depredado por oso palmero. Nótese que la ruptura de la cáscara es limpia. B.-Nido depredado por oso palmero, es característico el considerable tamaño del hueco que abre para depredar. Fotos Rafael Antelo.

Un depredador oportunista de huevos es el caricare (*Caracara plancus*). Para este falcónido debe ser difícil alcanzar por sí solo la cámara de los huevos debido a la profundidad a la que están enterrados (primeros huevos a 26 cm de profundidad en promedio, ver capítulo 10: Reproducción), pero sin embargo, es muy efectivo a la hora de conseguir los huevos que otro depredador ha desenterrado. En una oportunidad (10-02-05), una pareja de caricares se alimentaban de los huevos de cocodrilo del Orinoco, que una hembra había depositado directamente sobre la arena sin enterrar. Este comportamiento puede estar ligado a la vigilancia de las playas por hembras que pusieron sus huevos anteriormente, y que impiden el anidamiento de otras. Los caricares consumen huevos de terecay (*Podocnemis unifilis*) y galápagos (*P. voglii*), los cuales buscan con éxito en las playas de arena y sobre todo en la sabana (figura 58).



FIGURA 58. Caricare (*Caracara plancus*) alimentándose de un huevo de terecay (*Podocnemis unifilis*) en la EBF. Fotografía de Peter Frijlink.

Aparte de la depredación se han observado otras causas de mortalidad de huevos con menor incidencia y que pueden considerarse accidentales. Los galápagos terecayes (*Podocnemis unifilis*) y otras hembras de cocodrilo pueden causar, de manera involuntaria, la ruptura y pérdida de huevos al realizar sus puestas sobre o junto a otras ya existentes (figura 59). El 24-02-03 se encontró una nidada de 30 huevos de los cuales 7 estaban rotos por la acción de una terecay que depositó sus huevos sobre los del cocodrilo. Una situación similar se encontró el 07-02-06 cuando de una puesta de 36 huevos se rompieron dos al situar junto a ella otra de 58 huevos de *C. intermedius*. El caso más grave se observó el 11-02-06, cuando una hembra de cocodrilo realizó su puesta sobre otra de 32 huevos, rompiendo 28 (figura 60).

Así mismo se registraron dos casos en que las hembras no acudieron a desenterrar los huevos al momento del nacimiento, lo que provocó la muerte de los neonatos.



FIGURA 59. Neonato de terecay (*P. unifilis*) emergiendo del nido en una de las playas artificiales construida en EBF para el anidamiento de *C. intermedius*. En el momento de excavar sus nidos, las terecayes grávidas pueden coincidir con puestas de cocodrilo del Orinoco y romper involuntariamente algunos huevos. Fotografía tomada a orillas de la Laguna de la Ramera el 28-04-08 por Rafael Antelo.



FIGURA 60. En ocasiones → las hembras de cocodrilo realizan sus puestas junto a otras nidadas, provocando la ruptura de algunos huevos. Foto Rafael Antelo.

7.3. MORTALIDAD EN NEONATOS

El nacimiento es otro episodio crítico en la vida de los cocodrilos, principalmente en el momento en que coincide la eclosión de los huevos de una nidada con el desplazamiento al agua de los neonatos. La madre debe repartir su atención entre los individuos dispersos en el agua y los que quedan en el nido. Durante este delicado momento se han observado casos de depredación de neonatos en libertad por parte de aves rapaces: caricare (*Caracara plancus*) (Rattia, com. pers.) y del chiriguare (*Milvago chimachima*) (Pripe, com. pers.).

Ayarzagüena (com. pers.) señala haber observado en varias ocasiones y diferentes años, que el pájaro vaco o avetoro americano (*Tigrisoma lineatum*) aprovecha distracciones momentáneas de la madre para capturar crías de *C. intermedius* mantenidas en semilibertad (una jaula de gran tamaño con vegetación natural).

En observaciones diurnas continuas de grupos de neonatos (8 horas) y al menos cinco decenas de observaciones puntuales, no han revelado ningún caso de depredación, ni tampoco la presencia o acecho de alguna de las especies consideradas depredadoras de esta especie o del caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*) (Ayarzagüena y Castroviejo 2008), por lo que no es posible saber en base a datos, si la disminución del número de neonatos en el grupo se debe a depredación o simplemente a dispersión. Los peces carnívoros también deben jugar un papel importante. Lasso (com. pers.) señala los siguientes peces como potenciales depredadores de neonatos del cocodrilo en la EBF: las pirañas (*Pygocentrus cariba*, *Serrasalmus altuvei*, *S. elongatus*, *S. irritans*, *S. mediane*, *S. rhombeus*), la guabina (*Hoplias malabaricus*), la payara (*Hydrolycus armatus*), bagre chola (*Ageneiosus brevifilis*), laulao o valentón (*Brachyplatystoma vaillantii*), bagre yaque (*Leiarius longibarbis*), el cajaro (*Phractocephalus hemiliopterus*) y bagres rayaos (*Pseudoplatystoma orinocoense* y *P. metaense*). En este sentido, Ayarzagüena (com. pers.) tomó muchas fotografías de neonatos del cocodrilo del Orinoco atacados por pirañas en la población de Cojedes, algunos con heridas profundas y, sin duda, graves que ponen en riesgo su vida o futura viabilidad (figura 61). Seijas (2007b) destaca que un 41,2% de los 199 cocodrilos subadultos recapturados en el río Cojedes presentaron mutilaciones de la cola o de alguna de sus extremidades, y señala a las pirañas (*Serrasalmus irritans*, *S. rhombeus* y *P. cariba*) como las responsables de esta situación.

Entre los depredadores de neonatos y subadultos de cocodrilos deben considerarse a los caimanes subadultos y adultos. Aunque no se han conseguido observaciones directas en ese sentido, el simple hecho de compartir hábitat y la conducta oportunista del caimán de anteojos (Ayarzagüena 1983) e incluso caníbal (Staton y Dixon 1975) lo convierten en un depredador potencial.

Entre los depredadores potenciales de neonatos debe incluirse a la nutria gigante del Amazonas o perro de agua (*Pteronura brasiliensis*), cuyas poblaciones se recuperan en la zona. No hay ninguna observación directa de depredación, pero la capacidad de este mustélido para ello parece indudable.

Después de los aproximadamente tres meses que pasan los neontaos con las madres, los grupos de cría se disgregan y casi a la vez, el número de cocodrilos en los conteos se hace prácticamente nulo. Es imposible establecer con nuestros datos, si esta desaparición de

neonatos es simplemente un efecto de la dispersión o producto de la depredación, pero en cualquier caso, el papel de la depredación debe ser importante a juzgar por la total ausencia de neonatos en conteos nocturnos cuando se les busca con los potentes focos.



FIGURA 61.- Las pirañas y otros peces carnívoros pueden producir serios daños a los neonatos, como mutilaciones de cola, extremidades y región gular. Las fotografías muestran neonatos capturados en el río Cojedes, sector la Batea, en los años 1990 y 1991. Fotos José Ayarzagüena.

7.4. MORTALIDAD EN SUBADULTOS

En el capítulo 5 (Estructura de Población) se estima en 17,5 % el éxito de inserción en la población liberada en EBF-CG. Esto significa asumir una pérdida de subadultos del 82,5 %, cuyas causas no están claras. Nos referimos a algunas observaciones en este sentido.

El 21-10-03 se liberó un cocodrilo del Orinoco de 113,2 cm en el caño Macanillal equipado con un emisor de radio. Después de tres meses de seguimiento continuo, el 20-02-04 al buscar a dicho individuo se recibió una señal muy débil, que además se movía a una extraña alta velocidad para un ejemplar de esa talla. Más tarde se comprobó que la señal provenía invariablemente de una hembra adulta de entre 250 y 300 cm de LT, que cuidaba una puesta en una playa. Era evidente que la hembra cargaba en el estómago el emisor del juvenil. No sabemos si la hembra encontró al subadulto ya muerto, o si ésta le dio caza y lo capturó como una presa. El día anterior a que la señal de radio se recibiera anormal se hizo el acostumbrado seguimiento de la señal, la cual era clara e indicaba que al juvenil se movía normalmente, lo que apunta a que fue cazado y comido por la hembra. Este es el

primer dato conocido sobre canibalismo en libertad en esta especie. Otro caso que puede relacionarse con el anterior es el de un subadulto liberado en el caño Mucuritas, el cual era visto casi diariamente hasta que apareció en la zona un macho adulto, momento en el que dejó de verse y de recibirse su señal.

Las anacondas (*Eunectes murinus*) adultas son depredadores habituales de caimanes de anteojos (figura 62) incluso adultos, por lo que aunque carecemos de observaciones de interacciones con cocodrilos, es sin duda un potencial depredador de cocodrilos de hasta 2 m, tal y como señala Gumilla (1741).



FIGURA 62. Anaconda (*Eunectes murinus*) de entre 4 y 5 m asfixiando a un caimán de anteojos adulto (*Caiman crocodilus*) de unos 2 m en la EBF. Foto Tony Crocetta.

Gumilla (1741) también refiere al jaguar (*Panthera onca*) como depredador de cocodrilos. En este sentido Ayarzagüena y Castroviejo (2007) aportan copiosa información sobre las capturas de caimanes por parte del jaguar. Su número ha aumentado en la EBF en los últimos años, y podría cazar ejemplares de hasta 2,5 m, pero en cualquier caso no debe ser una circunstancia habitual.

7.5. MORTALIDAD EN ADULTOS

Cuando los cocodrilos alcanzan el tamaño de 250 cm, sus únicos enemigos son, con toda probabilidad, los individuos de la misma especie y el hombre. En el capítulo de estructura de población se indica como al alcanzar la madurez la proporción de sexos de esta especie se modificó en las poblaciones estudiadas y pasa a ser favorable a las hembras de 1 ♂:2 ♀

ó 1♂:3♀. Esta selección sólo puede producirse por dos vías, o bien expulsando a los machos a áreas marginales, lo que contribuye a expandir geográficamente la población, o bien eliminándolos. Las peleas entre machos por el territorio no han sido observadas en libertad, pero en el centro de cría en cautividad de la EBF un macho de 4 m de LT, Joselo, rompió la valla de separación entre dos jaulas y mató a otro macho adulto al inicio de la época de celo del año 2000. La pérdida de individuos por este concepto, al alcanzar la madurez sexual, dependerá de la proporción de sexos en los subadultos, cuanto más dispar sea a 1♂:2♀ ó 1♂:3♀ mayores serán las pérdidas.

Fuera de aprovechamientos comerciales debe decirse que en los contactos con los pescadores el cocodrilo es especialmente vulnerable a las redes de pesca. Según conversaciones mantenidas con los pescadores de la región al menos 2 cocodrilos murieron ahogados al quedar atrapados en las redes cuando faenaban en el río Apure y otro murió por disparos. Sin duda la cifra de animales sacrificados de manera intencional o accidental debe ser mayor, aunque por el momento no parece que sea una situación alarmante.

De forma tradicional se aprovecharon los huevos y la carne para el consumo humano, situación que se explica con detalle en el capítulo 11 Conservación.

El casi exterminio de esta especie a causa de una cacería indiscriminada para el comercio de pieles en un periodo de 30 años constituye un elocuente ejemplo del impacto que puede tener la intervención humana. Aparte de las muertes directas y la destrucción de puestas, debe tenerse muy en cuenta la destrucción del hábitat causada por los módulos y actividades agrarias, la contaminación, la eliminación de especies e individuos que constituyen el alimento de los cocodrilos, los ruidos y molestias, entre otras causas. En conjunto, podemos así hacernos una idea de los impactos negativos causados por el hombre.

7.6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el cocodrilo del Orinoco como en el resto de los cocodrilos estudiados, las mayores tasas de mortalidad se producen, en las etapas de vida más tempranas, principalmente en los huevos y neonatos. Además, la información recogida evidencia que en las poblaciones de cocodrilo del Orinoco se produce una desaparición de subadultos y cambio de proporción de sexos, probablemente debido a la muerte por luchas entre machos. Durante la estación de sequía 1995-1996, en el sector Macanillal (EBF), se vieron juntos hasta 40 individuos, casi adultos. Eran los primeros individuos introducidos en 1990, subadultos en ese momento que estaban a punto de alcanzar la madurez, y desde entonces, a medida que la población ganaba en adultos, nunca ha sido posible volver a observar una concentración de esta naturaleza.

Una desaparición de subadultos tan clara sólo parece que se ha podido producir por canibalismo o por la expulsión de los individuos de los territorios observados. Quizás ésta es la causa que explica la extraordinaria timidez y marginalidad de los pocos cocodrilos subadultos observados. En Australia parece ocurrir algo semejante con *C. porosus* (Messel y Vorlicek 1986), donde el tímido comportamiento de los subadultos y su desaparición en

los conteos, guardan sorprendente parecido a las observaciones obtenidas en la población de la EBF. Los datos suministrados por Ayarzagüena y Castroviejo (2008) no permiten pensar que en los caimanes de anteojos ocurra algo semejante.

Como mostramos a continuación, la alta proporción de pérdida de huevos y sus causas está relativamente bien estudiada en los cocodrilos y parece que se deben fundamentalmente a la depredación, por un lado, y por otro a fenómenos abióticos, generalmente subidas del nivel del agua que cubre las puestas y mata a los embriones.

Los porcentajes de pérdida de huevos siempre pueden considerarse importantes y oscilan ampliamente. González-Fernández (1995) señala un 22 % de pérdida de nidadas de *C. intermedius* en el río Cojedes, la mitad de las ellas se deben a depredación natural y el resto a factores humanos, como el saqueo o alteración de los niveles del cauce mediante una represa. Thorbjarnarson y Hernández (1993a) señalan la depredación humana como la única que afecta a las nidadas de cocodrilos del Orinoco en el río Capanaparo. Cott (1961) identifica a *Varanus niloticus* como el principal depredador de huevos de *C. niloticus*, aunque sin aportar porcentajes. Ogden (1978) estima que ocurren nacimientos en el 65% de los nidos de *C. acutus* en Florida, y que sólo un 48 % de los huevos llega a eclosionar, debido quizá a las bajas temperaturas y a la depredación de mapaches (*Procyon lotor*). Webb *et al.* (1977) y Magnusson (1982) señalan a las inundaciones como la causa principal de mortalidad en las nidadas de *C. porosus* en el norte de Australia (80 %), y consideran la depredación de *Varanus indicus* como un factor secundario. Webb *et al.* (1983c) señalan que un 67 % de las nidadas de *C. johnstoni* se pierden por depredación o “causas naturales” y señala a *Varanus gouldii* como principal depredador. Hall y Johnson (1987) encontraron que apenas el 13,3 % de 121 nidadas de *C. novaeguineae* se perdieron por la acción combinada de predadores (varanos, cerdos y humanos) e inundaciones en el lago Murray, Nueva Guinea. Hunt (1989) indica que en 11 temporadas reproductivas, sólo un 16 % de los nidos de *A. mississippiensis* sobrevivió a la depredación de mapaches y osos (*Ursus americanus*) en Okefenokee. Campos (1993) identifica a las inundaciones y la depredación por parte de zorros (*Cerdocyon thous*), coatís (*Nasua nasua*) y jabalíes (*Sus scrofa*) como principales factores de pérdida de nidadas de *C. yacare* en Pantanal, aunque no cuantifica las pérdidas. Platt *et al.* (2008) estiman que entre 1993 y 1994 se perdieron un 44 % de los nidos de *C. moreletii* en el norte de Belice, a causa de mapaches (61,5%) e inundaciones (27%).

En la EBF, el 80% de los huevos de caimán de anteojos se pierden por depredación. Apenas se encuentra puesta que no ha sufrido algún tipo de saqueo y es el cuidado materno del nido lo que hace que en algunos casos se produzca la eclosión de una parte de la puesta. El principal depredador es también el mato (*T. nigropunctatus*) (Ayarzagüena 1983; Ayarzagüena y Castroviejo 2008).

Al analizar este conjunto de datos podemos ver que: a) La mortalidad de huevos, aún en los casos menos graves, es importante; b) hay dos causas principales de mortalidad, las depredación y las pérdidas de huevos por inundación de los nidos; c) la depredación es efectuada básicamente por una o dos especies, aparte de los humanos, y dichas especies son o grandes lagartos como el mato y el varano, o muy determinados mamíferos como mapaches, coatís, osos hormigueros, cerdos y en Georgia (Estados Unidos) los oso

negros (*Ursus americanus*). La depredación de huevos por aves no parece ser importante en ningún lugar y sólo ocurre en circunstancias muy especiales; d) Las inundaciones naturales constituyen una causa de mortalidad importante en algunas poblaciones de cocodrilos, especialmente en aquellas que nidifican en montículos.

En nuestro caso la depredación alcanza al 60 % de puestas y es causada por dos especies: el mato que saquea el 91 % de los nidos y el oso palmero que destruye el 9 % restante. A diferencia del cocodrilo, el caimán de anteojos sufre depredación en casi la totalidad de las puestas y logra salvar el 20 % de los huevos por acción del cuidado materno. En el cocodrilo, a pesar de la protección que dan algunas hembras, los matos logran la totalidad de los huevos en las puestas que localizan. Magnusson (1982) señala un comportamiento predador idéntico de *Varanus indicus* sobre los huevos de *Crocodylus porosus* en el río Liverpool, quien regresa una y otra vez al nido hasta que se come todos los huevos. La aparición del oso palmero, un edentata, en la depredación de huevos de cocodrilos es una novedad. Debe destacarse que el depredador desconocido de algunos nidos de caimán de anteojos, que describen Ayarzagüena y Castroviejo (2008) se trata del oso palmero.

El mato es un depredador habitual de huevos de cocodrilo del Orinoco (Medem 1981; González-Fernández 1995) de huevos de caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*, Ayarzagüena 1983) o de galápago (*Podocnemis vogli* Ramo 1982), lo que unido a nuestras observaciones sobre la depredación que efectúa sobre los nidos de terecay (*Podocnemis unifilis*) y de iguana (*Iguana iguana*), lo sitúan como el principal regulador de las poblaciones de grandes reptiles en la EBF y es el equivalente ecológico del género *Varanus* en África y Oceanía.

En la EBF no se conocen pérdidas de nidadas por inundación. Sólo han sido observados en la población de Cojedes, debido al uso de la represa de Las Majaguas, cuando abre compuertas y aumenta el caudal de manera artificial e inunda los nidos (Ayarzagüena com. pers.). A diferencia de otros lugares, en la EBF se constata una pequeña mortalidad de huevos por accidentes en las playas, todos ellos causados cuando terecays u otros cocodrilos ponen cerca o encima de una puesta anterior, fracturando de algunos huevos.

Es necesario señalar que en el centro de cría se ha comprobado que la población EBF-CG produce una tasa muy elevada de huevos infértiles (24,5 % Ver capítulo 10 reproducción), lo que se puede explicar por la juventud de las hembras. La proporción de huevos fecundados pero que por algún motivo, como mal manejo o inviabilidad, no llegan a nacer es baja 11,9 % (Ver capítulo 10: Reproducción).

En varios trabajos se discute la influencia que tiene la manipulación de huevos por investigadores en la depredación de nidos. Deitz y Hines (1980) señalan que los nidos manipulados por ellos fueron doblemente depredados (68 %) que los que no tocados (35 %). Por el contrario, Magnusson (1982) cree que la manipulación del nido no fue un factor determinante en la posterior depredación de los huevos, ya que ésta se produjo entre 14 y 30 días después de la manipulación. Campos (1993) señala que su presencia cercana a nidos de *C. yacare* incrementa probablemente la tasa de depredación. En nuestro caso no aparecen diferencias significativas en la depredación entre nidos manipulados y no manipulados.

La etapa de neonatos o individuos en el primer año de vida, se caracteriza también por una elevada mortalidad. El cuidado materno se reduce aproximadamente a tres meses y la dispersión tiene lugar muy pronto en esta especie. La desaparición de neonatos a los tres o cuatro meses de nacidos es prácticamente total, y para agosto o septiembre es una casualidad encontrar un individuo de este tamaño en la EBF. La dispersión temprana es lógica, ya que sin un adulto que los cuide, los grupos de neonatos son llamativos, atractivos y vulnerables para los depredadores. Diferencias importantes de tamaño en esta especie inducen al canibalismo, también comprobado en diferentes oportunidades. Durante la etapa de neonatos, las referencias apuntan a que son las aves los depredadores más importantes en la EBF. Merecen destacarse tanto aves acuáticas, especialmente el pájaro vaco (*Tigrisoma lineatum*), como rapaces oportunistas como el caricare (*Caracara plancus*) o el chiriguare (*Milvago chimachima*), tal y como señala Páez (1868): “El caricari es otro enemigo de la cría de caimanes: los ataca al salir del cascarón, aunque también los persigue en el agua más crecidos...”. Desde luego los peces carnívoros y concretamente las pirañas cuya acción ha sido observada al dejar muchos individuos mutilados, sin contar aquellos que terminan devorados o con daños tan graves que no parecen viables. Grandes bagres entre otros peces son depredadores potenciales, al igual que el perro de agua (*Pteronura brasiliensis*).

La etapa de subadultos, a partir de un año de edad (neonatos) y hasta alcanzar la madurez, es muy especial en la población EBF-CG, ya que es el momento cuando han sido liberados los individuos. El éxito obtenido está basado precisamente en la introducción de individuos con más de un año de edad y un promedio de tamaño del orden de 80 cm de LT. Esto significa, que al menos antes de que hubiera adultos en la población, los subadultos de estas características tenían una importante tasa de éxito de inserción, por que la mortalidad causada por depredación de otras especies disminuye de manera muy significativa. Mientras la población se mantenía subadulta era fácil de observar cocodrilos. Al aparecer los adultos, los subadultos desaparecen. Los individuos subadultos que se controlan por radio seguimiento permanecen en áreas apartadas con vegetación, siendo difíciles de observar. Este hecho, unido a la clara disminución de densidad que se produce al alcanzar la madurez sexual, y las peleas territoriales, sugiere que en poblaciones maduras y estabilizadas el principal enemigo de los subadultos son los adultos de la misma especie. El canibalismo ha sido citado para varias especies dentro del orden crocodylia: *C. niloticus* (Cott 1961), *Caiman crocodilus* (Staton y Dixon 1975), *A. mississippiensis* (Delany y Abercromie, 1986) *C. porosus* (Messel *et al.* 1984; Messel y Vorlicek 1987), *C. johnstoni* (Webb y Smith 1987), *Crocodylus acutus* (Richards y Wasilewski 2003) y se ha sugerido su importancia como regulador de poblaciones (Hutton 1989). Rootes y Chabreck (1993) señalan que en *A. mississippiensis* el canibalismo es responsable del 50,2 % de las pérdidas de neonatos y del 63,7 % de las muertes de subadultos hasta 11 meses de edad. Messel y Vorlicek (1986) calculan en un 60-70 % la pérdida de subadultos de *C. porosus* en el norte de Australia, estos autores señalan el canibalismo, la depredación por parte de tiburones o la muerte por inanición como principales factores de dichas pérdidas.

En la población EBF-CG, una vez los cocodrilos superan el tamaño de 80 cm, los depredadores potenciales, como la culebra de agua (*Eunectes murinus*), el jaguar

(*Panthera onca*), disminuyen considerablemente y es el canibalismo el que parece jugar un papel preponderante.

Es claro para el futuro, que cualquier intento aprovechamiento de esta especie debe basarse en el sistema de ranqueo de huevos y neonatos y que con devoluciones mínimas a la naturaleza con individuos de por lo menos 80 cm, se pueden mantener la población en incluso fomentar su crecimiento. La introducción de un 8-10 % de los huevos colectados en individuos del tamaño señalado, debe ser suficiente para mantener una población en equilibrio.

8. HÁBITAT Y NICHOS DEL COCODRILO

“Durante los cuatro meses de invierno permanece en una cueva, ayunando”

Comentario sobre el aletargamiento de *C. niloticus* según Plinio El Viejo (23-70 d.C.). Historia Natural.

El cocodrilo del Orinoco ha sido históricamente relacionado con las masas de agua perennes de la región de Los Llanos. Debido a su escasez actual hay que apoyarse nuevamente en los textos de siglos precedentes para obtener una información más precisa del hábitat original ocupado por esta especie. Codazzi (1841) sostiene que “Vive en los ríos, caños, esteros y lagunas que no están arriba de 700 varas sobre el nivel del mar” es decir por debajo de 585 m s.n.m., y añade “los lugares en que más abundan son los llanos de Apure, á pesar de que no faltan en las demás llanuras”. Humboldt (1800), Páez (1868) y Calzadilla (1940) observaron la presencia de este reptil en los ríos Orinoco, Apure, Portuguesa y Arauca. No olvidemos que las dos poblaciones importantes que sobrevivieron a una cacería indiscriminada con fines comerciales se encuentran en los ríos Cojedes y Capanaparo (Seijas y Chávez 2000; Llobet y Seijas 2002). Calzadilla (1940) también sitúa a los cocodrilos como habitante de los caños y Gallegos (1973) escribió en 1928 “Como todos los de la llanura, era aquel caño un criadero de caimanes...”.

Más recientemente, Medem (1981) señala que durante la estación seca *C. intermedius* se encuentra principalmente en los charcos de los grandes ríos o en lagunas profundas, mientras que en invierno (época de lluvias) permanecen en las lagunas que están en conexión con los ríos o en meandros donde la corriente es menos pronunciada, produciéndose de este modo dos “migraciones” anuales. En referencia al ambiente de los subadultos, Humboldt (1800) apunta que “Los indios nos aseguraban que los cocodrilos nuevos prefieren las charcas y los ríos menos anchos y profundos”, Medem (1981) coincide con esta idea al afirmar que “el hábitat de los juveniles lo constituyen las aguas mansas, cubiertas con abundante vegetación flotante, tales como pozos, lagunas y pantanos”.

Por último Gorzula *et al.* (1988) analizaron las características hidrológicas de 15 localidades en las que la especie ha sido citada y señalan que *C. intermedius* habita en los grandes ríos llaneros de baja altitud, y que la corriente de los mismos no es un parámetro influyente a la hora de determinar su distribución.

Existen referencias históricas (Páez 1868) sobre la presencia y abundancia de cocodrilos en la EBF, que citamos a continuación: “En El Frío, se nos reunió otra partida de vaqueros... Se les propuso una partida de caza en campo abierto, y con tal propósito salimos todos una mañana hacia un caño llamado Macanillal, distante unas tres millas, pensando usar los caimanes como blanco por ser el animal más difícil de matar...El estampido de los fusiles atrajo hacia la superficie numerosos caimanes... Desde el

mismo sitio donde se hizo el primer disparo, logramos matar o herir no menos de veinte caimanes...”. “Aquel encantador paraje estaba además embellecido por un pequeño lago, donde diariamente dábamos de beber a los caballos, no sin riesgo de la vida o de algún miembro, a causa de las babas y caimanes de sus partes profundas.” Conviene recordar en este punto que, en Venezuela, a *Crocodylus intermedius* se le conoce popularmente como *caimán*, mientras que el verdadero caimán, *Caiman crocodilus*, recibe el apelativo de *baba* o *babo*.

En nuestra área de estudio los hábitats acuáticos pueden dividirse en lóticos y lénticos. Los primeros están representados por ríos y caños con corriente y aguas ricas en nutrientes, forman parte de este primer grupo el río Apure, el caño Guaritico y en menor medida el caño Macanillal, ya que el cauce de este último está alterado por la construcción de tapas; los segundos están representados por lagunas, préstamos y esteros donde la corriente es prácticamente nula y sus aguas son pobres en nutrientes debido a su origen pluvial, de entre ellos destacamos las lagunas de La Ramera, La Cochina y Los Españoles. Estos dos tipos de ambientes acuáticos juegan un papel esencial en la distribución de diferentes organismos. Debemos citar los peces (Lasso 2004) por ejemplo los grandes bagres como el laulao (*Brachyplatystoma vaillantii*), especie que puede alcanzar los 2 m con un peso cercano a los 160 kg (Novoa *et al.* 1982 en Lasso 2004) y que dentro del área de estudio sólo se encuentra inmersa en aguas lóticas (Lasso 2004); los moluscos (*Pomacea* sp.), quelonios (*Podocnemis* sp.) y emidosaurios (*Caiman crocodilus* y *Crocodylus intermedius*) (Ayarzagüena y Castroviejo 2008). Además de esta segregación espacial entre especies simpátricas se observa que aquellas especies que presentan mayores densidades en los ambientes lóticos alcanzan un mayor tamaño, quizá debido a que la mayor disponibilidad de nutrientes permite alcanzar y mantener mayores tallas (figura 63).

En este capítulo abordamos el uso del hábitat, en sus componentes espacial y temporal, que hace el cocodrilo del Orinoco en nuestra área de estudio. Consideramos que la información sobre estas cuestiones es importante para conseguir el éxito en los planes de introducción y conservación de la especie.

8.1. OCUPACIÓN DEL TERRITORIO Y DESPLAZAMIENTOS

8.1.1.-MATERIAL Y MÉTODOS

Las observaciones casi ininterrumpidas durante 5 años realizadas en el área de estudio nos ha permitido recabar una copiosa información sobre el uso y las preferencias de hábitat, con sus variaciones anuales, de los cocodrilos del Orinoco adultos.

Respecto a los subadultos, y debido a la ya mencionada dificultad de observarlos en libertad, se liberaron 27 cocodrilos, tres machos y 24 hembras, procedentes de centro de cría de la EBF equipados con un radio emisor modelo Microlite Radio Transmitters, provisto de una pila de litio de dos años de duración. La talla de los cocodrilos varió entre los 113 y los 188 cm. Para fijar los emisores a los cocodrilos se procedió a realizar dos perforaciones transversales en la placa ósea sobre la que se apoyan las escamas cervicales, e introducir por los agujeros creados un cable de acero inoxidable de 2 mm de grosor envuelto en una funda plástica (figura 64) que previamente se ha desinfectado utilizando alcohol etílico al 96 % .



FIGURA 63. 1: Cráneo de *Caiman crocodilus* (Longitud del cráneo, LC =26,7 cm). 2: Cráneo de *Crocodylus intermedius* (LC= 52,4 cm). 3: Espaldar de *Podocnemis expansa* (Longitud de la proyección recta del espaldar, LPRE= 62,1 cm). 4: Espaldar de *P. unifilis* (LPRE= 44,1 cm). 5: Espaldar de *P. vogli* (LPRE= 25,2 cm). 6: *Pomacea* cf. *urceus* altura 6,9 cm. 7: *P.* cf. *dolioides* altura 3,5 cm. Todos los ejemplares presentados en la figura son adultos y las diferencias de tamaño entre individuos del mismo orden evidentes. Las especies 2,3, 4 y 6 son más abundantes o exclusivas de ambientes lóticos, mientras que 1, 5 y 7 son características de aguas lénticas. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 64.- Placas cervicales de un subadulto de *C. intermedius* perforadas y atravesadas por una funda plástica que evita que el cable de acero pueda rasgar los tejidos del cuello. Foto Amelia Linares.

A continuación se dispone el emisor sobre las escamas cervicales y se introducen los cables por unas anillas dispuestas en la base del emisor y se unen de dos en dos con la ayuda de un anillo de aluminio que presiona sobre los cabos de los cables (figura 65)



FIGURA 65.- Emisor fijado sobre las placas cervicales de un subadulto de *C. intermedius*. Foto Amelia Linares.

La detección de los animales se realizó por el método de triangulación, con la ayuda de un receptor *Australis 26K Scanning Receiver* y una antena Yagi de tres elementos manejada desde un vehículo 4x4, embarcación o caballo, dependiendo del grado de inundación del terreno. Para precisar las coordenadas del ejemplar se utilizó un GPS Garmin e-trex Vista y mapas de la zona escala 1:25.000. Se diferenciaron tres tipos de microhábitat en función de su uso por parte del cocodrilo: Vegetación acuática; Claro de agua y No determinado. La duración del seguimiento de cada ejemplar varó ampliamente, entre 1 y 16 meses. Este método de anclar los emisores funcionó con éxito durante el periodo que los subadultos permanecieron en cautividad, pero una vez en la naturaleza muchos de los emisores se desprendieron de los ejemplares rápidamente, suponemos que debido a que quedaban enganchados en la abundante vegetación acuática.

8.1.2.-USO DEL ESPACIO POR EJEMPLARES ADULTOS (CLASES III Y IV)

El hábitat utilizado por el cocodrilo del Orinoco está estrechamente ligado a la acusada estacionalidad hídrica con sus característicos periodos de lluvia y sequía que condicionan los ciclos de las comunidades del área de estudio.

Comenzamos por el mes de octubre, que marca el fin de la época húmeda y el inicio de la seca. Los cocodrilos comienzan a agruparse en las zonas de caños y lagunas que no llegan a secarse por completo durante la época de sequía, tal y como indica Calzadilla (1940) “el caimán no se queda a veranear en agua que se va a secar” y “...cuando se ha instalado de fijo el verano, por encontrarse entonces circunscritos a los ríos, caños y lagunas...”. Este periodo coincide con la época de celo (ver capítulo 10 reproducción) y por tanto se forman los grupos reproductivos. Las hembras reproductoras permanecerán en las cercanías del nido dedicadas al cuidado de la puesta, aunque a medida que avance la incubación su atención disminuye. La concentración de ejemplares adultos más elevada se observó en abril de 05 en la laguna de La Ramera, con 9 ejemplares circunscritos en un área de 600 m². En el caño Macanillal se midió una densidad lineal de 8 adultos en 2 km de cauce en esa misma fecha. Los desplazamientos durante este periodo, restringidos a pocos cientos de metros, son mínimos. Para los meses de febrero-marzo las zonas del caño Macanillal y Laguna La Ramera y La Cochina y de Los Españoles donde se encuentran los cocodrilos, presentan profundidades menores a los 2 m.

En caños activos y de recorrido sinuoso como Guaritico y Setenta los cocodrilos ocupan las zonas con mayor profundidad de agua, que se corresponden con las curvas más pronunciadas del cauce donde varía la concavidad del caño. Estos puntos de inflexión son localmente conocidos como “charcos” o “pozos” (figura 66) y en general mantienen niveles de agua superiores a los 2 m durante toda la estación seca.



FIGURA 66.- Fotografía aérea que muestra un tramo de 3,5 km del sinuoso cauce del caño Guaritico, los círculos rojos señalan la posición de los charcos dentro del caño. Imagen cortesía de INVEGA C.A.

Un 72 % (23 sobre 32) de los cocodrilos observados en los caños Guaritico y Setenta durante los censos (ver punto 5.1.1 censo de la población), se localizaron en charcos. De igual manera los pescadores que nos ayudaron a realizar el censo nos comentaban refiriéndose al cocodrilo que “En cada charco hay un caimán”. En este caso la movilidad es superior a la observada en los caños y lagunas de sabana, ya que lo habitual es que los charcos se encuentren conectados entre sí por aguas poco profundas pero que permiten la comunicación entre ambos. La elección de estos charcos es lógica si pensamos que contienen agua, pescado y acceso a playas aptas para la reproducción. En este sentido Webb *et al.* (1983e) encontraron que durante la estación seca la mayor parte de los ejemplares de *C. johnstoni* presentes en el río McKinlay ocupaban charcos de más de 1 m de profundidad.

Además de en lagunas y caños ya mencionados también se les encuentra en hábitats marginales, como charcos de pequeñas dimensiones y escasa profundidad presentes en algunos de los cañitos (figura 67).



FIGURA 67. Cocodrilo del Orinoco adulto soleándose parcialmente en el charco de un cañito, cuyo lecho aparece ya seco en primer plano. Este cauce actúa como desagüe de la Laguna de la Ramera. Foto tomada a mediados del periodo seco, el 2 de febrero de 2008 por Edouard Paiva.

Según los pescadores, los cocodrilos también utilizan las lagunas de inundación del Caño Guaritico para pasar la época seca, estas lagunas se llenan durante la época de lluvias con agua procedente de los desbordes del caño, pero en la estación seca quedan aisladas del curso principal y con abundante pescado en su interior, lo que sin duda constituye un atractivo.

Hemos observado que durante la estación seca se produce cierta tolerancia por parte de los adultos tanto respecto a los subadultos, que comparten playas de soleamiento en el caño Macanillal, como respecto a los caimanes de anteojos (*Caiman crocodilus*) en las lagunas de la Cochina y La Ramera (figura 68). Sin embargo consideramos que esta situación no es frecuente y lo habitual es que cocodrilos adultos segreguen a subadultos y caimanes de anteojos. En el caso de compartir el mismo cuerpo de agua los adultos ocupan el centro del mismo y los subadultos y caimanes de anteojos las orillas. Esta segregación de hábitat también se produce entre *Melanosuchus niger* y *Caiman crocodilus* en los meandros abandonados del río Manu en la Amazonía Peruana, donde según Herron (1994) la especie de mayor tamaño –*M. niger*– ocupa las áreas centrales de los meandros y *Caiman crocodilus* las marginales. Seijas (1996) señala una separación espacial en los hábitats venezolanos compartidos por *C. acutus* y *Caiman crocodilus*; es más frecuente encontrar a los primeros en aguas abiertas y a los segundos en las orillas. En este sentido

Ávila-Manjón (2008) señala que en el río Cojedes los cocodrilos adultos (*C. intermedius*) también se encuentran con mayor frecuencia en aguas abiertas, mientras que los cocodrilos subadultos y caimanes de anteojos ocupan las riberas o zonas con presencia de vegetación acuática o terrestre.



FIGURA 68. Ejemplar adulto de cocodrilo del Orinoco soleándose en la orilla de la laguna de la Ramera junto a caimanes de anteojos subadultos y adultos. Fotografía tomada el 17-02-07 por Edouard Paiva.

A medida que se acentúa la sequía y disminuyen los niveles de agua, los cocodrilos pueden utilizar cuevas o “solapas” para pasar las horas más calurosas del día (figura 69). Utilizan oquedades naturales producidas por la erosión de los barrancos y las amplían excavándolas, aunque también pueden encontrarse en orillas tendidas sin barranco alguno. Las dimensiones de 4 de estas cuevas se muestran en la tabla 25.

TABLA 25. Dimensiones en centímetros de 4 cuevas ubicadas en los caños Matiyure y Guaritico.

Caño	Ancho	Altura	Fondo
C. Matiyure	182	63	400
C. Matiyure	150	72	375
C. Guaritico	180	60	400
C. Guaritico	180	60	?



FIGURA 69.- Cuatro cuevas diferentes utilizadas por cocodrilos adultos. Las 2 de la parte superior se fotografiaron en un barranco del caño Guaritico y las 2 de abajo en la orilla del caño Matiyure. Los cocodrilos utilizan estas cuevas durante el día evitando las altas temperaturas, y las abandonan por la noche. Fotos Rafael Antelo.

En un principio, cuando se comienza a utilizar, la entrada a estas cuevas se encuentra bajo la superficie del agua, pero con el descenso de su nivel la entrada queda expuesta. Incluso puede suceder que la boca de la cueva quede muy elevada sobre el nivel de agua forzando al cocodrilo a excavar otra cueva debajo de la primera, como pudimos observar en la curva de la Chiricoca en el caño Guaritico, donde se encontraron dos entradas, una bajo la otra, separadas unos 25 cm. En zonas donde no hay barrancos, como en la Laguna de los Españoles, hemos observado que los cocodrilos son capaces de excavar sus cuevas en el suelo, bajo las raíces de los árboles que pueblan la orilla. En referencia a la estiviación Humboldt (1991) anotó el 31 de marzo de 1800 “Comenzaba sin embargo a notarse apenas por este tiempo la crecida del río Apure, y centenares de cocodrilos se encontraban por consiguiente sepultados todavía en el lodo de la sabana... Era barro desecado que había cubierto al cocodrilo durante su estado de letargia”. En nuestro caso sólo hemos observado este comportamiento en caimanes de anteojos, pero no en cocodrilos. El uso de las cuevas, que los cocodrilos abandonan durante varias horas cada día, indica que éstos no se aletargan.

Si la cueva no colapsa por efecto de la erosión vuelve a ser utilizada al año siguiente. El uso de cuevas por parte de adultos de *C. intermedius* ya fue señalado por Medem (1981) y en otras especies de cocodrilos como *C. niloticus* (Pooley 1969a), *C. acutus* (Álvarez del Toro 1974; Medem 1981; Thorbjarnarson 1990 entre otros), *C. moreletii* (Álvarez del Toro 1974; Platt 1999), *C. palustris* (Whitaker y Whitaker 1984) y *C. rhombifer* (Varona 1987).

Con la llegada de las precipitaciones (abril-mayo), aparecen nuevos hábitats acuáticos que son paulatinamente ocupados por los cocodrilos, con lo cual se dispersan los grupos formados al inicio de la época seca, quizá siguiendo patrones similares a los descritos para el caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*) por Ayarzagüena y Castroviejo (2008), cuyos desplazamientos en la época de lluvias están ligados a los de sus presas, especialmente los peces. En cocodrilos, a diferencia de los caimanes de anteojos, esta dispersión se produce de forma gradual, quizá porque no coincide con la época de celo como sucede a estos últimos.

Los caños menores o cañitos deben de jugar un papel esencial en la dispersión de los cocodrilos a través de la sabana durante este periodo debido a que conectan las grandes masas de agua. En este sentido Calzadilla (1940) observó que “inmediatamente de coger agua los caños sabaneros se cuelan por ellos” o “donde son más abundantes es en las cercanías de las bocas de los caños por donde acostumbras a meterse a las sabanas en invierno”. Del mismo modo estos cañitos deben de ser utilizados como vía para acceder de nuevo a los cuerpos de agua perennes al final de la estación húmeda. El 23-12-04 se observó un cocodrilo adulto en uno de estos cañitos que conecta la laguna de La Ramera con el caño Mucuritas, en ese punto el cañito tiene 9 m de anchura y 90 cm de profundidad y es probable que el cocodrilo se dirigiese a una de las dos masas de agua mencionadas.

Las hembras con crías permanecen junto a éstas durante un periodo de 2-3 meses, en las cercanías del nido. Transcurrido ese periodo, la mayor parte de los neonatos ya han prescindido de los cuidados maternos o han sido depredados y finalmente la hembra también abandona la zona de cría junto al nido.

Es habitual encontrar a los cocodrilos practicando la “caza en espera” en los “chorros”, puntos en los que se rompen los terraplenes durante la época de lluvia para que circule el agua y que son aprovechados por los peces para sus desplazamientos, donde capturan especialmente coporos (*Prochilodus mariae*). La “caza a la espera”, descrita en el capítulo 9 Etología, tiene lugar con más frecuencia al inicio y al final de la estación de lluvias. Una vez que éstas han finalizado, los cocodrilos vuelven a las áreas de reproducción cerrándose de este modo el ciclo anual.

Se ha observado que no todos los cocodrilos realizan estos desplazamientos, sino que algunos ejemplares permanecen en el mismo lugar durante todo el año. Cuando comienzan las lluvias y los grupos se dispersan, lo habitual es que al menos uno o dos ejemplares continúen patrullando la zona durante todo invierno hasta la siguiente época de sequía.

Una pareja que ha sido observada con mucha frecuencia durante el estudio mantuvo un área de campeo anual de unos 0,3 km². El área incluye la laguna de los Españoles, un préstamo y un tramo del caño Mucuritas. La figura 70 muestra el área de campeo estimada para dicha pareja. En general el caño es ocupado durante la época de lluvias hasta bien avanzada la estación seca (diciembre), la laguna lo es a partir de entonces durante el periodo de sequía

hasta el mes de junio, ya iniciada la estación de lluvias, y el préstamo es una zona de transición entre ambos ambientes, pero pueden permanecer en él por varios días.

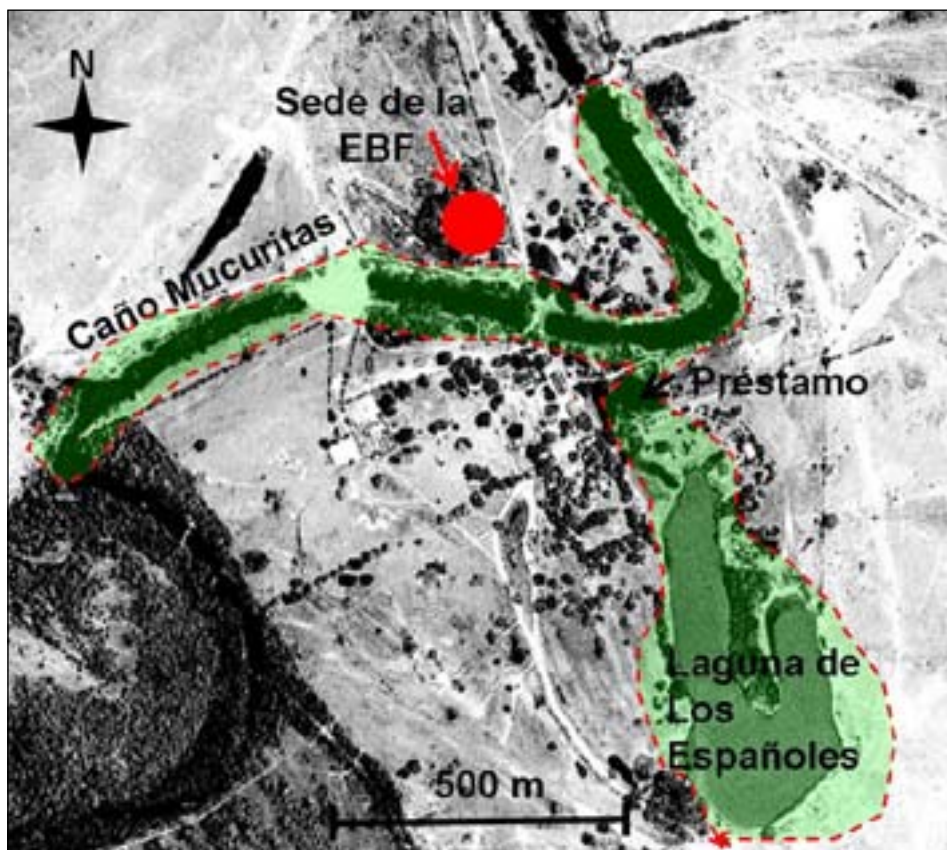


FIGURA 70. Fotografía aérea de los alrededores de la sede de la EBF. Las líneas punteadas rojas con el fondo verde marcan la probable área de campeo de dos adultos durante todo el año. Tanto el macho como la hembra se acercaron en diferentes años a las jaulas de cocodrilos reproductores de la EBF durante el periodo de celo. Imagen cortesía de INVEGA C.A.

RITMO DE ACTIVIDAD DIARIO

Los datos se basan en el estudio de una pareja de la laguna de Los Españoles efectuado durante los días 25, 26 y 28 de abril de 2003, y del mencionado grupo de 9 cocodrilos presentes en la laguna de la Ramera durante los días 7, 8, 12 y 14 de abril de 2005. En ambos casos, las observaciones se realizaron a comienzos de la estación de lluvias. La figura 71 esquematiza los resultados obtenidos y los relaciona con la temperatura ambiental medida al sol.

Se observa que el patrón de las pautas es inactividad-pesca-soleamiento que se repite durante el día, solapándose en algunos casos, especialmente al inicio de la actividad de caza. Las horas de temperaturas más altas y bajas se corresponden con los periodos de inactividad

de los cocodrilos, en este periodo están **aboyados** (ver capítulo 9 Etología), sumergidos o realizan cortos desplazamientos. Hay dos periodos de pesca al día, el más intenso es el matinal. Respecto al soleamiento y termorregulación ver apartado 8.2. Termorregulación.

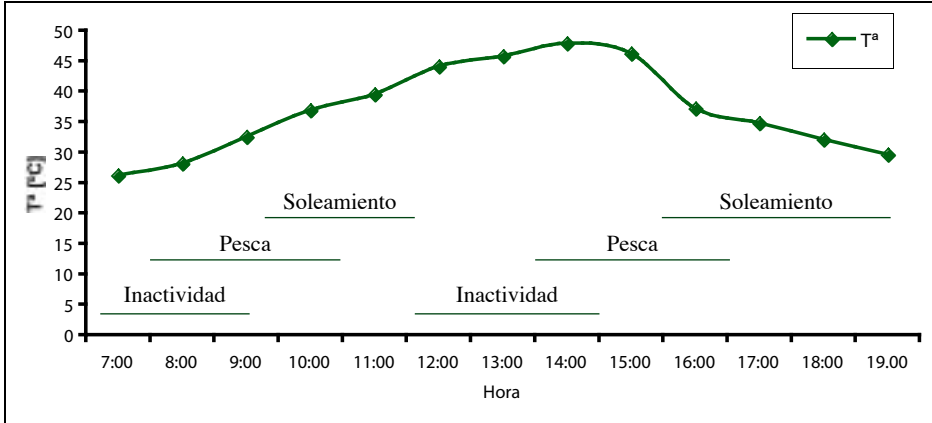


FIGURA 71. Ritmo de actividades diario de los cocodrilos adultos durante el mes de abril. La línea verde representa la temperatura del aire medida en el suelo el 07-04-05.

8.1.3.-USO DEL ESPACIO POR NEONATOS Y SUBADULTOS

Los neonatos permanecen bajo el cuidado de su madre durante 2-3 meses, en este periodo los recién nacidos permanecen en las orillas de las masas de agua, cercanas a los nidos, protegidos por la vegetación acuática y riparia (figura 72).



FIGURA 72.- Neonatos de *C. intermedius* en la orilla del caño Macanillal, protegidos por la paja caimanera *Hymenachne amplexicaule*. Foto Moisés Rivas.

A partir de los 2-3 meses señalados, los neonatos desaparecen y desconocemos su paradero, pero intuimos que siguen ocultos en la vegetación acuática, donde abunda el alimento (insectos, larvas de peces, renacuajos, etc.). En este sentido Rodda (1984) señala que en el lago Gatun, Panamá, los subadultos de *C. acutus* permanecen en las proximidades del nido 22 meses después de nacer. La asociación entre vegetación acuática y los neonatos ha sido descrita para *C. niloticus* (Cott 1961); *C. moreletti* (Álvarez del Toro 1974); *C. porosus* (Webb *et al.* 1977); *A. mississippiensis* (Hunt y Watanabe 1982); *C. crocodilus* (Ayarzagüena y Castroviejo 2008) y *C. acutus* (Thorbjarnarson 1990).

Los resultados obtenidos por el método de radio seguimiento muestran que los subadultos también presentan predilección por los hábitats donde encuentran protección frente a los depredadores. De las 429 radio-localizaciones realizadas, en 269 casos (62,7 %) los subadultos se encontraban entre la vegetación acuática, en 117 (27,3 %) en aguas abiertas y en 43 (10 %) no se pudo precisar el microhábitat utilizado. En el primer caso hablamos de los ejemplares ocultos entre las manchas de bora (*Eichhornia heterosperae* y *H. azurea*.) mezcladas con paja “caimanera” (de ahí proviene su nombre común) *Hymenachne amplexicaule*, comunes en cauces y orillas de caños inactivos como el Macanillal y el Mucuritas, o entre el mangle (*Coccoloba obtusifolia*) que puebla las orillas del Caño Guaritico. En ciertas ocasiones pudimos comprobar que los cocodrilos dentro de las grandes masas de bora ocupaban pequeños claros de agua que se abren dentro de estos tapices acuáticos. Nuestras observaciones sugieren que los subadultos ocupan los claros de los cuerpos de agua cuando no hay adultos en la zona, pero si éstos aparecen, los subadultos se ocultan entre la vegetación acuática, quizás para evitar el canibalismo descrito en esta especie (ver capítulo 7 Mortalidad). Esta segregación de hábitats en función del tamaño ya ha sido descrita para otras especies como: *A. mississippiensis* (Joanen y McNease 1970; Goodwin y Marion 1979); *Caiman crocodilus* (Ayarzagüena 1983; Ayarzagüena y Castroviejo 2008 y Outbater y Nanhoe 1987); *M. niger* (Herron 1994); *C. acutus* (Mazotti 1983 en Thorbjarnarson 1990); *C. niloticus* (Cott 1961; Hutton 1989) y *C. porosus* (Webb y Messel 1978b).

El área que ocupan los subadultos no varía con las estaciones, como sucede con los adultos, que suelen permanecer en la misma zona durante todo el año. En algunos casos sí se han observado ciertos desplazamientos de subadultos con la llegada de las lluvias y sobre todo con la gran inundación que se produjo en julio-agosto de 2006. El 01-05-06 se liberó un grupo de 41 subadultos en el caño Macanillal a la altura de la tapa de la Juvita, y el 22 de agosto se observó un grupo de 5 subadultos en la boca del Caño Guaritico sobre el río Apure, la fotografía de uno de ellos muestra la placa de identificación, que corresponde a uno de los animales liberadas el 1 de mayo (figura 73). La distancia en línea recta entre el punto de liberación y la boca del Guaritico es de 4 km y pensamos que este desplazamiento fue provocado por la gran riada que entonces tuvo lugar.

Muñoz y Thorbjarnarson (2000) realizaron radio seguimiento a 8 subadultos de *C. intermedius* en el río Capanaparo. El 66% de todos los registros corresponde a aguas poco profundas de las orillas. También pudieron observar que, a pesar de la llegada del agua con las precipitaciones, los subadultos permanecieron en las mismas áreas, pero buscando siempre aguas poco profundas con vegetación riparia, en consonancia con los datos recogidos por nosotros. La baja movilidad de los subadultos de esta especie también ha sido observada en el río Cojedes (Ávila-Manjón 2008).



FIGURA 73.- *C. intermedius* joven soleándose sobre un tronco en el río Apure, cerca de la boca del Caño Guarítico. Gracias a la placa de identificación EBF1082, que aparece aumentada en el ángulo inferior derecho de la fotografía, pudo comprobarse la fecha y punto de liberación. Foto tomada el 22-06-06 por Fernando Gil.

Montague (1983) coincide en parte con nuestras observaciones al señalar que subadultos de *C. porosus* y *C. novaeguineae* en el río Fly (Nueva Guinea) se encuentran con mayor abundancia en los troncos y ramas caídos en la orilla del agua, mientras que los adultos prefieren las aguas abiertas. Neonatos y subadultos de *Caiman crocodilus crocodilus* prefieren aguas con abundante vegetación acuática (Outbater y Nanhoe 1988; Ayarzagüena y Castroviejo 2008) tanto en Surinam, como en la EBF.

Durante la época seca los subadultos, al igual que los adultos, pueden pasar las horas centrales del día en cuevas u oquedades naturales de las paredes de los barrancos (figura 74).

Según Pooley (1969a) subadultos de *C. niloticus* en cautividad excavan cuevas de aproximadamente 1 m de longitud donde permanecen en letargo durante los meses fríos del año.

En cuanto a la relación que mantienen los subadultos con el simpátrico *Caiman crocodilus* podemos afirmar que parece existir una mayor tolerancia entre ambas especies que en el caso de los adultos, probablemente debido a que sus tamaños son similares y no se ha establecido aún una relación de depredador/presa. Han sido observados con cierta frecuencia compartiendo el espacio, tanto en caños y lagunas como zonas de soleamiento (figura 75).



FIGURA 74.- *C. intermedius* joven radio-marcado dentro de una cueva anegada a orillas del Caño Guaritico. Abajo y a la izquierda puede observarse la posición de la cueva en el barranco. Sobre el cuello del ejemplar se observa el emisor de color naranja. Estas oquedades son naturales, provocadas por la erosión del río, los subadultos no las excavan. Fotografía tomada el 11-04-06 a las 10.00 am por Rafael Antelo.



FIGURA 75. Subadulto de *C. intermedius* –tercero empezando a contar desde abajo- compartiendo área de soleamiento con adultos de *C. crocodilus* y galápagos (*P. vogli*). Los cocodrilos se distinguen fácilmente de los caimanes de anteojos por el hocico más alargado y estrecho de los primeros. Foto Catalina Gómez, tomada en la EBF.

8.1.4.-CONCLUSIONES

El cocodrilo del Orinoco ocupan un amplio abanico de hábitats que abarca tanto los grandes ríos como cuerpos de agua de menor importancia tales como lagunas y caños siempre que mantengan agua durante todo el año. Durante la estación seca buscan los lugares más profundos de ríos, caños, lagunas y cañitos, ocupan o llegan a excavar cuevas en las que se refugian durante las horas más calurosas del día, pero no pudimos constatar ningún tipo de letargo.

Durante la época de lluvias los adultos se dispersan por la sabana buscando los pasos por los que se desplazan los peces que constituyen su alimento, aunque ciertos individuos presentan áreas de dispersión anual de menos de 1 km. La mayor parte de los subadultos permanece en las mismas áreas durante todo el año, desplazándose apenas un centenar de metros. Las grandes inundaciones y riadas incrementan la tasa de dispersión de los subadultos.

Todo indica que los cocodrilos adultos no toleran la compañía de subadultos de su misma especie ni de caimanes de anteojos de ningún tamaño, aunque se producen excepciones durante la época seca. En caso de compartir un hábitat determinado los cocodrilos adultos ocupan las posiciones centrales, relegando a subadultos y caimanes de anteojos a las orillas y zonas marginales.

El ritmo de actividad diario de los adultos al final de la época seca incluye las siguientes pautas: Inactividad-Pesca-Soleamiento, repitiendo este patrón dos veces al día durante las horas con luz.

Los neonatos permanecen con su madre por un periodo de 2-3 meses, ocultos entre la vegetación acuática de las orillas, a partir de entonces desconocemos su paradero. Los subadultos utilizan preferentemente como hábitat las orillas o tapices de vegetación flotante, especialmente cuando hay adultos en las inmediaciones. El uso de cuevas por parte de subadultos está poco documentado en los cocodrilos, aunque es evidente que debe de haber más casos que el aquí citado.

Respecto a las introducciones de subadultos que se hacen en distintos puntos en Venezuela, cabe sugerir en base a lo expuesto, que deberían orientarse a zonas con abundante vegetación acuática y con bajas densidades de cocodrilos adultos.

8.2. TERMORREGULACIÓN

“Pasa fuera del agua la mayor parte del día y en el río la noche entera, por ser el agua más caliente de noche que la tierra al cielo raso con su rocío”

Herodoto (484-425 a.C.) sobre termorregulación del cocodrilo del Nilo. Los nueve libros de la Historia.

Los crocodílidos son animales ectotermos que dependen en gran medida de las temperaturas ambientales para adquirir y mantener rangos de temperaturas corporales apropiados para optimizar sus procesos metabólicos tales como la asimilación de nutrientes y el crecimiento (Diefenbach 1988; Lang 1979; Lang 1981; Lang 1987; Grenard 1990; Seebacher *et al.*

2005), y así se encuentran en condiciones de realizar las actividades biológicas necesarias para su supervivencia. Por este motivo dedican gran parte de su tiempo a adquirir las temperaturas corporales precisas.

La regulación de la temperatura corporal se consigue principalmente mediante pautas en su comportamiento como exponer distintos porcentajes de su cuerpo al sol, introducirse en el agua y permanecer en ella a distintas profundidades o ponerse a la sombra (Cott 1961; Smith 1979; Fish y Cosgrove 1987; Brand y Mazzotti 1990; Seebacher y Grigg 1997; Seebacher 1999; Grigg y Seebacher 2000) y también a través de ciertas actividades fisiológicas tales como el aumento del flujo sanguíneo en la superficie corporal (Smith 1979), vasodilatación, cambios en el ritmo cardíaco, en la presión sanguínea y en la distribución de la sangre (Grigg y Alchin 1976; Seebacher y Franklin 2007). El efecto termorregulador de la exposición prolongada de la mucosa bucal (*mouth gaping*) al sol, a la sombra y con la boca abierta en diferentes grados ha sido discutido por varios autores (Cott 1961; Johnson 1974; Diefenbach 1975; Spotila *et al.* 1977). Grigg y Seebacher (2000) consideran que las temperaturas corporales de los cocodrilos dependen esencialmente de su comportamiento (exposición al sol), las condiciones ambientales y la masa del animal, mientras que las variaciones que puedan darse por la producción de calor endógeno, cambios en la circulación sanguínea o la exposición de la mucosa bucal son insignificantes. Recientemente se han descubierto variaciones en la actividad bioquímica y fisiológica como alternativa a la termorregulación para compensar el efecto de las bajas temperaturas (Seebacher *et al.* 2003a y b; Seebacher 2005).

Como sucede en otros aspectos de su Biología, la termorregulación en los crocodílidos y las adaptaciones fisiológicas a la variación térmica han sido profundamente estudiada en ciertas especies y son poco conocidas en otras. Los primeros trabajos sobre termorregulación han sido realizados sobre *Alligator mississippiensis* y se deben a Colbert *et al.* (1946), Spotila (1974), Murphy y Brisbin (1974) Lang (1975, 1976a y 1979), Smith y Adams (1978), Smith (1979), Fish y Cosgrove (1987) y Brand y Mazzotti (1990), quienes describen el rango de temperaturas preferidas, temperaturas letales, tasas de enfriamiento y calentamiento así como las pautas de comportamiento y procesos fisiológicos asociados a la termorregulación de esta especie en condiciones de cautividad y en libertad. La relación existente entre la temperatura del medio y cómo afecta a la locomoción, acuática y terrestre, de la especie es descrita por Gatten *et al.* (1991) y Emshwiller y Gleason (1997). También existen trabajos que relacionan las temperaturas corporales con distintos aspectos fisiológicos y bioquímicos tales como el consumo de oxígeno (Lewis y Gatten; 1985) o los cambios en la actividad enzimática (Seebacher *et al.* 2003a).

El cocodrilo marino (*C. porosus*) ha sido estudiado por Johnson (1973 y 1974), Johnson *et al.* (1976) y Grigg *et al.* (1998), quienes describen las temperaturas corporales seleccionadas, las máximas que soportan subadultos y adultos de esta especie en cautividad, así como sus patrones de soleamiento. Acerca de la relación entre las temperaturas corporales y aspectos locomotores encontramos el trabajo de Elsworth *et al.* (2003). Otra serie de trabajos describen procesos fisiológicos o bioquímicos asociados a la variación térmica ambiental, tales como la tasa metabólica o el cociente respiratorio (Grigg 1978), la variación y mecanismos de control del ritmo cardíaco y de la presión sanguínea durante los procesos de calentamiento y enfriamiento (Franklin y Seebacher 2003; Seebacher

y Franklin 2004), las adaptaciones fisiológicas y bioquímicas a diferentes temperaturas (Glanville y Seebacher 2005) o la influencia de la redistribución de la sangre y la presión sanguínea en la difusión del calor adquirido durante la termorregulación (Seebacher y Franklin 2007). Por último señalar que Seebacher y Murray (2007) han identificado las moléculas que actúan como sensores de calor en *C. porosus*.

También se dispone de abundante información sobre el otro cocodrilo australiano (*C. johnstoni*), Johnson (1973), Johnson *et al.* (1976), Grigg y Alchin (1976), Seebacher y Grigg (1997), Seebacher (1999) y Seebacher *et al.* (2005) describen las temperaturas corporales preferidas, las máximas letales para subadultos y adultos en cautividad, aspectos fisiológicos de la termorregulación, los patrones de soleamiento en condiciones de cautiverio y libertad y las pautas de actividad asociadas a la termorregulación y al ritmo cardíaco.

Acerca de *Caiman crocodilus* encontramos los trabajos de Staton y Dixon (1975), quienes midieron temperaturas corporales de ejemplares en libertad, Diefenbach (1975) observó los intervalos de temperaturas seleccionadas por subadultos de esta especie en cautividad, mientras que Lang (1977), Marcellini (1979), Ayarzagüena (1983) y Thorbjarnarson (1995) describen los patrones de soleamiento propios de la especie. Los trabajos de Pinheiro *et al.* (2001), Campos (2002) y Campos *et al.* (2005) sobre *Caiman yacare* indican las temperaturas seleccionadas por neonatos en cautividad y adultos en libertad.

Johnson (1974) y Lang (1981) presentan información sobre las temperaturas seleccionadas por *C. novaeguineae* por neonatos y subadultos de esta especie. Por último Lang (1979) presenta los únicos datos referentes a las temperaturas seleccionadas por juveniles de *C. acutus* en cautividad.

Apenas existe información sobre termorregulación en *C. intermedius*. Ramo y Busto (1984), Thorbjarnarson (1987) presentan datos sobre las horas pico de soleamiento de esta especie en los ríos Tucupido y Capanaparo (Venezuela) respectivamente; sin embargo la información aportada es muy limitada, ya que estos trabajos tenían otros objetivos y los datos sobre termorregulación son observaciones complementarias.

Nuestro trabajo presenta información sobre la actividad de soleamiento de *C. intermedius* a lo largo del año, y realiza un seguimiento a sus ritmos diarios de actividad en libertad en la época seca, constituyendo el primer estudio en profundidad sobre la termorregulación de esta especie.

8.2.1.-MATERIALES Y MÉTODOS

La termorregulación de los cocodrilos se considera relacionada con su exposición a la radiación solar, es por ello que durante 5 años se anotaron todas las observaciones de ejemplares de *C. intermedius* silvestres que presentaran al menos un 60 % de su cuerpo fuera del agua, ya que se considera que a partir de éste porcentaje de exposición, el animal se está calentado (Seebacher 1999). Se realizaron 91 observaciones puntuales de cocodrilos soleándose, registrándose en todas ellas la fecha y en 85 de ellas fecha y hora de la actividad. El 95 % de los cocodrilos observados soleándose superaban los 2.5 m de

LT. Estas observaciones se relacionaron con temperaturas del aire y del agua, para ello se dispuso de los datos de temperatura del aire tomados en la estación meteorológica de San Fernando de Apure, situada 160 km al este de la EBF correspondientes al periodo 1992-2002. Asimismo se utilizaron dos termómetros digitales que registraron temperatura del agua y temperatura del aire durante el año 2006. Uno de ellos (Datalogger Testo 175-T2, precisión 0,1° C.) se ubicó en una de las piscinas del centro de cría de la EBF con un sensor a 22 cm de profundidad y se programó para registrar la temperatura cada 15 min. La temperatura del aire se registró en las instalaciones de la EBF cada 30 min en un Datalogger Testostor 171, precisión 0,1 °C a la sombra y a 1,5 m de altura.

Para estudiar el ritmo de actividad diario durante la estación seca, medido como el porcentaje de cocodrilos fuera del agua, se realizaron 63 horas de observaciones durante los meses de abril de los años 2005 y 2006, y se relacionaron con las temperaturas del aire y del agua. Para ello se ubicó un termómetro digital (Datalogger Testo 175-T2, precisión 0,1° C.) en la orilla del cuerpo de agua, compuesto por un sensor sumergido a 15 cm de profundidad y un sensor externo que registra la temperatura del aire al sol a 25 cm de altura. El termómetro se programó para registrar hora y temperatura del aire y agua cada 15 min. El observador se escondía en el bosque de galería o mata más cercano para observar, con la ayuda de un telescopio Kova 20 x 60, las entradas y salidas del agua de los cocodrilos y anotar la hora de estas actividades, para después correlacionarlas con las temperaturas medidas en ese momento. La toma de datos se llevó a cabo en Caño Macanillal y Laguna La Ramera. Todas las observaciones se realizaron sobre individuos adultos (2.5 – 4.5 m). Con este método se observaron 51 actividades de soleamiento, 37 en la mañana y 14 en la tarde, en las que se anotó la salida del agua, el periodo al sol y la entrada al agua.

8.2.2.-RITMO ANUAL DE ACTIVIDAD

Se realizaron 91 observaciones puntuales de soleamiento de ejemplares de *C. intermedius*, 30 de ellas en la estación de lluvias y 60 en la seca. No hay diferencias significativas entre el número de observaciones en la estación seca (dic-abr) y la de lluvias (may-nov) (U-Mann-Whitney; $Z=1,887$; $p=0,059$; $\alpha=0,05$). La relación entre el número de observaciones de actividad mensuales y las temperaturas mensuales promedio (figura 76), muestra que el mayor número de cocodrilos soleándose (29) se observó en abril, el mes más cálido, y el menor (0) en julio, el mes más frío. Sin embargo no hay correlación entre las temperaturas mensuales promedio y el número de observaciones realizadas en cada mes (Prueba de Spearman; $p=0,166$; $\alpha=0,05$).

Debido a que la temperatura media mensual enmascara las fluctuaciones térmicas diarias, se analizó la relación entre las observaciones de cocodrilos soleándose y la amplitud térmica mensual promedio (figura 77). No se encontró correlación con la amplitud térmica mensual del agua (Spearman; $p=0,187$, $\alpha=0,05$). La correlación entre la amplitud térmica del aire y el número de cocodrilos soleándose es estadísticamente significativa (Spearman; $p=0,049$; $\alpha=0,05$), pero el valor de r (0,577) no se considera lo suficientemente elevado como para tomarlo en cuenta.

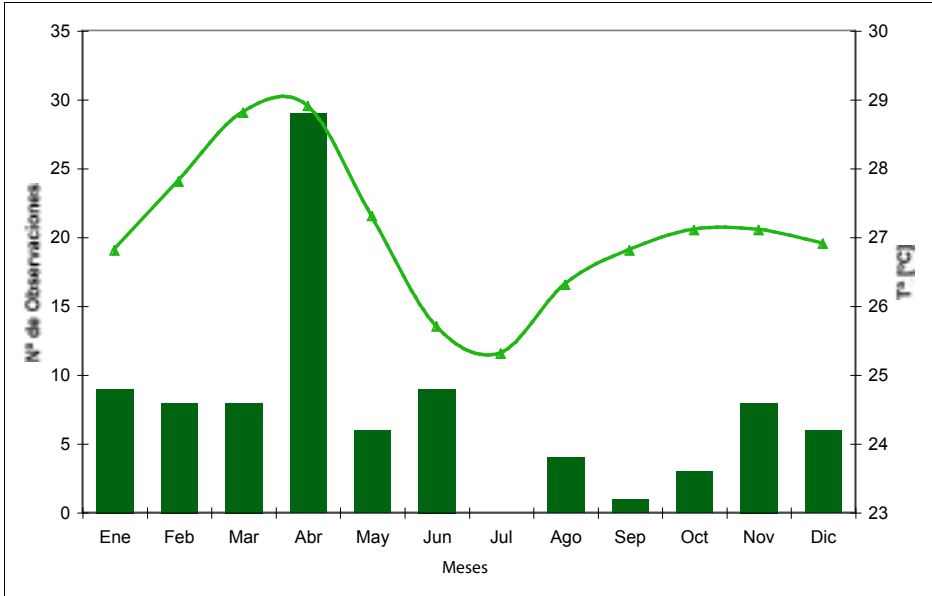


FIGURA 76. Relación entre el número de observaciones de soleamiento distribuidas por meses y de la media mensual de la temperatura del aire en San Fernando de Apure (periodo 1992-2002)

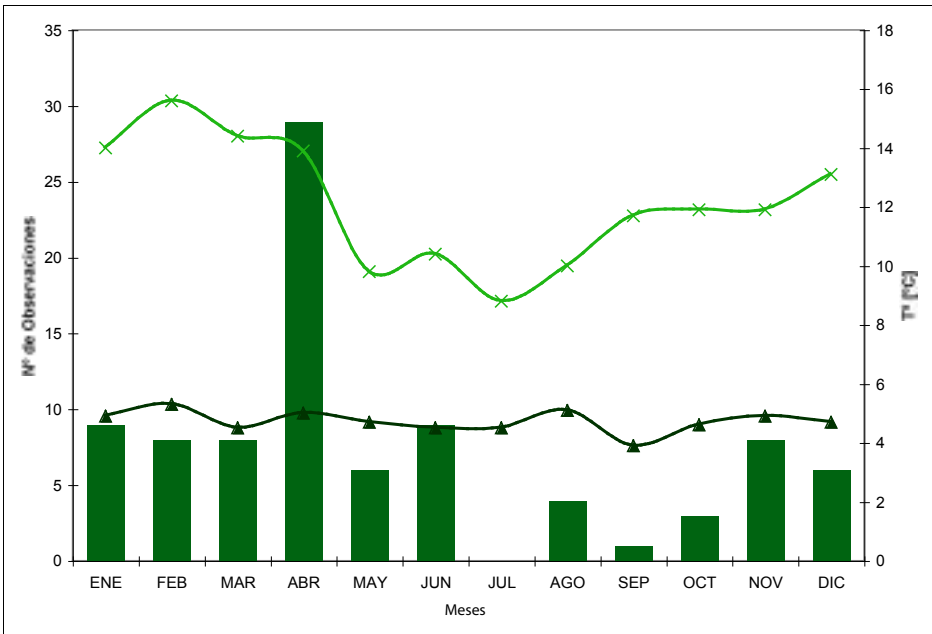


FIGURA 77. Número de cocodrilos soleándose y su relación con la media de la amplitud térmica mensual del agua (verde oscuro) en la EBF, año 2006 y del aire (verde claro) en San Fernando de Apure (1992-2002).

8.2.3.-RITMO DIARIO DE ACTIVIDAD EN LA ESTACIÓN SECA

El ritmo diario de actividad presenta dos máximos, uno entre las 9 y las 12 h y otro entre las 15 y las 18 h (figura 78). En general los cocodrilos comienzan a salir del agua a partir de las 9 h, una vez que la temperatura del aire es mayor o igual que la del agua, y se alcanza un máximo de cocodrilos soleándose entre las 11 y las 12 h. Los cocodrilos tienden a permanecer en el agua durante las horas centrales del día, evitando las máximas temperaturas del aire. A partir de las 15 h comienzan a salir nuevamente del agua, alcanzando su máximo entre las 16 y 17 h. Los cocodrilos vuelven al agua a partir de las 17 h cuando temperatura del aire es menor que la del agua.

La figura 79 muestra el ritmo de actividad de un grupo de 9 cocodrilos adultos a los que se hizo un seguimiento continuo a lo largo de los días 7 y 8 abril de 2005. A pesar de las variaciones puede apreciarse que su comportamiento sigue el patrón general descrito anteriormente. Los cocodrilos comienzan a salir del agua una vez que la temperatura del aire es mayor o igual que la del agua y se alcanza un pico en la actividad de soleamiento, con más de un 50 % de cocodrilos fuera del agua alrededor de las 11 h. Durante las horas centrales del día los cocodrilos permanecen en el agua evitando las máximas temperaturas del aire y comienzan de nuevo a solearse a partir de las 16 h cuando la temperatura del aire comienza a descender hasta alcanzar un nuevo máximo con más del 50 % de los cocodrilos fuera del agua. Cabe mencionar que el grupo de cocodrilos bajo observación estuvo alimentándose de pescado en las horas de la mañana previas a la actividad de soleamiento.

Igualmente puede apreciarse como una tormenta finaliza la actividad de soleamiento, antes de que comience a llover el aumento de la nubosidad y la presencia de un viento húmedo y frío hacen descender bruscamente la temperatura del aire mientras que apenas tienen efecto en la temperatura del agua (figura 79).

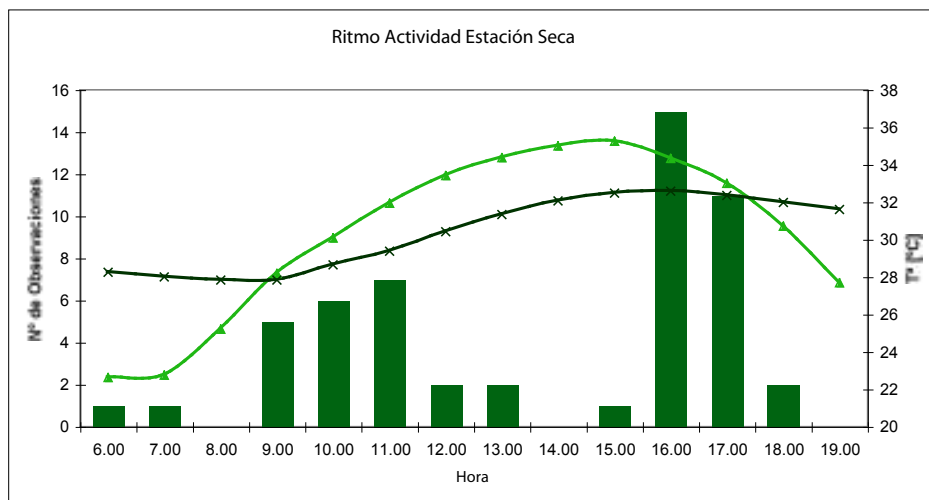


FIGURA 78.- Observaciones puntuales de soleamiento en la estación seca (Dic-Abr). En verde claro, temperatura promedio del aire durante la estación seca; en verde oscuro, temperatura promedio del agua durante la estación seca; rectángulos, nº de observaciones.

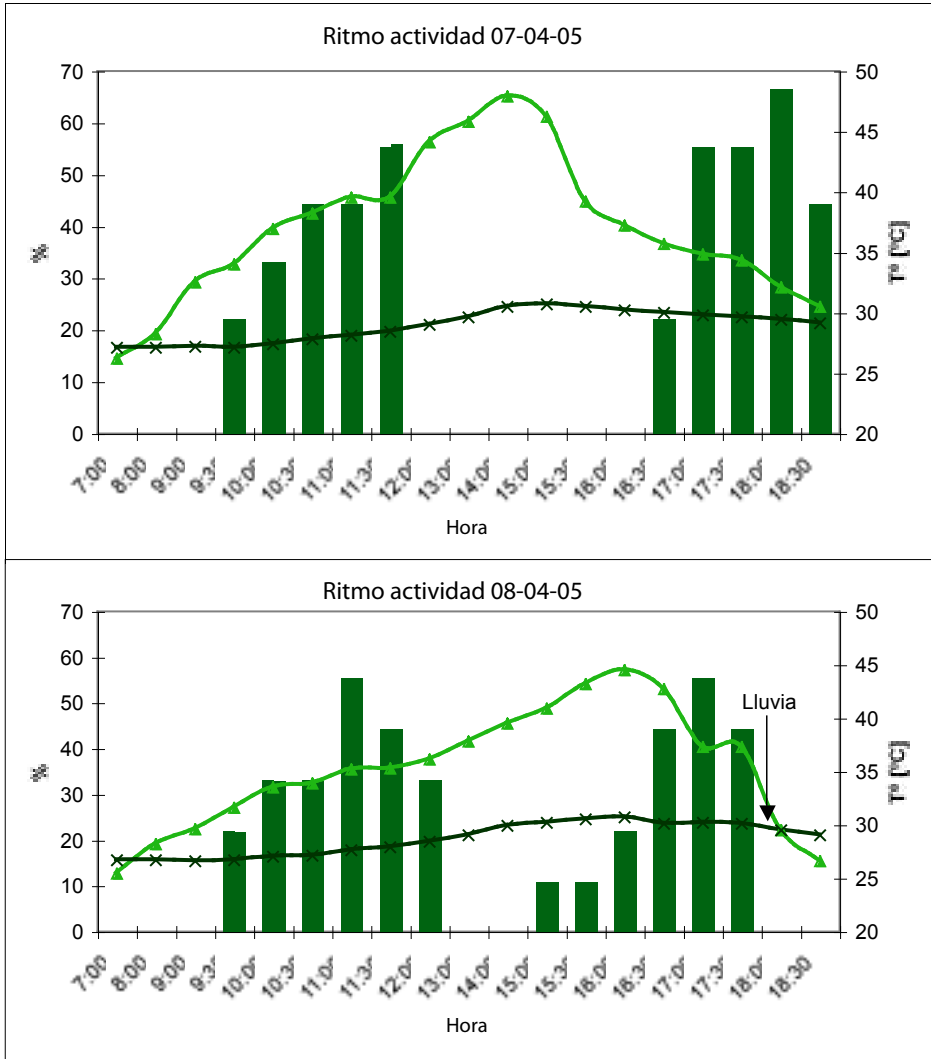


FIGURA 79. Porcentaje de cocodrilos soleándose a lo largo de los días 7 y 8 de abril de 2005 (estación seca) en la laguna La Ramera. La línea verde clara representa las temperaturas del aire tomadas al sol en el suelo (día 7) y a 25 cm de altura (día 8) y la línea verde oscura la temperatura del agua a 25 cm de profundidad.

8.2.4.-RITMO DIARIO ACTIVIDAD ESTACIÓN DE LLUVIAS

La alta nubosidad en esta estación provoca un descenso de las temperaturas del aire durante las horas centrales del día por lo que los eventos de soleamiento se distribuyen, al igual que las temperaturas, de forma más uniforme a lo largo del día y no se aprecian tan claramente los dos máximos señalados para la estación seca (figura 80).

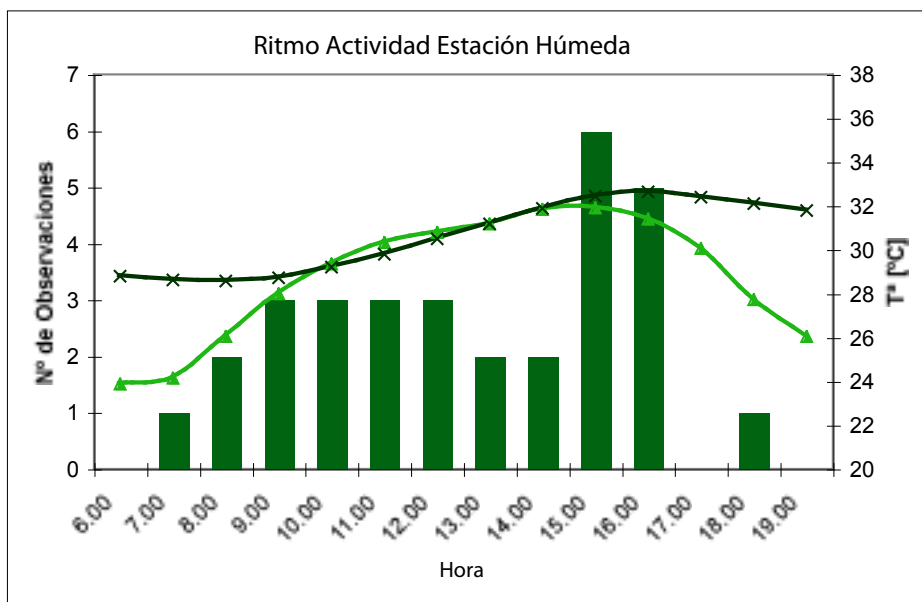


FIGURA 80. Observaciones de soleamiento en la estación de lluvias (May-Nov). En verde claro, temperatura promedio del aire durante la estación de lluvias; en verde oscuro, temperatura promedio del agua durante la estación de lluvias; rectángulos morados, n° de observaciones.

8.2.5.-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos muestran que el cocodrilo del Orinoco presenta una mayor actividad de soleamiento en la estación seca que en la de lluvias, y aunque la diferencia no es estadísticamente significativa, ha sido observada en otras especies de crocodylidos, por lo que pensamos que puede existir una base climática y/o fisiográfica que explique tal divergencia.

- La amplitud térmica es mayor en la época seca, lo que provoca que por las mañanas las temperaturas mínimas del agua sean menores, por lo que los cocodrilos tienen una mayor necesidad de solearse para aumentar su temperatura corporal, mientras que en la estación de lluvias las mínimas matutinas son más altas y por tanto más favorables.
- Las diferencias entre la temperatura del aire y la del agua son menores en la estación de lluvias (figura 80) que en la seca (figura 78), lo cual puede inducir a los cocodrilos a permanecer más tiempo en el agua en la primera. En este sentido Campos (2002) y Campos *et al.* (2005) señalan que cuando la temperatura del aire es menor o igual que la del agua, *C. yacare* permanecen en el agua, manteniendo su temperatura corporal a niveles similares a los del agua.
- Se ha observado que las tormentas provocan el cese de la actividad de soleamiento, por lo que las frecuentes precipitaciones que caracterizan la estación de lluvias

deben incidir negativamente en la frecuencia de soleamiento de los cocodrilos. Ramo (1982) y Ayarzagüena (1983) destacan este hecho en el galápagos *Podocnemis vogli* y *Caiman crocodilus* en la EBF.

- Staton y Dixon (1975) encontraron, a 200 km al norte de la EBF, un menor número de *Caiman crocodilus* soleándose en la estación de lluvias que en la seca. Otras tres especies presentan diferencias en sus ritmos de actividad dependiendo de la estación, *C. johnstoni*, *C. porosus* y *Caiman yacare* se solean menos en la estación de lluvias, quizá porque la temperatura del agua lo permita, mientras presentan una mayor ritmo de actividad en la estación seca, estrategia termoreguladora (Seebacher y Grigg 1997; Grigg *et al.* 1998; Campos 2002).
- Más de un 80 % de la superficie de la EBF se anega durante la estación de lluvias y por tanto los lugares más apropiados para solearse (playas, islas, bancos etc.) quedan bajo el agua, disminuyendo las opciones de los cocodrilos en este sentido y al mismo tiempo aumenta el hábitat acuático disponible para la especie, lo que provoca su dispersión por la sabana y dificulta su observación. También se ha observado que durante esta época los cocodrilos se solean parcialmente (ver capítulo 9 Etología) sobre la paja caimanera (*Hymenachne amplexicaulis*) o sobre la bora (*Eichhornia* sp.) dificultando la observación de los mismos. Todos estos factores influyen negativamente, como ya dijimos, en la observación del soleamiento de los cocodrilos en la época de lluvias. Seebacher *et al.* (2003c) señalan que la ausencia de lugares apropiados para el soleamiento en los pantanos influye en las temperaturas corporales medidas en *A. mississippiensis*.

Los cocodrilos del Orinoco suelen salir del agua una vez que la temperatura del aire ha superado la temperatura, hecho que también ha sido observado en *C. niloticus* (Loveridge 1984). Smith (1979) apunta que *A. mississippiensis* se dispone de forma paralela a la orilla con el dorso expuesto a la temperatura del aire y dependiendo de ésta sale a solearse o se sumerge, sugiriendo la presencia de receptores térmicos cutáneos. Este “pre-soleamiento” también ha sido observado, en algunas ocasiones, en *C. intermedius* y podría explicar el modo en que los cocodrilos determinan cuando la temperatura del aire es mayor que la del agua. Por otro lado Cott (1961) observó que los cocodrilos del Nilo comienzan a salir del agua antes del amanecer, cuando la temperatura del aire es menor que la del agua.

En la estación seca se observan dos máximos de individuos en tierra, uno entre las 9 y las 12 h y otro entre las 16 y las 18 h, de este modo evitan exponerse a las temperaturas más elevadas del día. Godshalk (1978) apunta que *C. intermedius* presentaba dos periodos de actividad, uno en la mañana y otro en la tarde, información que fue confirmada y ampliada por Ramo y Busto (1984), quienes situaron los máximos de actividad a las 10 y 16 h en el mes de diciembre en el río Tucupido. *Caiman crocodilus* y *C. yacare* también presentan dos picos de soleamiento en los Llanos de Venezuela y Pantanal respectivamente, pero por la mañana salen a solearse antes que *C. intermedius* coincidiendo el máximo de ejemplares sobre las 10 h y entre las 17 y 18 h por la tarde, como indican Staton y Dixon (1975), Marcellini (1977), Ayarzagüena (1983), Thorbjarnarson (1995), Campos (2002) y Campos *et al.* (2005). *C. niloticus* también presenta dos máximos de individuos en tierra pero a diferencia de *C. intermedius*, un elevado porcentaje de ellos (40%) permanece fuera del agua en las horas

centrales del día (Cott 1961; Hutton 1987a), seguramente debido a temperaturas más suaves durante ese periodo al tratarse de poblaciones que viven en condiciones subtropicales. En la época de lluvias el ritmo de actividad de *C. intermedius* no presenta máximos tan claros, quizá debido a que en las horas centrales del día las temperaturas del aire son más suaves y permiten a los cocodrilos permanecer fuera del agua.

Nuestras observaciones apuntan que en el mes de abril, los cocodrilos del Orinoco adultos se solean dos veces al día, patrón que no coincide que el exhibido por ejemplares de más de 32 kg de *C. porosus* (Grigg *et al.* 1998; Grigg y Seebacher 2000) los cuales sólo se solean una vez al día.

8.3. NICHOS TRÓFICOS

“Cuando se ha hartado de peces, sale a dormir a la orilla del río”

Comentario sobre la alimentación de *C. niloticus*. Plinio El Viejo (23-70 d.C.). Historia Natural.

Los estudios realizados sobre la alimentación de los cocodrilos demuestran que estos son oportunistas, consumen una amplia variedad de presas, incluso carroña, de diferentes grupos taxonómicos, desde pequeños invertebrados hasta grandes mamíferos (Cott 1961; Castroviejo *et al.* 1977; Webb *et al.* 1982; Ayarzagüena 1983; Delany y Abercromie 1986; Magnusson *et al.* 1987; Webb *et al.* 1991; Casas-Andreu y Barrios 2003 y Platt *et al.* 2007 entre otros). El tipo de alimento varía a lo largo de la ontogenia, debido a las notables diferencias de tamaño entre recién nacidos y adultos, y también varía a lo largo del año y según las áreas específicas que ocupen los cocodrilos, siempre en función de la disponibilidad existente.

En el caso de *C. intermedius* se dispone de escasa información sobre su dieta, Medem (1958; 1981) describe someramente el contenido estomacal de 11 ejemplares subadultos y adultos colectados en los ríos Ariari, Güejar y Cuminía (Colombia) y Seijas (1998) analizó 77 estómagos de juveniles procedentes del río Cojedes (Venezuela).

En este capítulo presentamos las observaciones puntuales de alimentación de *C. intermedius* obtenidas en el transcurso de otras investigaciones.

8.3.1.-METODOLOGÍA

La dieta de los cocodrilos se estudia mediante el análisis del contenido estomacal de animales sacrificados o en caso de ejemplares vivos de menor tamaño introduciendo una sonda hasta el estómago y provocando el vómito. También las observaciones directas, o en base a la información de testigos diversos, especialmente interesante en los casos de antropofagia o ataque a grandes mamíferos silvestres o domésticos. En nuestro caso el primer método es inviable debido a que se trata de una especie amenazada, y el segundo no pudo realizarse por la dificultad en observar y capturar ejemplares. Así los resultados se basan en observaciones de campo realizadas sobre ejemplares adultos, referencias de testigos y en los datos bibliográficos.

8.3.2.-RESULTADOS

Se observaron 19 cocodrilos adultos alimentándose, en 15 casos las presas fueron peces y en los 4 restantes mamíferos, 3 chigüires (*Hydrochaeris hydrochaeris*) y un oso hormiguero (*Myrmecophaga tridactyla*) (figura 81). No se observó la ingestión en el caso de los mamíferos, únicamente al ejemplar muerto en la boca del cocodrilo. También se registró un caso de canibalismo (ver capítulo 7 Mortalidad), aunque no fue presenciado.

En la tabla 26 se presenta una recopilación de datos sobre alimentación de *C. intermedius* en función de la talla.

Tabla 26. Presas consumidas por *C. intermedius* en relación a su tamaño.

Rango de tamaño (LT)	(54- 135 cm)	(150-400 cm)	Fuente
Invertebrados acuáticos			
Belostomatidae	x		Seijas (1998)
Dysticidae	x		Seijas (1998)
Hydrophilidae	x		Seijas (1998)
<i>Poppiana dentata</i> (cangrejo)	x		Seijas (1998)
<i>Macrobrum</i> sp. (camarón)	x		Seijas (1998)
<i>Thiara</i> sp. (caracol)	x		Seijas (1998)
Invertebrados terrestres			
<i>Carabidae</i>	x		Seijas (1998)
<i>Scarabaetidae</i>	x		Seijas (1998)
<i>Orthoptera</i>	x		Seijas (1998)
<i>Lepidoptera</i>	x		Seijas (1998)
<i>Hymenoptera</i>	x		Seijas (1998)
Vertebrados terrestres			
Mamíferos			
<i>Cricetidae</i> (Rodentia)	x		Seijas (1998)
<i>Dasyprocta</i> sp		x	Medem (1981)
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>		x	Este trabajo
Reptiles			
<i>Leptodeira anulata</i>	x		Seijas (1998)
Vertebrados acuáticos			
Peces			
<i>Doradidae</i>	x		Seijas (1998)
<i>Pimelodus clarias</i>		x	Medem (1981)
<i>Pimelodella chagresi</i>		x	Medem (1981)
<i>Soribum lima</i>		x	Medem (1981)
<i>Pygocentrus cariba</i>		x	Este trabajo
<i>Prochylodus mariae</i>		x	Este trabajo
<i>Mylossoma</i> sp.		x	Este trabajo
Anfibios			
<i>Leptodactylidae</i>	x		Seijas (1998)
Reptiles			
<i>C. intermedius</i>		x	Este trabajo
<i>Eunectes murinus</i>		x	Delgado (com.pers)
Aves			
<i>Phalacrocorax brasiliensis</i>		x	Medem (1981)
Mamíferos			
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>		x	Medem (1981), este trabajo

El cocodrilo del Orinoco consume una amplia variedad de presas, desde pequeños escarabajos hasta mamíferos de tamaño medio, incluyendo la práctica totalidad de los grupos taxonómicos. Lógicamente el tamaño de las presas está adecuado al tamaño del cocodrilo, los jóvenes se alimentan de invertebrados acuáticos y terrestres, anfibios y pequeños reptiles y mamíferos, mientras que los ejemplares adultos cazan peces de hasta 30 cm, anacondas de hasta 2 m (Delgado com. pers.), cocodrilos de más de 1 m y mamíferos de hasta 30 kg.

Nuestras observaciones también indican que el cocodrilo del Orinoco no desdeña la carroña de mamíferos en su dieta (figura 82), al igual que *C. moreletii* (Platt *et al.* 2007) y pueden proteger su presa, sin alimentarse de ella, por periodos de hasta 15 días.

Javier Castroviejo (com. pers.) recogió en conversaciones con los viejos llaneros y con D. Iván Darío Maldonado (Q.E.P.D.), numerosos datos de ataques a ganado y caballos, especialmente se producían con frecuencia cuando se trasladaban enormes rebaños de bovinos largas distancias desde El Frío, por ejemplo hasta Colombia. Era bien conocido que en las pozas de los pasos de los caños por donde solían cruzar los rebaños, se apostaban los cocodrilos, más frecuentemente un gran cocodrilo, que hacía desaparecer mautes y becerros, o los pequeños caballos llaneros.



Figura 81.- Arriba. Adulto con un chigüire recién muerto en la boca. Foto tomada el 21-07-06 en la Laguna de la Ramera por Pierre-Francois Burgermeister. Derecha. Ejemplar adulto de *C. intermedius* con un oso palmero (*Mymecophaga tridactyla*). Foto tomada el 29-07-06 por Eelke Visscher.





FIGURA 82.- Hembra adulta de *C. intermedius* con una carroña de chigiüre (*Hydrochaeris hydrocheris*). Foto tomada el 16-02-06 en la Laguna de los Españoles por Rafael Antelo.

8.3.3.-DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El cocodrilo del Orinoco se comporta como una especie oportunista que consume una amplia variedad de presas. Sin embargo nuestras observaciones indican cierta preferencia por una dieta ictiófaga, especialmente en la época seca, como lo demuestra la existencia de al menos dos técnicas de cazas complejas (ver capítulo 9 Etología comportamiento de pesca) encaminadas a la obtención de peces.

A pesar de la escasa información existente puede asumirse que esta especie se comporta como aquellas que han sido estudiadas con más detalle (Cott 1961; Castroviejo *et al.* 1977; Seijas y Ramos 1980; Webb *et al.* 1982; Ayarzagüena 1983; Delany y Abercromie 1986; Magnusson *et al.* 1987; Webb *et al.* 1991; Casas-Andreu y Barrios 2003). Estos estudios ponen de manifiesto el cambio del tamaño de la presa en función de él del crocodílido y una amplia gama de alimentos en su dieta, lo que resalta la importancia de los cocodrilos en las relaciones tróficas de los ecosistemas, incluyendo su papel como carroñero.

9. ETOLOGÍA

La etología de las diferentes especies de *Crocodylia* está, en general, pobremente conocida, apenas existen estudios sistemáticos sobre las pautas de su comportamiento, que por otro lado ha demostrado ser de una riqueza comparable a la de mamíferos y aves. La mayor parte de los datos disponibles en la bibliografía se encuentran dispersos e incluidos en otros aspectos de su Biología, especialmente en la reproducción y se dispone de pocos trabajos dedicados a ello en exclusiva.

Cabe destacar cuatro especies sobre cuya Etología se tiene un volumen de información aceptable. Sobre *C. niloticus* debemos señalar los trabajos de Cott (1961 y 1971), Modha (1967), Pooley (1969a, 1969b y 1977), Poley y Gans (1976), Blake y Loveridge (1987) y Kofron (1991 y 1993); sobre *C. acutus* existen los estudios de Álvarez del Toro (1974), Lang (1976b), Garrick y Lang (1977) y Medem (1981); sobre *Alligator mississippiensis* se dispone de información procedente de Kushlan (1973), Garrick y Lang (1977), Garrick *et al.* (1978), Goodwin y Marion (1978), Kushlan y Simon (1981), Hunt y Watanabe (1982) y Vliet (1989); *Caiman crocodilus* ha sido estudiado por Staton y Dixon (1975 y 1977a), Medem (1981 y 1983), Ayarzagüena (1983), Thorbjarnarson (1993, 1994 y 1995) y Ayarzagüena y Castroviejo (2008), por citar algunos de los más importantes.

Las primeras anotaciones referidas al comportamiento de *C. intermedius* fueron hechas por los cronistas de los siglos XVIII y XIX: Gumilla (1741), Humboldt (1859) y Páez (1868). En el siglo pasado encontramos los trabajos de Blohm (1948), Medem (1981 y 1983), Thorbjarnarson y Hernández (1993a y 1993b), Bonilla y Barahona (1999) y Colvée (1999). En este último trabajo aparecen los primeros elementos de un etograma sobre la especie, si bien restringido a cuestiones de territorialidad y cortejo en cautividad.

El presente estudio analiza los distintos aspectos del comportamiento de *C. intermedius*, contiene un catálogo básico de pautas de la especie que son la base de conductas más complejas relacionadas con la alimentación, ingestión del alimento, reproducción, cuidado parental, cuidado marital y defensa. El hecho de que gran parte de las observaciones hayan sido realizadas sobre individuos en libertad aumenta notablemente su interés, debido a la dificultad de poder observar en la naturaleza a esta especie tan escasa y esquiva.

9.1. METODOLOGÍA

Los resultados se basan principalmente en 135,5 horas de observación de cocodrilos silvestres con el objetivo de estudiar su comportamiento, conductas de alimentación, soleamiento, reproducción etc. en libertad, como también en cientos de observaciones puntuales de ejemplares tanto cautivos como silvestres. Con el fin de completar este apartado se ha recopilado la información etológica disponible para la especie.

9.2. ETOGRAMA

El etograma describe las pautas más sencillas y frecuentes, que unidas de manera secuencial darán lugar a la comprensión de comportamientos más elaborados. La discusión y las conclusiones, cuando proceden, se encuentran incluidas en los resultados.

9.2.1- CONDUCTAS DE MANTENIMIENTO Y TERMORREGULACIÓN

Aboyado sólo con cabeza emergida. Es la pauta más frecuente. El cocodrilo permanece flotando en el agua, con el cuerpo sumergido, y sólo la zona occipitofrontal sobresale del agua (figura 83). De este modo el cocodrilo es capaz de ver, oír y oler de la forma más discreta posible.

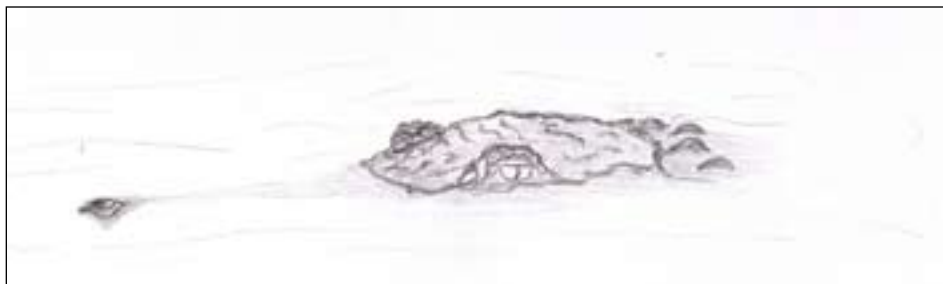


FIGURA 83.- La mayoría de los cocodrilos observados en la naturaleza adoptan la pauta aboyado sólo con cabeza emergida. Dibujo de Ana Ramos.

Aboyado con zona dorsal emergida. El cocodrilo se mantiene flotando en el agua, exhibiendo en toda su longitud la zona dorsal, incluyendo la cola (figura 84). Relacionada al menos con situaciones de amenaza, territorialidad o termorregulación.

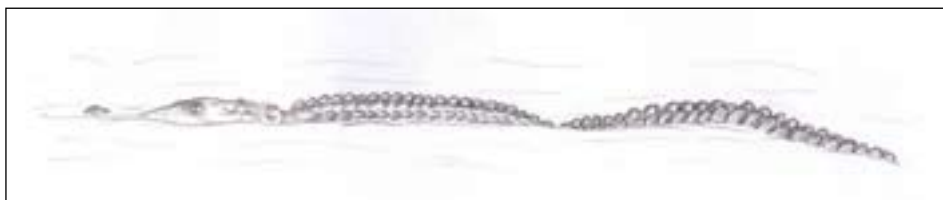


FIGURA 84.- En ocasiones los machos adultos exhiben la parte dorsal de su cuerpo en toda su longitud durante el periodo de cortejo. También puede interpretarse como una pauta de soleamiento. Dibujo de Ana Ramos.

Sumergido. El cocodrilo permanece bajo el agua sin desplazarse (figura 85).



FIGURA 85.- Subadulto de *C. intermedius* sumergido en un tanque de la EBF junto a pirañas o caribes (*Pygocentrus cariba*). Foto Tony Crocetta.

Solearse. El cocodrilo aparece en tierra, con la zona abdominal del cuerpo y la cola apoyados en el sustrato (figura 86). En época de lluvias cuando no existen playas aptas para el soleamiento, los cocodrilos subadultos y adultos pueden encaramarse a troncos que sobresalen del agua. Los recién nacidos pueden solearse sobre el cuerpo de la madre (figura 87). La posición de las extremidades y cabeza es variable:

Extremidades:

- a) Las extremidades delanteras estiradas, paralelas al cuerpo y dirigidas hacia la cabeza, las traseras perpendiculares al cuerpo, formando un ángulo de 90° C respecto a éste.
- b) Extremidades delanteras pegadas al cuerpo y dirigidas hacia la cola, mientras las traseras están pegadas al cuerpo y dirigidas hacia la cabeza.
- c) Extremidades delanteras y traseras estiradas, pegadas al cuerpo, dirigidas hacia la cola y mostrando la parte interior de manos y patas.

Cabeza:

- a) Cabeza totalmente apoyada en el sustrato, por debajo de la línea del cuerpo. La boca puede permanecer abierta o cerrada.
- b) Cabeza levantada, siguiendo la línea del cuerpo. La boca puede permanecer abierta o cerrada.

- c) Cabeza levantada por encima de la línea del cuerpo, formando un ángulo de 45° entre la cabeza y el cuerpo, extremidades delanteras perpendiculares al sustrato y estiradas. Boca abierta.



FIGURA 86.- Macho adulto de cocodrilo del Orinoco soleándose en la orilla del caño Mucuritas, Estación Biológica El Frío. Fotografía tomada por Daniel González.



FIGURA 87. Neonato de cocodrilo del Orinoco, señalado con una flecha roja, soleándose sobre el dorso de su madre. Puede apreciarse el hábitat característico de los recién nacidos, dominado por vegetación acuática del tipo *Eichhornia* sp. caño Macanillal, Estación Biológica El Frío. Foto Rafael Antelo.

Solearse parcialmente. Dos variantes:

El cocodrilo permanece perpendicular al sustrato con cabeza y tronco fuera del agua y la cola sumergida (figura 88). La cabeza está apoyada en un tronco o en la orilla. Descrito para esta especie por Bonilla y Barahona (1999), y para *Caiman crocodilus* por Ayarzagüena (1983).

El cocodrilo expone la mitad superior de cabeza, cuerpo y cola, en paralelo o perpendicular a la orilla, pero no emerge por completo, pues la mitad inferior del cuerpo permanece sumergida, se da en aguas someras, o en la orilla del cuerpo de agua.

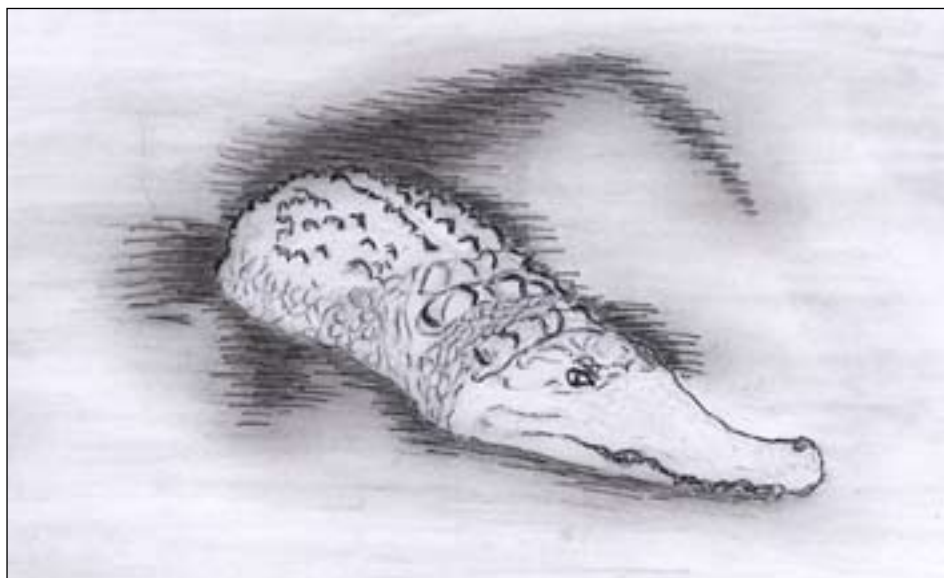


FIGURA 88. La pauta de solearse parcialmente es frecuente antes de iniciar el soleamiento o en cuerpos de agua donde las orillas no están bien definidas. Dibujo Ana Ramos.

9.2.2.- CONDUCTAS LOCOMOTORAS

Andar. Observado únicamente cuando los cocodrilos salen del agua para **Solearse**. El cocodrilo se mueve de forma pausada desplazando alternativamente una extremidad delantera y la opuesta trasera (figura 89). Este movimiento puede realizarse tanto para avanzar como para retroceder. Esta pauta debe ser la utilizada (aunque no ha podido comprobarse) en los desplazamientos que efectúan por tierra firme para cambiar de un cuerpo de agua a otro o para buscar el emplazamiento de sus nidos.

Andar rápido. Igual que el descrito anteriormente, pero realizado a mayor velocidad. Observado en individuos clase I y II en cautividad.

Galopar. En este caso mientras las extremidades posteriores impulsan el cuerpo hacia delante mientras las anteriores permanecen en el aire, y absorben el impacto de la caída. Sólo las traseras desarrollan un papel motriz. Observado en cautiverio en individuos clase

I y II, y en hembras adultas de unos 3 m, cautivas o en libertad, al defender los huevos o las crías. Ha sido descrito para jóvenes de *C. niloticus* por Cott (1961) como *galloping*, para jóvenes de *C. porosus* por Zug (1974) y para adultos de *C. johnstoni* por Webb y Gans (1982). En el caso de los adultos de *C. intermedius* es un movimiento explosivo y típicamente lo repiten 2-3 veces y a diferencia de los individuos pequeños el golpe es absorbido con las extremidades anteriores y con el pecho. Siempre que se observó las hembras tuvieron que salvar, ascendiendo, un importante desnivel (figura 90).

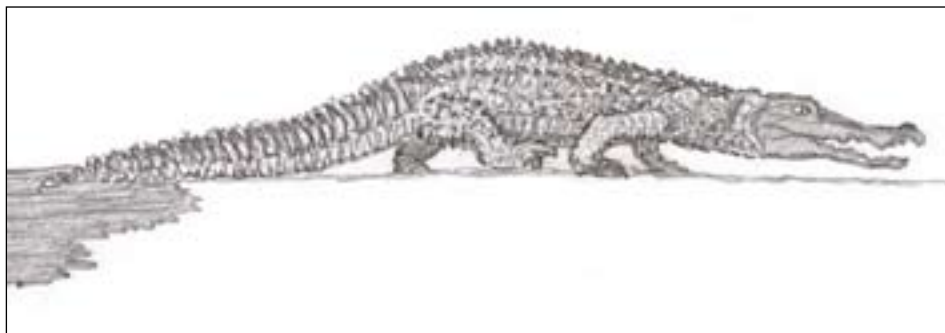


FIGURA 89. Cuando los cocodrilos no están sometidos a ninguna amenaza se desplazan por tierra andando pausadamente. Dibujo de Ana Ramos.

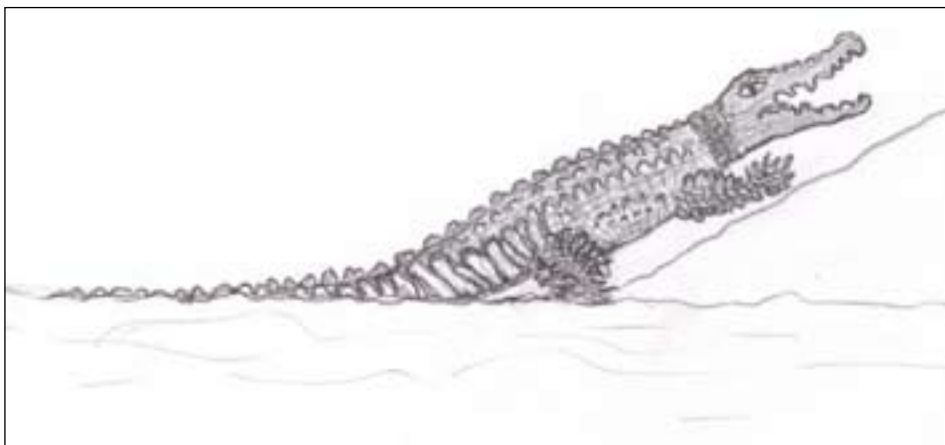


FIGURA 90. Cuando las hembras de cocodrilo del Orinoco necesitan salir de forma explosiva del agua para defender sus crías o su nido emplean la pauta galopar. Dibujo Ana Ramos.

Nadar. El cocodrilo adopta una posición fusiforme, con las extremidades delanteras y traseras pegadas al cuerpo y dirigidas hacia atrás, mientras realiza movimientos ondulatorios con la cola para propulsarse hacia delante. Cuando la profundidad lo permite, el cocodrilo puede avanzar utilizando, además de la cola, las extremidades traseras, las cuales mueve de forma alternativa. Se realiza simultáneamente con las pautas **aboyado sólo con cabeza emergida** o **aboyado con zona dorsal emergida**.

Sumergirse. Se realiza, al menos, de cinco maneras distintas, cuando está en posición de **aboyado sólo con cabeza emergida, aboyado con zona dorsal emergida, soleándose o soleándose parcialmente:**

- A. Partiendo de **aboyado sólo con cabeza emergida** toda la superficie expuesta de la cabeza se sumerge al mismo tiempo, sin inclinación alguna de la misma.
- B. Partiendo de **aboyado sólo con cabeza emergida** ésta se sumerge de forma secuencial, comenzando por la parte dorsal de la cabeza y terminando con la parte frontal. Se interpreta como que el cocodrilo aguanta con las fosas nasales fuera del agua el mayor tiempo posible para tomar aire.
- C. Tras la pauta **correr** el cocodrilo se introduce violentamente en el agua, impulsado por sus patas y deslizándose con la zona ventral (Cott 1961: *Belly run*). El cocodrilo sumerge el cuerpo pero no la cabeza, la cual mantiene levantada en un ligero ángulo apuntando con el hocico hacia arriba. Tras breves instantes el cocodrilo sumerge la cabeza de forma súbita sin variar su posición. Se interpreta como de vigilancia hacia el observador, queriendo conocer, antes de sumergirse, la situación.
- D. Al sorprender al cocodrilo **aboyado**, en cualquiera de sus dos modalidades, o **soleándose**, éste se sumerge moviendo la cola lateralmente de manera violenta, levantando gran cantidad de agua y sumergiendo en primer lugar la cabeza, y seguidamente nada buscando profundidad y distancia con el perturbador. Descrito como *Splashing* por Garrick et al. (1978).
- E. A partir de las pautas **aboyado sólo con cabeza emergida** o **aboyado con zona dorsal emergida**, el cocodrilo sumerge el hocico en primer lugar, seguido de la cola, dejando el dorso del tronco en la superficie. Se realiza antes de comenzar la **caza activa**. Sino está amenazado se realiza de forma parsimoniosa.

9.2.3.- CONDUCTAS SOCIALES

Ronquido. Sonido gutural de largo alcance (200-300 metros), corto (menos de un segundo) y grave, realizado con la cabeza elevada unos 30° sobre la superficie del agua y la boca entreabierta (figura 91). Típicamente se realiza una secuencia de 3-6 **ronquidos**. Se interpreta como un sonido de territorialidad y cortejo ya que tiene un largo alcance y provoca las respuestas de otros machos. El intercambio de **ronquidos** entre un macho cautivo de la EBF y otro salvaje que se situaba en un claro del caño Mucuritas, separados unos 230 m, era una actividad frecuente durante las noches de octubre a diciembre. Descrito para esta especie por Medem (1981), Thorbjarnarson y Hernández (1993b) y Colvée (1998), este último señala que las hembras de *C. intermedius* también emiten **ronquidos**; Álvarez del Toro (1974) para *C. acutus* y Garrick et al. (1978) para *A. mississippiensis* le atribuyen la misma función. Deraniyagala (1939) en Garrick et al. (1978) lo citan para *C. porosus* designándolo como *bellow*. Cott (1961) lo describe para *C. niloticus* y lo denomina *roar*. Por último, Whitaker y Whitaker (1990) apuntan que los **ronquidos** no son habituales en *C. palustris*.

Gruñido. Sonido gutural grave de corto alcance (10-20 m). Se interpreta como una pauta de intimidación y presenta dos variantes:



FIGURA 91. Macho adulto de *C. intermedius* emitiendo un ronquido. Tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée.

- **Gruñido Boca Cerrada.** En este caso es un sonido largo (hasta 5 segundos) que va disminuyendo en intensidad a medida que se va exhalando el aire. Si la amenaza sobre el cocodrilo se intensifica puede derivar en un **gruñido boca abierta**.
- **Gruñido Boca Abierta.** Menos grave que el anterior, de corta duración (menos de un segundo), el aire se exhala de forma súbita y va acompañado de otras pautas de intimidación (figura 92). Puede venir precedido de **gruñido boca cerrada** o de **siseo**.

Siseo. Sonido de corto alcance y larga duración (hasta 5 segundos) realizado al exhalar el aire por la boca cuando ésta se encuentra cerrada. Si el cocodrilo siente que la amenaza se hace más intensa puede concluir en **gruñido boca abierta**. Ha sido observado en hembras defendiendo el nido o las crías. Esta pauta ha sido descrita como *hiss* por Garrick y Lang (1977) y Garrick *et al.* (1978) para hembras de *A. mississippiensis* cautivas al defender sus huevos.

Burbujeo. Cuando el **siseo** se realiza bajo el agua se produce una emisión de burbujas hacia la superficie. **Burbujeo** (figura 93) puede realizarse al tiempo que emerge o que se sumerge. Considerado una pauta asociada al cortejo y territorialidad de esta especie (Thorbjarnarson y Hernández 1993a). Kofron (1991) lo describe para *C. niloticus* designándolo como *blowing bubbles*.

Chasquido de Mandíbulas. Sonido seco de medio alcance (10-30 metros) producido cuando el cocodrilo cierra la boca de forma violenta, a modo de amenaza. Puede estar

precedido de **siseo** y/o **gruñido boca abierta** y realizarse tanto en el agua como en tierra. Modha (1967) y Garrick y Lang (1977) refieren esta pauta como *jawclap* y la misma función para *C. niloticus*, *C. acutus* y *A. mississippiensis*, las hembras de *C. acutus* cautivas lo utilizan para defender su nido contra humanos.



FIGURA 92.- Hembra de cocodrilo del Orinoco emitiendo un **gruñido boca abierta** al tiempo que se abalanza sobre el investigador para defender sus crías. Se propulsa hacia delante con violentos movimientos laterales de la cola. Caño Macanillal, Estación Biológica El Frío. Fotografía Daniel González.



FIGURA 93.- Cocodrilo adulto sumergiéndose al tiempo que exhala aire por la boca produciendo burbujas en la superficie del agua. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée.

Geiser Nasal. Producido por el cocodrilo al expeler agua y aire por las fosas nasales (figura 94). Un sonido de corto alcance (5-10 m), realizado al sumergirse y utilizado para la defensa del territorio. Descrito Garrick *et al.* (1978) para *A. mississippiensis*, por Kofron (1991) para *C. niloticus* y por Colvée (1999) para *C. intermedius*. Modha (1967) señala que esta pauta se produce cuando se enfrentan dos machos de *C. niloticus*. Para Garrick y Lang (1977) *narial geysering* va acompañado de golpeo de mandíbulas en *C. acutus* y *A. mississippiensis*.



FIGURA 94.- Imagen tomada a baja velocidad que muestra a un cocodrilo, ya sumergido, realizando un **geiser nasal**. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée.

Pujido. Sonido corto (menos de 1 seg.) agudo y repetitivo, normalmente realizado por las crías de cocodrilo. Presenta dos variaciones:

Llamada de auxilio. Producido por individuos jóvenes (algunos de hasta 18 meses) al ser agarrados por el investigador, descrito por Cott (1961) para *C. niloticus*, Herzog y Burghardt (1977) lo describen como *distress call* para *A. mississippiensis*, así como Garrick y Lang (1977) para *C. acutus* y *A. mississippiensis* y Ayarzagüena (1983) y Ayarzagüena y Castroviejo (2008) para *Caiman crocodilus*. La emisión de este sonido provoca una respuesta defensiva en los adultos de esta especie, aunque no exclusivamente ligada a madre-hijo. El 29-05-05 se encontraron dos cocodrilos recién nacidos en el interior de un nido que no había sido abierto por la madre. Los neonatos fueron trasladados a otra zona donde una hembra estaba cuidando a su prole. Desde la orilla los cocodrilos permanecían en la mano del investigador emitiendo su **llamada de auxilio** y la hembra, que con seguridad no era su madre, salió al galope del agua en actitud agresiva. Los neonatos fueron depositados en tierra, avanzaron rápidamente hacia la hembra y treparon a su dorso, la hembra con las dos crías se introdujo en el agua junto al resto de la camada.

Sonido de Contacto. Producido por neonatos. En más grave que **llamada de auxilio** y sirve para señalar su posición, tanto a la madre como al resto de crías. Contribuye a mantener unido el al grupo de crías (Magnusson 1980 hatchling vocalization; Ayarzagüena 1983 llamada de contacto). Este sonido no parece estar relacionado específicamente con el reconocimiento entre hermanos. El 27-06-05 se introdujeron, en un tanque de la EBF, 53 cocodrilos recién nacidos, los cuales provenían de 4 puestas diferentes. El nido de procedencia de cada uno de ellos se podía identificar por una marca de color en la cabeza. Una vez en el agua los cocodrilos comenzaron a emitir su **sonido de contacto**, dando como resultado la formación de 3 grupos en 3 esquinas distintas del tanque, cada grupo estaba integrado por una mezcla de crías procedentes de las 4 nidadas.

Cola arqueada. Se parte de **aboyado sólo con cabeza emergida**. El cocodrilo arquea la cola levantándola por encima de la superficie del agua (figura 95). Esta pauta la realizan los machos cuando se encuentran unos frente a otros y la consideramos como una señal de amenaza. Es componente importante de los comportamientos de territorialidad y cortejo. No pudo ser observada directamente en el desarrollo de este estudio debido a la cautela característica de la especie. Referido por Medem (1983), Thorbjarnarson y Hernández (1993b) y Colvéé (1999). Descrito en Garrick *et al.* (1978) para *A. mississippiensis* y por Kofron (1991) para *C. niloticus*. Garrick y Lang (1977) describen esta pauta (*tail arched posture*) como de alerta en *A. mississippiensis* y *C. acutus*. Ayarzagüena (1983) y Ayarzagüena y Castroviejo (2008) también describen la **cola arqueada** en *Caiman crocodylus* y sin embargo le otorgan un significado de amenaza.



FIGURA 95.- Macho de *C. intermedius* realizando la exhibición de **cola arqueada**. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvéé.

Meneo de la cola. Son movimientos laterales y pausados de la cola cuando ésta se encuentra en posición cola arqueada, al igual que en caso anterior lo realizan los machos frente a otro macho. No observado en este estudio, tomado de Thorbjarnarson y Hernández (1993b) y Colvéé (1999). Descrito como *tail wagging* por Garrick *et al.* (1978) para *A. mississippiensis*.

Movimiento súbito de cola. Realizado cuando el cocodrilo está por completo en tierra o bien con la cola en el agua. Se produce un movimiento brusco, lateral y ondulatorio de la cola a modo de amenaza (figura 96). Cuando el cocodrilo se encuentra sobre el nido, arroja arena al agresor (no sabemos si de forma voluntaria), si la cola está en el agua, se desata un pequeño oleaje. También lo realizan cuando no hay arena ni agua que agitar. Pooley (1969b) y Whitaker y Whitaker (1990) observaron esta pauta en hembras de *C. niloticus* y *C. palustris* defendiendo su nido frente a humanos. Kofron (1991) describe un comportamiento similar asociado al cortejo de *C. niloticus*.



FIGURA 96.- Hembra de cocodrilo del Orinoco defendiendo su nido, pueden apreciarse los violentos movimientos de su cola que provocan turbulencias en el agua, entendemos como de intimidación. Caño Matiyure, Hato El Cedral. Fotografía tomada por César Barrio.

Roce de mandíbulas, cuello y flancos (RMCF). Implica contacto físico entre dos cocodrilos de distinto sexo. Se realiza durante el cortejo, los cocodrilos rozan suavemente con la mandíbula cerrada las mandíbulas, el cuello y los laterales de su pareja (figura 97). Descrito para esta especie por Thorbjarnarson y Hernández (1993b) y Colvéé (1999);

para *C. moreletii* y *C. acutus* por Álvarez del Toro (1974) y Lang (1976b) y para *C. niloticus* por Kofron (1991). El significado de esta pauta puede estar relacionado con la excitación sexual.



FIGURA 97.- Pareja de adultos mantenidos en cautividad en Estación Biológica El Frío. Los ejemplares rozan suavemente sus hocicos como paso previo a la cópula. Fotografía Rafael Antelo.

Cuerpo inflado. El cocodrilo toma aire y lo mantiene en su interior aumentando momentáneamente su volumen (figura 98). Pauta de intimidación. Realizado por hembras que defienden a sus crías ante la presencia del investigador. Descrito por Garrick y Lang (1977) y Garrick *et al.* (1978) como *inflated posture* para *A. mississippiensis* y Colvée (1998) para *C. intermedius* como una pauta previa a la agresión, tanto en machos como en hembras.

Vueltas. Realizado por dos cocodrilos de distinto sexo, es parte del cortejo y precede a la cópula. La pareja nada en círculos al unísono, aunque no de forma coordinada (figura 99). Ya mencionado para esta especie por Thorbjarnarson y Hernández (1993a) y Colvée (1999). Pauta descrita por Garrick y Lang (1977) para *A. mississippiensis* y *C. acutus* como *circling*.

Vibraciones dorsales subauditables (VDS). El macho emite una señal acústica infrasónica que produce burbujas que rompen la lámina de agua que lo rodea (figura 100). Entendemos que su significado en la defensa del territorio y cortejo. No observado en este estudio, tomado de Thorbjarnarson y Hernández (1993b) y Colvée (1999). Descrito por Garrick y Lang (1977) para *C. acutus*, también por Garrick y Lang (1977), Garrick *et al.* (1978) y (Vliet) 1989 como *subaudible vibration* para *A. mississippiensis* y por Ayarzagüena (1983) para *Caiman crocodilus*, las hembras de estas especie tampoco exhiben esta pauta, por lo que parece exclusiva de los machos. Según Vliet (1986) *A. mississippiensis* emite esta señal a una frecuencia de unos 10 Hz., inaudible para el oído humano.



FIGURA 98.- Hembra de cocodrilo → del Orinoco con su prole amenaza el investigador inflando su cuerpo, sin duda para proteger a las crías. Caño Macanillal, Estación Biológica El Frío. Fotografía Rafael Antelo.



FIGURA 99. Esta pareja de adultos en → pleno cortejo, nada dando vueltas en la estación de cría de la EBF. Foto Rafael Antelo, EBF.

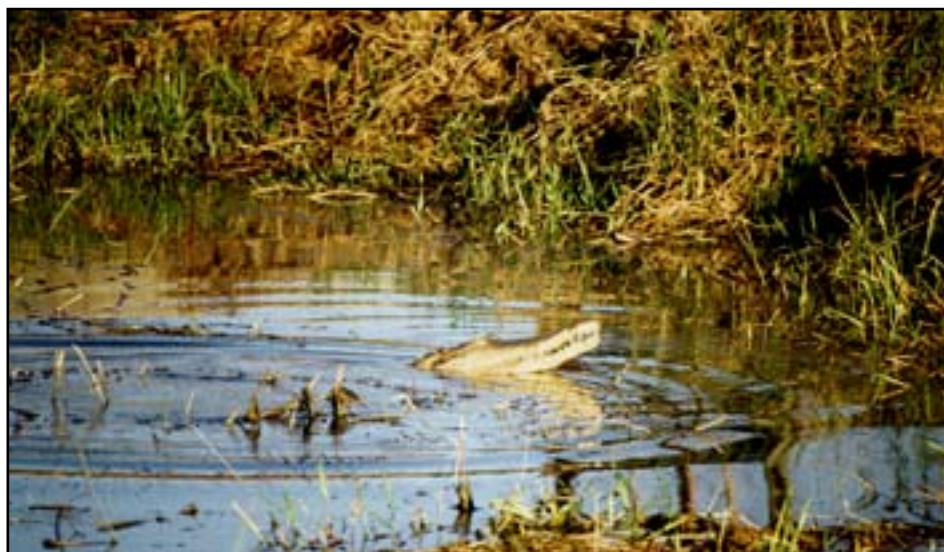


FIGURA 100. Macho adulto realizando una exhibición de vibraciones dorsales subaudibles. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée.

Golpeo de agua con la cabeza. Sonido producido cuando el cocodrilo golpea la superficie del agua con la mandíbula inferior al tiempo que cierra la boca (figura 101). Es un sonido seco de largo alcance, ya que se escucha a más de 100 m de distancia. Se diferencia del **chasquido de mandíbulas** en que va precedido de las pautas **cuerpo inflado**, **cola arqueada**, **meneo de la cola** y en algunos casos también incluye **vibraciones dorsales subaudibles** (Colvée 1999), es una pauta asociada al cortejo y la territorialidad también descrita para otras especies. Álvarez del Toro (1974) lo cita en *C. moreletii*, Kofron (1991) en *C. niloticus*, Whitaker y Whitaker (1990) señalan que en *C. palustris* esta pauta la realizan ambos sexos. Garrick y Lang (1977) observaron esta pauta en *C. acutus* dirigida hacia un macho intruso. Según Garrick *et al.* 1978 y Vliet 1989 el golpeo de agua con la cabeza (*headslapping*) de *A. mississippiensis* puede escucharse en un radio de 150 m.

Giros: No es estrictamente una pauta social, ha sido observado como técnica defensiva en cautividad. El cocodrilo una vez ha sido inmovilizado o agarrado con un lazo gira sobre sí mismo hasta 3 y 4 veces para tratar escapar. También se ha observado en situaciones de estrés, al vaciar las piscinas de los cocodrilos y comenzar a agarrarlos, los cocodrilos pueden morderse mutuamente en la boca y quedar en esa posición durante varios minutos. Si uno de ellos decide ejecutar los **giros** puede partir la mandíbula inferior o superior del rival. Descrito como *slow roll* por Cott (1961) para *C. niloticus* que emplea esta pauta para arrancar pedazos de carne de presas grandes tales como hipopótamos *Hippopotamus amphibius*. Álvarez del Toro (1974) describe un comportamiento similar para *C. acutus*. Es muy probable que *C. intermedius* emplee esta pauta para matar, trocear y descuartizar grandes presas tales como caballos, vacas o venados (*Odocoileus virginianus*). *C. moreletii* parece que no ejecuta esta pauta cuando trata de descuartizar grandes mamíferos (Platt *et al.* 2007).



FIGURA 101.- Macho adulto realizando una exhibición de golpeo de agua con la cabeza. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvée.

9.2.3.1- PERCEPCIÓN PAUTAS SOCIALES

En *C. intermedius* los sonidos constituyen el canal que más importancia tiene para interactuar con otros seres vivos, seguido del visual y del táctil (tabla 27). Según Garrick y Lang (1977), las pautas vocales son más importantes en *A. mississippiensis* que en *C. acutus* y *C. niloticus*, éstos deducen que en los ambientes de los humedales de abundante vegetación, incluso bosques que ocupa el primero, es más adecuado el uso de señales sonoras que las visuales, mientras que en los hábitats abiertos ocupados por las otras dos especies las señales visuales son más eficaces. Kofron (1991) estudió dos temporadas reproductivas de un grupo de más de 60 *C. niloticus* en el río Runde (Zimwabwe), y sólo en tres ocasiones observó pautas vocales, lo que indica la poca importancia que las vocalizaciones tienen para esta especie. De acuerdo con nuestras observaciones y la bibliografía podemos afirmar que el uso de señales sonoras es habitual en *C. intermedius*, quien vive en ambientes con abundante vegetación circundante, tales como bosques de galería, matas y un largo etcétera. Colvée (1999) estudiando el comportamiento de grupos reproductivos cautivos de cocodrilo del Orinoco, señala la existencia de 8 pautas acústicas por 6 visuales, pero admite que en base a la frecuencia con que se utilizan, ambos canales pueden tener la misma importancia.

Machos y hembras presentan pautas sociales comunes, pero los primeros exhiben cuatro pautas exclusivas: **cola arqueada**, **meneo de la cola**, **vibraciones dorsales subaudibles** y **golpeo de agua con la cabeza**, que son precisamente las asociadas a los comportamientos

de territorialidad y cortejo. Los ronquidos aunque observados con frecuencia por Colvée (1998) en hembras, consideramos que es una pauta más frecuente en machos. Thorbjarnaron y Hernández (1993b) observaron esta pauta en hembras en cautividad, pero sólo en respuesta a explosiones. En nuestro caso sólo fue observado en una ocasión (ver en este capítulo **cuidados maritales**) y no fue asociado al cortejo ni territorialidad.

TABLA 27. Muestra las pautas sociales descritas y las clasifica en función de los canales sensitivos que las perciben (visual, sonoro o táctil) y el sexo que las realiza.

	Visual	Sonoro	Táctil	Machos	Hembras
Ronquido		X		X	X
Gruñido		X		X	X
Siseo		X		X	X
Burbujeo	X	X		X	X
Chasquido	X	X		X	X
Geiser nasal	X	X		X	X
Distress Call		X		X	X
Sonido contacto		X		X	X
Cola Arqueada	X			X	
Movimiento súbito de cola	X			X	X
RMCF			X	X	X
Inflado cuerpo	X			X	X
Meneo de la cola	X			X	
VDS	X	X		X	
Golpeo de mandíbulas	X	X		X	

9.3. COMPORTAMIENTOS

Se describen a partir de la suma de las conductas o pautas ya descritas, siendo por tanto más complejos que los anteriores.

9.3.1.- COMPORTAMIENTOS DE CAZA.

Caza activa. El cocodrilo acecha a sus presas manteniéndose en continuo movimiento. Tras las pautas **aboyado sólo con cabeza emergida** o **aboyado con zona dorsal emergida**, y **Sumergirse E** (ver apartado 9.2.2 sumergirse), el cocodrilo adopta una posición de “U” invertida, en la cual sólo el tronco del animal permanece fuera del agua. En esta posición se observan movimientos oscilantes del cuerpo que van de adelante hacia atrás, los cuales pueden variar, o no, la posición del cocodrilo, y al mismo tiempo oscilaciones laterales de izquierda a derecha, provocadas por desplazamientos laterales de la cabeza, al estilo de la técnica de caza utilizada por la espátula (*Ajaia ajaja*). La caza puede finalizar con un brusco estiramiento corporal que lanza al cocodrilo hacia delante capturando, o no, su presa (figura 102). Esta técnica siempre ha sido observada en aguas someras y parece corresponder con un tipo de caza subacuática, pero que

puede apreciarse en parte debido a la escasa profundidad. Los movimientos laterales de la cabeza han sido descritos como un tipo de caza subacuática en diferentes especies de crocodílidos, Platt y Brantley (1991) en *A. mississippiensis* y en *Caiman crocodilus* (Thorbjarnarson 1991 en Thorbjarnarson 1993). Fleisman y Rand (1989) y Davenport *et al.* (1990) señalan que en la caza subacuática tanto *Caiman crocodilus* como *C. porosus* utilizan el tacto en lugar de la vista para detectar a sus presas y coincide con lo que sucede con *C. intermedius* en su ambiente natural, donde la turbidez de las aguas dificulta la localización de las presas mediante la vista, por lo que ejecutan continuos movimientos laterales de cabeza para detectar a sus presas.

Esta conducta de caza ha sido observada en ejemplares adultos, y tiene una duración variable de entre 10 y 150 segundos, tiempo transcurrido entre **Sumergirse E** y la finalización, exitosa o no, de la caza. La presa obtenida siempre han sido peces. **Caza activa** fue observada en 40 ocasiones, de las cuales 2 fueron exitosas, es decir, un 5 %.

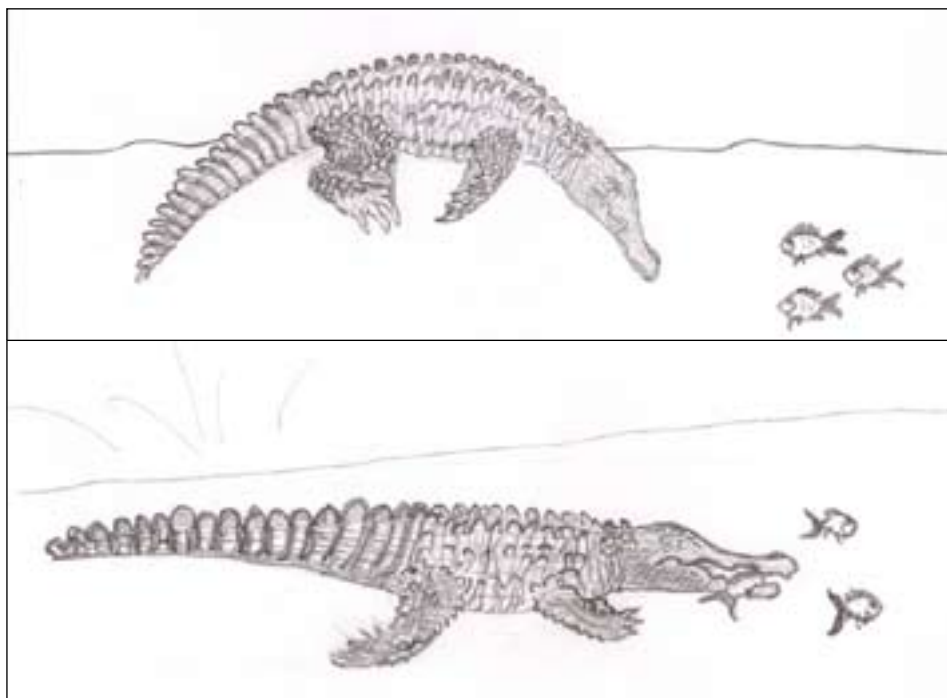


FIGURA 102. En la parte superior de la figura se aprecia la primera fase de la cacería, con el cocodrilo en forma de “U” invertida. En la parte inferior se observa al cocodrilo con todo el cuerpo estirado y atrapando un pez. Dibujo Ana Ramos.

Corral semicircular corporal. Partiendo de la posición **aboyado con zona dorsal emergida** el cocodrilo se dispone perpendicular a la orilla en la que apoya la mandíbula, la cual actúa como eje de giro del cocodrilo que comienza a curvarse hacia un lado mientras mueve la cola lateral y de forma lenta de un lado a otro hasta completar un

semicírculo con su cuerpo. Finalizada esta fase el cocodrilo está totalmente apoyado en el sustrato, en posición curvada, con la boca y la cola en tierra y un espacio con agua entre la orilla y su cuerpo, en dicho espacio el cocodrilo ha conseguido encerrar cierto número de peces (figura 103) y lentamente gira la cabeza con la boca abierta hacia el interior del semicírculo con el objetivo de capturar alguno de las presas que quedaron atrapadas entre su cuerpo y la orilla.

Este comportamiento se realiza en aguas someras con alta concentración de peces, situación típica en el llano a finales de la estación seca. Ha sido observado 4 veces, siempre realizado por cocodrilos adultos, y en una sola ocasión el cocodrilo consiguió su objetivo, obteniéndose un porcentaje de éxito para esta técnica del 25%. Esta técnica de caza ha sido descrita en *C. niloticus* por Graham y Beard, (1973) y Guggisberg (1972), ambos en Grenard (1990), por Medem (1981) para *C. intermedius* y por Schaller y Crawshaw (1982) para *Caiman yacare*. Thorbjarnarson (1993) describe esta técnica para *Caiman crocodilus* y señala un 11,3 % de éxito sobre 37 intentos observados.

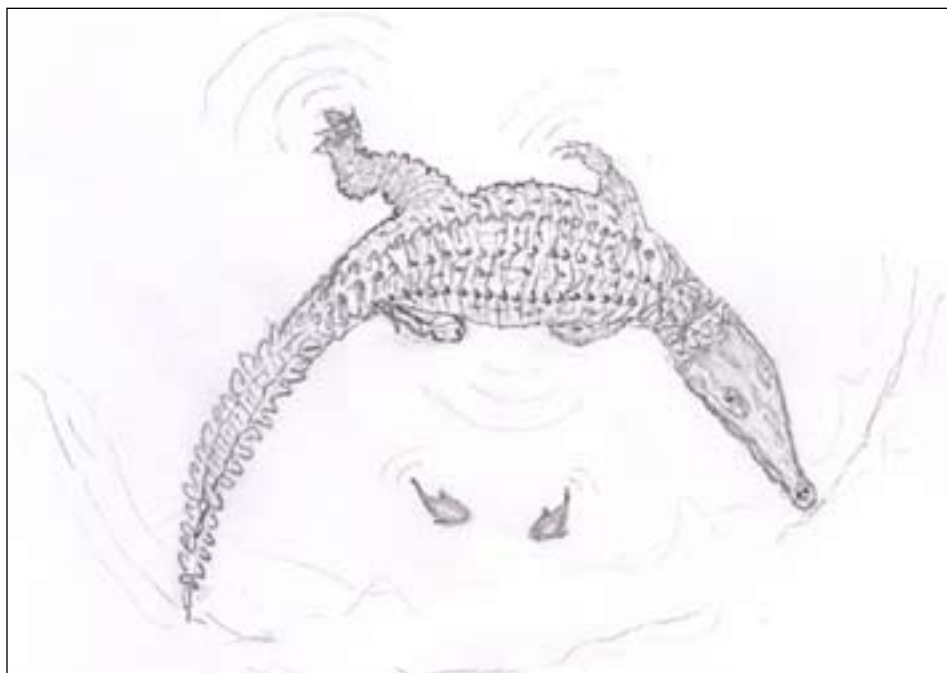


FIGURA 103. Fase final de la caza mediante la técnica de corral semicircular corporal. La imagen ilustra el momento en que el cocodrilo ha completado el encierro de los peces entre su cuerpo y la orilla. Dibujo Ana Ramos.

Caza a la espera: En este caso el cocodrilo se sitúa en los estrechamientos de cursos de agua y chorros por los cuales los cardúmenes de peces se ven obligados a pasar. En la EBF estos puntos son las compuertas que permiten al paso de agua a través de los terraplenes o las rupturas naturales de los mismos. El cocodrilo adopta las pautas **aboyado sólo con cabeza emergida** o **aboyado con zona dorsal emergida** con la boca bien abierta esperando que

algún pez caiga en su boca, momento en el que cierra rápidamente las mandíbulas atrapando al pescado (figura 104). Su efectividad es cercana al 100%. Se practica al inicio y al final de la estación de lluvias. Cuando la sabana está inundada, el volumen de agua es tal que no puede ser utilizada al igual que cuando la sabana está seca, por razones obvias.



FIGURA 104. Cocodrilo del Orinoco adulto practicando caza a la espera en una de las compuertas de la EBF. Fotografía tomada el 18-11-08 por Edouard Paiva.

Caza subacuática: Se desconoce la técnica concreta que utiliza el cocodrilo al que no vemos para este tipo de caza, pero que constatamos cuando emerge con la presa en la boca. Quizás emplee la técnica de **caza activa** que ya ha sido comentada. Ayarzagüena (com. pers.) señala que un juvenil de esta especie introducido en un acuario de más de 150 litros, con abundantes (más de 500) peces tropicales del tipo *guppies* (*Poecilia reticulata*) se situaba en el fondo del mismo con la boca abierta a la espera de un pez pasara cerca de la boca para atraparlo, lo cual realizaban con notable efectividad, consumiendo la totalidad de los peces en dos días.

La **caza subacuática** ha sido observada en ejemplares adultos en libertad y en jóvenes en cautiverio, ya que en ocasiones se les suministra pescado vivo (*Hoplosternum* sp.) en las piscinas. En libertad se registraron 13 observaciones exitosas, en 11 de ellas capturaron peces y en las dos restantes chigüires (*Hydrochaeris hydrochaeris*). En ambos casos los chigüires eran subadultos que estaban nadando en la misma laguna y presuntamente fueron cazados por el mismo individuo, un macho adulto de aproximadamente 4 m de

LT; en el primer caso el chigüire fue mordido en la pata trasera y arrastrado bajo el agua donde murió presumiblemente ahogado. En el segundo caso el chigüire fue mordido en el tronco, lo que supuso su muerte casi instantánea. Sin embargo en ninguno de los casos los roedores fueron consumidos en el momento, y días después se observaba a los cocodrilos con la carroña en la boca. Se desconoce si llegaron a ser comidos. Se observaron otros 2 cocodrilos adultos, en otras tantas ocasiones, con los cadáveres de un chigüire y de un oso hormiguero (*Myrmecophaga trydactyla*), pero no se presencié la cacería, si es que la hubo. En todos los casos los cocodrilos estuvieron varios días moviendo de sitio las carroñas, sin alimentarse de ellas. Esta actitud de no ingerir la presa tras haberla cazado resulta extraña ya que la información procedente de individuos en cautividad indica que los cocodrilos adultos son físicamente capaces de desgarrar la carne de chigüires y osos hormigueros. Cott (1961) y Álvarez del Toro (1974) ponen en duda que *C. niloticus* y *C. acutus* almacenen las presas más grandes para alimentarse de ellas cuando están parcialmente descompuestas, sin embargo nuestras observaciones con *C. intermedius* apuntan en ese sentido. Una posible explicación, que no ha sido observada, es que utilicen el cadáver a modo de cebo para atraer ciertas especies de peces carnívoros como las pirañas *Serrasalmus* sp. y de este modo alimentarse de ellas. Staton y Dixon (1975) mencionan un caso de un ejemplar de *Caiman crocodilus* alimentándose de un chigüire muerto.

Caza por orientación acústica: Observada únicamente en cautividad, tanto en jóvenes como en adultos. Al lanzar al cocodrilo un trozo de alimento, éste reacciona moviendo la cabeza lateralmente y atrapando la presa una vez que el mencionado trozo ha golpeado la superficie del agua o del suelo produciendo el correspondiente sonido. En libertad se ha observado un comportamiento semejante al lanzar terrones al agua donde previamente se había sumergido un cocodrilo. Este comportamiento ha sido descrito para el caimán de anteojos o baba (*Caiman crocodilus*) por Ayarzagüena (1983) y Ayarzagüena y Castroviejo (2008). En este tipo de caza deben intervenir los receptores de presión presentes en las mandíbulas de los cocodrilos y que son capaces de detectar pequeñas alteraciones en la superficie del agua circundante (Soares 2002).

Caza por golpe de cola: Descrito por Medem (1981). Utilizado contra mamíferos de tamaño mediano tipo venado (*Odocoileus virginianus*), báquiro (*Tayasu pecari*), chigüire, perro (*Canis lupus familiaris*) o cerdo (*Sus domesticus*). La técnica consiste en empujar hacia la boca a estos animales con un golpe de la cola lateral.

Caza en el aire: Descrito por Medem (1981). El cocodrilo es capaz de atrapar en el aire a peces del género *Pseudoplatystoma*, cuando tratan de escapar de algún peligro. En cautividad se han observado individuos de las clases I y II intentando atrapar en el aire, sin éxito, insectos voladores (odonata) y pequeños passeriformes conocidos como Güitío de agua, *Certhiaxis cinnamomea*. También ha sido descrito por Cott (1961) para *C. niloticus*.

Caza con cebo: Descrito por Medem (1981). El cocodrilo regurgita una sustancia oleaginosa que atrae a las “sardinias”. El 29-09-03 se observó en el caño Mucuritas la aparición de una espuma de color blanco en un punto donde segundos después aboyó un cocodrilo adulto, aunque no hubo ningún intento de alimentación por parte de este.

9.3.2.- INGESTIÓN DEL ALIMENTO

Muerte de la presa: Los peces de tamaño mediano, hasta 35 cm de LT, mueren por la simple presión mandibular. En el caso de chigüires ha sido explicado en el punto 9.3.1 (caza subacuática) como se produce la muerte.

Colocación del alimento para ser ingerido. Sólo ha sido observado para peces, si mantiene el pescado agarrado entre las mandíbulas en posición perpendicular a éstas, el cocodrilo abre y cierra la boca repetidas veces al mismo tiempo que golpea suavemente a la presa hasta que esta queda con la cabeza apuntando hacia el interior de la boca para alojarlo en la región gular. Si el pez no ha muerto de la primera dentellada puede escapar coleando entre sus mandíbulas. Este proceso se realiza normalmente en el agua, aunque en dos ocasiones se observó como dos cocodrilos salían completamente a tierra para colocar e ingerir el alimento, quizá para evitar que el pez se escape en el agua y se ponga fuera de su alcance.

Ingestión. El cocodrilo saca la cabeza completamente del agua formando un ángulo de hasta 30° con la horizontal y engulle el alimento. En tres ocasiones se ha observado que el cocodrilo saca también la cola fuera del agua, adoptando una posición de “U” (figura 105), y es en ese momento cuando se produce la ingestión. De este modo el cocodrilo facilita el paso del alimento por el tracto digestivo.

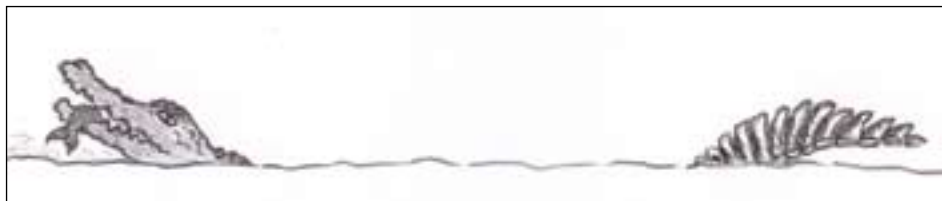


FIGURA 105. Para facilitar la ingestión del alimento los cocodrilos tienden a levantar la cabeza y en ocasiones la cola. Dibujo Ana Ramos.

9.3.3.- COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

TERRITORIALIDAD Y CORTEJO.

Observable a lo largo del año, comienza a hacerse llamativo en el mes de octubre, finalizando la época de lluvias. De acuerdo con Medem (1981), Thorbjarnarson y Hernández (1993b), Colvée (1999) y nuestras propias observaciones, una exhibición típica de territorialidad y cortejo en cautividad incluye las siguientes pautas: **cola arqueada**, **meneo de la cola**, **ronquidos** de 1-4 con el primero de mayor intensidad, **vibraciones dorsales subaudibles** previas y simultáneas a los **ronquidos**, **golpeo de agua con la cabeza** (1-3) y finaliza con **burbujeo** (figura 106).

Este despliegue, compuesto de señales visuales y sonoras es similar al descrito para otras especies de crocodílidos (Garrick y Lang 1977; Garrick *et al.* 1978; Vliet 1989; Whitaker y Whitaker 1990), aunque con variaciones a nivel de especie. Cabe destacar que los **ronquidos** en esta especie constituyen un elemento fundamental de este comportamiento, ausente en los pavoneos de *C. acutus* y *C. niloticus* (Garrick y Lang 1977), estos mismos

autores señalan que *A. mississippiensis* es más proclive a utilizar esta pauta vocal que las dos especies mencionadas, por lo que al menos en este punto *C. intermedius* se asemeja más a *A. mississippiensis* que a dos especies taxonómicamente más afines. Por otro lado la **secuencia golpeo de agua con la cabeza-ronquidos** es exclusiva de los cocodrilos del nuevo mundo, *C. intermedius*, *C. moreletii* y *C. acutus* (Senter 2008).



FIGURA 106.- Macho adulto en plena exhibición de cortejo con la cola arqueada mientras realiza un golpeo de agua con la cabeza. Fotografía tomada en Agropecuaria Puerto Miranda por Salvador Colvé.

Este comportamiento tiene dos funciones, establece y mantiene territorios reproductivos frente a otros machos y al mismo tiempo llama la atención de las hembras indicándoles su posición, tamaño y jerarquía social. *A. mississippiensis* exhibe una serie de pautas similar que ha sido definida como *Bellowing* (Garrick et al. 1978; Vliet 1989), con la diferencia de que el golpeo de agua con la cabeza forma parte de un despliegue distinto. Kofron (1991) señala las siguientes pautas para el cortejo y cópula de *C. niloticus* en libertad: **burbujeo, geiser nasal, golpeo de agua con la cabeza, movimiento súbito de cola y cola arqueada**, pero no indica secuencia estereotipada alguna. En libertad se ha observado otras dos series de pautas: **aboyado con zona dorsal emergida, siseo y burbujeo o ronquidos (2-5), golpeo de agua con la cabeza (2) y gruñido**. El 27-11-02 un cocodrilo macho de 390 cm de LT recorrió por la noche unos 200 m. de tierra firme, hasta introducirse, rompiendo la valla metálica, en una jaula vacía y contigua a la de los reproductores de la EBF (1 macho de 405 cm de LT y dos hembras adultas). Ambos machos salieron del agua y se situaron uno frente a otro, separados por una valla metálica, y en esa situación intercambiaban **gruñidos, ronquidos y siseos** mientras las hembras

permanecían en el agua impasibles. Finalmente, y a pesar de múltiples intentos, el invasor no pudo romper la vaya metálica que los separaba y durante la noche siguiente abandonó la jaula. En este sentido Lang (1976b), Garrick y Lang (1977) y Garrick *et al.* (1978) señalan que los machos de *C. acutus* y *A. mississippiensis*, defienden sus territorios contra otros machos, pero que las hembras se mueven impunemente por los territorios de éstos.

CÓPULA

Se describe este comportamiento en base a observaciones realizadas en cautividad y a los datos aportados por Thorbjarnarson y Hernández (1993b) y Colveé (1999), ambos en condiciones de cautiverio. La cópula se produce aproximadamente dos meses antes de la realizar la puesta de los huevos. El apareamiento implica señales visuales, acústicas y táctiles. El despliegue descrito en el apartado anterior atrae a la hembra hacia el macho y comienzan los patrones **roce de mandíbulas, cuello y flancos, vueltas, siseos y burbujeo**, acciones que realizan tanto el macho como la hembra y que finalizan la fase de cortejo. Lang (1976b), indica que en *C. acutus* es la hembra quien inicia el cortejo y lo mismo apunta Kofron (1991) para *C. niloticus*. Garrick y Lang (1977) afirman que tanto machos como hembras de *C. acutus* y *A. mississippiensis* pueden iniciar el cortejo. En algunos casos es el macho de *C. intermedius* quien se acerca a la hembra emitiendo **vibraciones dorsales subaudibles** y se repite la secuencia descrita. A continuación comienza la fase de cópula, el macho, generalmente, hunde a la hembra y se coloca en posición lateral enrollando su cola en la de la hembra y colocando de este modo las cloacas enfrentadas. En esta postura macho y hembra se sumergen y emergen alternativamente durante un promedio de 3,28 min, produciéndose la cópula. En ciertos casos es la hembra quien se coloca sobre el macho. Según Garrick y Lang (1977) son los machos de *C. acutus* y *A. mississippiensis* quienes montan a la hembra. Álvarez del Toro (1974), indica que la cópula de *C. moreletii* dura entre 5 y 10 min, mientras que Kofron (1991) señala que la cópula de *C. niloticus* tiene una duración variable de entre 10 y 120 s, y que normalmente es el macho quien se coloca sobre la hembra. Whitaker y Whitaker (1990) apuntan que la cópula en *C. palustris* se dilata entre 5 y 15 min.

EXCAVACIÓN DEL NIDO, PUESTA Y APERTURA DEL NIDO.

Estos comportamientos no han sido observado en este estudio, por lo que se recopila la información presente en Thorbjarnarson y Hernández (1993b), Colveé (1999) y Sigler (2007) obtenida de ejemplares cautivos. Por otro lado, sí hemos podido observar en libertad ciertas conductas previas y posteriores a la construcción y apertura del nido. Entre 3 y 4 semanas antes de poner sus huevos, las hembras de *C. intermedius* realizan salidas nocturnas por tierra buscando los futuros emplazamientos de sus nidos, y realizando intentos de apertura, excavaciones de poca profundidad (ver capítulo 10 reproducción), que realizan entre 3 y 8 días antes de la puesta. *C. acutus* también realiza salidas nocturnas por tierra en los días previos a la anidación (Álvarez del Toro 1974). La excavación del nido y puesta se realiza durante la noche o a primera hora de la mañana (figura 107).

La hembra se sitúa sobre el montículo de arena y excava con los miembros posteriores, apartando la arena extraída con la cola y patas traseras. Este proceso se dilata entre 1,2 y 2 horas. Finalizada la excavación la hembra sitúa la cloaca sobre el agujero, con los miembros traseros dirigidos hacia la cola y situados a lo largo del cuerpo y la boca

ligeramente abierta. Las contracciones pélvicas que provocan la salida de los huevos se suceden irregularmente con un lapso de tiempo de entre 20 y 90 segundos. La puesta tiene una duración comprendida entre 50 y 73 minutos y una vez concluida la hembra vuelve a tapar el nido usando los miembros posteriores alternativamente. Una vez rellenado el agujero, la hembra compacta la arena caminando sobre él, dejándose caer lenta y repetitivamente o con movimientos de la cola.



FIGURA 107. Hembra de cocodrilo del Orinoco momentos antes de realizar la puesta de huevos, obsérvese la cloaca hinchada. Fotografía tomada a las 2.00 am por Edouard Paiva en la orilla de la Laguna La Ramera.

Álvarez del Toro (1974) indica que las hembras de *C. acutus* se comportan agresivamente a la hora de defender el nido contra otras hembras, según Colvée (1999) y este trabajo este es también el comportamiento de las hembras cautivas de *C. intermedius*. Sin embargo nuestras observaciones en libertad sugieren que en caso de producirse este comportamiento debe ser poco intenso, ya que se ha encontrado que en la mayoría de los casos las playas de arena (ver capítulo 10 reproducción) son compartidas por varias hembras, el caso más notable fue observado en el año 2005 cuando 5 hembras anidaron en un área de 6 m de diámetro (28 m²) resultando en 0,21 nidos/m². La anidación comunal o gregaria ha sido citada para *C. niloticus* (Cott 1961), *C. johnstoni* (Webb *et al.* 1983c) *C. acutus* (Soberón *et al.* 2002) y *Caiman latirostris* (Larriera 2002).

Al igual que sucede a la hora de excavar el nido, una semana antes del nacimiento ciertas hembras realizan visitas nocturnas al mismo, presumiblemente con objeto de determinar

el momento en que las crías están preparadas para abandonar el huevo. Aparentemente la emisión de **sonidos de contacto** por parte de las crías estimula a la hembra a abrir el nido, retirando la arena del mismo con las extremidades delanteras y apartándola con las traseras. Las crías son recogidas suavemente por la hembra con la boca, alojadas en la región gular y transportadas hasta el agua. En libertad, los restos de huellas encontrados en los nidos sugieren una conducta similar. Normalmente los recién nacidos son conducidos a la zona con agua más cercana con vegetación acuática (*Eichhornia* sp.) y de ribera, aunque si ésta presenta un bajo nivel, pueden transportarlos a una distancia de hasta 100 m. La bibliografía indica que el proceso de apertura del nido se realiza en una sola sesión, sin embargo se ha observado que este proceso puede realizarse al menos en dos sesiones. El 03-05-04 a las 15.30 h se encontró un nido abierto por un cocodrilo adulto y en el que permanecían dos crías recién nacidas completamente desenterradas e inmóviles (figura 108). Al inspeccionar la zona se pudo comprobar que en la orilla del caño, a 25 m del nido se encontraban al menos 15 cocodrilos recién nacidos, vigilados a una distancia de unos 10 m por la presunta madre. Dos días más tarde, se realizó una nueva visita al sitio y se observó que la hembra había ampliado el diámetro de la excavación y éste contenía huevos rotos con restos frescos de la membrana vitelina, pero sin señales de depredación. Un nuevo conteo de crías desde la orilla reveló la presencia de al menos 25 recién nacidos. Este comportamiento de dosificar la apertura de nido posibilita la supervivencia de más crías, ya que según nuestras observaciones en cautividad, es muy poco frecuente que todas las crías de una misma nidada nazcan el mismo día, hemos observado lapsos de hasta cuatro días, debido a que algunas presentan un desarrollo más avanzado que otras.



FIGURA 108. Nido abierto por la hembra, se observan sus huellas, restos de huevos y dos neonatos. Es posible que la aparición del investigador impidiera a la madre conducir las crías hasta el agua. Orilla del caño Macanillal, EBF, foto Rafael Antelo.

Nuestras observaciones sugieren que la apertura del nido por parte de la hembra es imprescindible para la supervivencia de las crías, ya que éstas no son capaces de ascender por sí solas a través de la capa de arena que los cubre. El 11-02-05 se visitó un nido de *C. intermedius* silvestre del que se colectaron 36 huevos para incubarlos artificialmente y en el que se dejaron 9 huevos para que continuara la incubación natural. El 23-04-05 se observaron huellas de cocodrilo adulto sobre el nido, sin embargo el 29-05-05 esos huevos permanecían aún en el nido sin que hubieran sido depredados ni desenterrados por la madre, por lo que se procedió a abrir el nido. Se encontraron dos cocodrilos vivos situados 10 cm por encima de los huevos, que a juzgar por la apertura umbilical habían nacido entre 7 y 10 días atrás (figura 109).



FIGURA 109.- Aspecto de la apertura umbilical de dos neonatos que estuvieron sepultados por un periodo de unos 10 días antes de ser desenterrados por el investigador. Foto Samuel Maldonado.

Los cocodrilos se encontraban en aparente buen estado, aunque algo flacos y parece poco probable que hubieran sido capaces de superar por sí solos los 45 cm de arena que todavía les cubrían. Los restantes 7 huevos del nido no eran viables. El 25-05-06 se decidió abrir un nido que contenía huevos debido a que, a pesar del tiempo transcurrido, la madre no había procedido a ello. El nido contenía 9 huevos que no habían sido colectados, se encontró un cocodrilo vivo, con la cabeza fuera del huevo, 2 huevos no fecundados y 7 cocodrilos muertos, podridos, (figura 110) aunque en apariencia su desarrollo fue completo, ya que todos los huevos presentaban las características perforaciones realizadas desde dentro al momento del nacimiento. Las crías probablemente no pudieron salir por completo del huevo debido al peso de la arena.



FIGURA 110. Los huevos de este nido no fueron desenterrados por la madre provocando la muerte de 7 nonatos (abajo), sólo uno consiguió sobrevivir (arriba) probablemente debido a que su desarrollo fue más lento.

Se da la particularidad de que los dos nidos mencionados son los más alejados de la orilla en la EBF, a unos 25 m, cuando el resto de nidos distan entre 1 y 4 m. La distancia al agua y el bajo número de crías, quizás pueda explicar que la madre no haya abierto el nido; al estar ésta en el agua, como es habitual, probablemente no pudo percibir el sonido de contacto. Cott (1971) y Pooley y Gans (1976) señalan que las crías de *C. niloticus* no son capaces de abandonar el nido sin que éste sea abierto por la madre, mientras que Soberón *et al.* (2002) observaron neonatos de *C. acutus* abandonando, sin asistencia materna, los nidos excavados en playas. Platt *et al.* (2008) señalan que las hormigas causaron la muerte de recién nacidos de *C. moreletii* en nidos formados por montículos de palos y hojas que las madres no abrieron.

Pooley (1977) afirma que el **sonido de contacto** estimula la apertura del nido por parte de las hembras, mientras que Cott (1971) y Magnusson (1980) indican que en *C. niloticus* y en *C. porosus* los **sonidos de contacto** no son el primer estímulo para abrir

el nido, sino que responde a la inducción mecánica de la madre, que subiéndose al nido o golpeándolo, provoca los sonidos de contacto que a su vez incitan a la hembra a abrir el nido. Recientemente Vergne y Mathevon (2008) han demostrado que el **sonido de contacto** estimula la apertura del nido por parte de hembras cautivas de *C. niloticus*.

9.3.4.- CUIDADO PARENTAL.

DEFENSA HUEVOS

En libertad. Cuando una hembra de cocodrilo está cuidando un nido con huevos y detecta la presencia del investigador exhibe las siguientes pautas: **aboyado sólo con cabeza emergida, aboyado con zona dorsal emergida y sumergido** (figura 111).



FIGURA 111.- Hembra de cocodrilo del Orinoco vigilando su puesta a orillas de la laguna de la Ramera. Foto Rafael Antelo, EBF.

Excepcionalmente (3 casos sobre más 100) puede proceder con cuerpo inflado e impulsarse hacia delante con rápidas y cortas sacudidas de la cola mostrando la cabeza y el pecho al tiempo que emite un **gruñido**. Este conjunto de pautas se interpreta como de intimidación, más que de ataque, hacia nosotros, ya que siempre han sido realizadas en el agua a una distancia superior a 3 m. Sin embargo cuando se trata de potenciales depredadores no humanos, la hembra sí sale del agua en actitud agresiva con la intención de atacar, tal y como se observó el 10-03-06 a las 21.50 h, cuando un oso palmero que caminaba por las inmediaciones de un nido de cocodrilo con huevos y vigilado por una hembra, se asustó con la presencia de nuestro vehículo y salió huyendo en dirección al nido, momento en que la hembra salió del agua emitiendo un **gruñido** y un **chasquido de mandíbulas**, pero el oso consiguió escapar. El mencionado oso no tenía cola, circunstancia nada habitual, que permitió reconocer a ese ejemplar en concreto como el mismo que en al menos dos

ocasiones más había depredado huevos de cocodrilo antes de este incidente. Es posible incluso que la pérdida de la cola fuera debida al mordisco de un cocodrilo defendiendo sus huevos. Parece probable que las hembras identifiquen al oso hormiguero como un depredador de sus huevos y es por ello que tienen esa actitud agresiva hacia ellos.

En cautividad: Las dos hembras cautivas de la EBF mostraron una actitud más agresiva hacia nosotros cuando estaban vigilando los huevos, saliendo completamente del agua de forma súbita, ejecutando las pautas **siseo, gruñido, chasquido de mandíbulas y movimiento súbito de cola** y permaneciendo sobre el nido hasta que nos retiráramos del mismo. Las hembras cautivas están más acostumbradas a la presencia humana y probablemente por falta de temor exhiben estas pautas más agresivas y sin duda más disuasorias. El grado de agresividad de las hembras frente al hombre se discute más adelante.

REPARACIÓN NIDO

Este comportamiento no ha sido observado, pero ciertos indicios indican que las hembras de *C. intermedius* son capaces de restaurar las condiciones originales del nido una vez que han sido alterados por depredadores. Crawshaw y Schaller (1980), Ayarzagüena (1983) y Hunt (1989) describen un comportamiento semejante para *C. yacare*, *C. crocodilus* y *A. mississippiensis*. En cuatro ocasiones se encontraron en las inmediaciones de un nido que había sido colectado parcialmente por nosotros y en el que la hembra vigilaba los huevos restantes, restos de huevos de cocodrilo depredados. Sin embargo el nido se encontraba tapado y con huellas de cocodrilo adulto sobre el mismo, al abrir de nuevo el nido se encontraron más huevos depredados y algunos sanos, por lo que se deduce que el depredador no pudo comerse todos los huevos debido, quizá, a que la hembra lo puso en fuga y esta posteriormente volvió a tapar el nido y protegerlos. Sólo en una de estas cuatro ocasiones los huevos que se salvaron de la depredación culminaron con éxito su incubación, mientras que en las otras tres oportunidades los nidos volvieron a ser depredados, esta vez por completo. En ningún caso fue reparado un nido que perdió toda la puesta.

DEFENSA NEONATOS

Las hembras de cocodrilo silvestres permanecen junto a las crías que defienden de forma agresiva, exhibiendo las pautas **cuerpo inflado, siseo, gruñido y chasquido de mandíbulas**. A diferencia de la defensa del nido, si la perturbación continua, la hembra puede salir del agua mediante un corto **galope** y realizar **chasquido de mandíbulas y movimiento súbito de cola** (figura 112).

De acuerdo con nuestras observaciones las crías permanecen 2-3 meses con la madre antes de dispersarse. El periodo que pudimos constatar de permanencia más prologada fue de 104 días en la Laguna de Ramera. Codazzi (1841), refiriéndose a los neonatos de cocodrilo del Orinoco sostiene que “las madre los protege teniéndolos siempre arrimados á las orillas durante tres meses...” Thorbjarnarson y Hernández (1993b) observaron un periodo máximo de 8 semanas de cuidado parental en el río Capanaparo.

Álvarez del Toro (1974) señala que las crías de *C. acutus* permanecen 5 semanas al cuidado de la madre; según Cott (1971) y Pooley (1977) en *C. niloticus* el periodo de permanencia de las crías con las madre es de 81 días y 2 meses respectivamente; Webb

et al. (1977) apuntan que las hembras de *C. porosus* permanecen con las crías hasta 2 meses y medio y Whitaker y Whitaker (1990) señalan un periodo de 2 meses en *C. palustris*. Hunt y Watanabe (1982) señalan que las crías de *A. mississippiensis* pueden permanecer un máximo de 2 años bajo los cuidados de la madre; en este sentido Staton y Dixon (1977a) Ayarzagüena (1983) y Ayarzagüena y Castroviejo (2008) indican, para la región de Los Llanos venezolanos, un periodo máximo de 1,5 años antes de la dispersión de las crías de *C. crocodilus*. En *C. yacare* en Pantanal, Cintra (1989), apunta un periodo de 6 meses. Es de destacar el prolongado periodo de permanencia con sus madres de las especies de la familia Aligatoridae en comparación con las de Crocodylidae. Con este fin han desarrollado una serie de pautas exclusivas de esta familia cuya función es mantener el grupo unido y evitar agresiones ínter específicas (Ayarzagüena y Castroviejo 2008).



FIGURA 112.- Amenazadora hembra de cocodriilo del Orinoco que se encontraba junto sus crías y al percibir la presencia humana salió violentamente del agua tras realizar un corto galope. Foto Samuel Maldonado, Laguna de La Ramera, EBF.

AGRESIVIDAD DE LAS HEMBRAS REPRODUCTORAS HACIA HOMBRE

El grado de protección de las hembras de *C. intermedius* hacia sus nidos y crías parece variar individualmente, sin embargo consideramos que la perturbación humana y el miedo a los humanos juegan un papel determinante. Según se expone en la tabla 28 las hembras cautivas de la EBF son agresivas hacia el ser humano defendiendo el nido antes de poner los huevos, una vez puestos, y aún más cuando están protegiendo a su prole. Estas hembras han pasado toda su vida en cautividad, por lo que no temen a los hombres. En segundo lugar tenemos a las hembras silvestres de la EBF, que pasaron 1-2 años de su vida en cautividad y llevan años independientes y en plena naturaleza. En la EBF los niveles de perturbación pueden considerarse como mínimos y ciertas hembras vigilan

y cuidan sus huevos y casi todas a sus crías. Por último las hembras presentes en el río Cojedes no defienden sus huevos, ni se muestran agresivas cuando se colectan sus crías (Ayarzagüena y Seijas com. pers.), quizá debido al alto grado de perturbación humana al que se ven sometidas en esta área. Seijas (1998) señala que los cuidados maternos en el Cojedes son más intensos en aquellas zonas con menor influencia humana y viceversa.

TABLA 28. Distintos grados de agresividad hacia el hombre en distintas poblaciones de hembras de *C. intermedius*. Un (+) indica comportamiento protector agresivo y (-) ausencia del mismo.

	Defensa Nido	Defensa Huevos	Defensa Crías
♀ Cautivas EBF	+	+	+
♀ Silvestres EBF	-	+	+
♀ Silvestres Cojedes	-	-	-

Las hembras silvestres de la EBF exhiben, a nivel individual, variación en sus comportamientos maternos (tabla 29) por lo que hay otros factores que influyen en sus conductas independientes del factor humano. Incluso una misma hembra, dependiendo del año, puede variar su conducta defensiva. Este cambio de actitud también ha sido observado en hembras de *Caiman crocodilus* (Ayarzagüena 1983).

TABLA 29. Diferencias en el comportamiento materno de hembras silvestres presentes en la EBF.

Comportamiento	Nº obs.	%
Protege playa pero no pone huevos	1	4,1
Pone huevos pero no los protege	16	41
Pone huevos y los protege	23	59
Pone huevos y abre nido	6	75
Pone huevos y no abre nido	2	25
Abre nido y cuida crías	5	83
Abre nido y no cuida crías	1	17

Para determinar la protección de los huevos se comprobó la presencia/ausencia de un ejemplar adulto en las cercanías del nido en el momento de colectar los huevos. Sin embargo en *C. intermedius* lo habitual es que la atención de las hembras sobre el nido vayan disminuyendo a medida que avanza la incubación, y es raro la hembra que los vigila durante todo este periodo. La cifra de nidos abiertos es baja debido a que llegado el momento de la eclosión gran parte de los nidos habían sido colectados o depredados (ver capítulo 7 mortalidad). Seijas y Chávez (2002) encontraron que un 47,7 % sobre 44 grupos de crías estaban atendidos por un adulto, porcentaje muy bajo en comparación a lo

que sucede en la EBF, pero como ellos mismo apuntan esta cifra debe estar subestimada, ya que las hembras probablemente se sumergían al escuchar el ruido del motor de la lancha.

El porcentaje de hembras de *C. intermedius* que protegen sus huevos (59 %) en la EBF es elevado si se compara con otras especies: Joanen (1969) indica que sólo el 9% de las hembras de *A. mississippiensis* defienden activamente el nido. Según Goodwin y Marion (1978), las hembras de *A. mississippiensis* no hacen frente a las personas para defender el nido ni las crías. Sin embargo Kushlan (1973) y Kushlan y Kushlan (1980), indican que las hembras de esta misma especie sí defienden el nido de manera agresiva contra la perturbación antrópica; Hunt (1989) apunta que un 39 % de las hembras de *A. mississippiensis* protegen su nido de intrusiones humanas y un 58 % de esos nidos sobrevivió a la depredación.

Staton y Dixon (1977a), Ayarzagüena (1983) y Ayarzagüena y Castroviejo (2008) señalan que un 42,4 % de las hembras de *Caiman crocodilus* protegen sus huevos en ambientes de baja perturbación humana; en este sentido Crawshaw y Schaller (1980) indican que algunas hembras de *C. yacare* defienden el nido ante los humanos de manera agresiva, pero que al ser molestadas cesan en ese comportamiento, algo similar a lo que sucede con las hembras cautivas de *C. palustris* (Whitaker y Whitaker 1990). Blake y Loveridge (1987) afirman que hembras salvajes de *C. niloticus* no defienden sus nidos frente humanos, comportamiento que sí es usual en hembras cautivas debido a que están acostumbradas a la presencia humana.

Como puede apreciarse incluso dentro de una misma especie las porcentajes de hembras que protegen sus nidos son muy variables, y deben estar controlados por factores genéticos y la incidencia de las perturbaciones humanas.

9.3.5 - CUIDADOS MARITALES

El 30-03-06 se observó en la naturaleza un comportamiento no descrito para ninguna especie de cocodrilido. Un cocodrilo macho adulto de aproximadamente 4 m de LT cazó un chigüire, que mató en pocos segundos, empleando la técnica de **caza subacuática**. El cocodrilo recorrió nadando unos 300 m con la presa en la boca hasta llegar a las inmediaciones de un nido que a pesar de no contener huevos estaba siendo vigilado desde hacía 2 meses por una hembra de unos 350 cm de LT. El macho soltó voluntariamente el chigüire frente a la hembra, quien lo agarró con la boca y se alejó unos metros. El macho **aboyó sólo con cabeza emergida** de nuevo junto a la hembra, y ésta emitió un **ronquido** y volvió a alejarse del macho nadando para dejar a la presa flotando en el agua. La pareja permaneció 165 minutos soltando y agarrando el cadáver alternativamente, pero sin ningún tipo de violencia entre ellos y en ningún momento trataron de alimentarse de él. Al caer la noche se interrumpieron las observaciones y el chigüire permanecía flotando cerca de ambos cocodrilos. Al amanecer del día siguiente el chigüire seguía flotando vigilado de cerca por la hembra y ya no se observó la presencia del macho. Esta es la primera observación que sugiere que los machos de cocodrilo pueden llevar alimento a hembras que están cuidando el nido, comportamiento que sí es habitual en ciertas especies de aves y mamíferos.

9.3.6.- COMPORTAMIENTOS DEFENSIVOS

Al tratar de agarrar un cocodrilo este puede reaccionar con las siguientes pautas: **andar rápido, galopar** (clases I y II), ambos para huir del peligro. Si el animal se encuentra acorralado puede reaccionar emitiendo la siguiente serie de pautas: **gruñido, chasquido y golpe súbito de cola**. Una vez ha sido capturado puede emitir la **llamada de auxilio** (hasta 18 meses de edad) y realizar **giros**.

9.4. CONCLUSIÓN

En general las pautas y comportamientos descritos en este trabajo para *C. intermedius* siguen los mismos patrones de los ya descritos para otras especies del género (Cott 1961; Álvarez del Toro 1974; Lang 1976b; Garrick y Lang 1977; Garrick et al. 1978; Kofron 1991; Vliet 1986; Whitaker y Whitaker 1990). Del mismo modo los comportamientos relacionados con el cortejo y alimentación coinciden con los ya descritos por otros autores para esta especie (Medem, 1981; Thorbjarnarson y Hernández 1993a y b y Colvéé 1999). Sin embargo hemos descrito ciertas pautas y comportamientos únicos para esta especie, (galope de ejemplares de 3 m de LT, caza activa, apertura del nido dosificada y cuidados maritales) lo que sugiere que aún nos queda mucho por conocer sobre la Etología de los cocodrilos.

10. REPRODUCCIÓN

“Produce huevos del tamaño de los de un ganso, y, por alguna clase de instintiva prudencia, siempre los deposita fuera del alcance del río Nilo durante su máxima crecida anual”

Comentario sobre la reproducción de *C. niloticus* según Plinio El Viejo (23-70 d.C.). Historia Natural.

La reproducción es uno de los aspectos más relevantes en la vida de cualquier vertebrado, las fases previas a la cópula acarrear cambios fisiológicos, etológicos, y en algunos casos incluso morfológicos que han llamado la atención del hombre desde tiempos inmemoriales. Los cocodrilos no son una excepción y durante este periodo su presencia se vuelve más conspicua y pueden perder en parte su miedo hacia el hombre. Las hembras abandonan el medio acuático para construir o excavar los nidos que albergarán la puesta, que será cuidada durante más de dos meses.

La importancia económica de los cueros de ciertas especies incrementa el interés por conocer y optimizar la reproducción tanto en libertad como en cautividad. La suma de estos factores da como resultado que la reproducción sea el episodio biológico más y mejor estudiado, como lo demuestra la abundante bibliografía.

Las características básicas de la reproducción están descritas para las poblaciones del cocodrilo del Orinoco de Venezuela y Colombia, tanto en libertad como en cautividad. El misionero jesuita José Gumilla realizó y publicó (1741) las primeras observaciones sobre la reproducción del cocodrilo del Orinoco, aportando información sobre su cronología, anidación y comportamiento de los progenitores. Los trabajos de Medem (1958, 1981 y 1983) aportan muchos datos sobre cronología, tamaños de puesta, dimensiones y temperatura del nido y ofrece las primeras descripciones del comportamiento de cortejo y territorialidad en cautividad. Durante los estudios para determinar el estado de las poblaciones de *C. intermedius* en Venezuela, Godshalk (1978), Ayarzagüena (1987) y Thorbjarnarson (1987) realizaron algunas descripciones de nidos encontrados durante el transcurso de sus investigaciones. La cría en cautiverio de esta especie se vio impulsada debido a su escasez en la naturaleza, lo que generó varios trabajos que tratan aspectos reproductivos de la especie en cautividad, (Ramírez *et al.* 1977; Ramo *et al.* 1992; Thorbjarnarson y Hernández 1993 a y b; Seijas 1994; Lugo 1995; Seijas 1995; Colvée 1999 y Ramírez-Perilla y Urbano 2002). A partir de la década de los 90 aparecen trabajos sobre la reproducción en las poblaciones salvajes venezolanas: en el río Cojedes (González-Fernández 1995; Seijas y Chávez 2002; Ávila-Manjón 2008); en el río Capanaparo (Thorbjarnarson y Hernández 1993a y b); en el río Manapire (Jiménez-Oraá *et al.* 2008); y en los ríos Cravo Norte y Ele, Colombia (Bonilla y Barahona 1999).

Este trabajo aporta los primeros datos sobre la reproducción de *C. intermedius* en la nueva población de la EBF, basada en el programa de introducción de subadultos. Se

utiliza el sistema de rancheo para acelerar el crecimiento de la población, los huevos se colectan de ejemplares salvajes y se incuban en las instalaciones de la EBF. Al combinar datos de reproducción en libertad y cautividad durante cinco periodos de cría, creemos que este trabajo es el más completo sobre la reproducción de esta especie. Aporta información detallada sobre la cronología, fechas de puesta, periodos de incubación, fechas de nacimiento, temperatura y descripción de nidos naturales, de puestas, de huevos, desarrollo de la banda opaca, tallas y pesos al nacimiento entre otros aspectos. Del mismo modo aporta nuevos datos sobre las relaciones existentes entre la temperatura, profundidad del nido y el tamaño de la hembra, que no han sido mencionados para otros integrantes de este orden.

10.1. MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en 5 estaciones reproductivas consecutivas, 2003-2007, durante este último año se abandonó el trabajo a principios de marzo, por lo que la información disponible es menor.

El inicio del periodo reproductivo se determinó observando en la naturaleza y en cautividad ciertos comportamientos indicadores del mismo, tales como los **ronquidos** que emiten los machos para establecer sus territorios (Medem 1981; Thorbjarnarson y Hernández 1993b; Colvée 1999 y este trabajo).

La búsqueda de huevos de cocodrilo del Orinoco se realizó de forma exhaustiva a partir de mediados de enero de cada año, para evitar en la medida de lo posible las pérdidas por depredación. Las huellas que dejan las hembras sobre la arena al realizar la puesta son un buen indicio para saber cuándo y dónde hay que buscar. Se utiliza una vara de aluminio de 3 cm de ancho y 1 m de largo que se introduce suavemente en la arena para detectar los huevos. Una vez localizados se procede a retirar la arena que los cubre hasta llegar a la primera capa de huevos, momento en el que se mide la distancia entre los primeros huevos y el exterior. En cada huevo se hace una marca con un lápiz de grafito para indicar la posición original del huevo del nido. Uno a uno se introducen en una nevera portátil que contiene arena extraída del nido, una vez depositados todos los huevos se cubren por completo con arena y se mide la profundidad máxima, ancho y largo en el fondo del nido. Los huevos se transportan hasta la incubadora de la EBF. En el año 2003 se recogieron todos los huevos que se encontraron. En los años sucesivos se dejó en el nido alrededor de un 30 % de los huevos colectados con el fin de obtener información relativa al cuidado materno, depredación y nacimientos en la sabana.

Antes de incubar los huevos se procedió a medir su longitud, anchura máxima y peso con un calibre ($\pm 0,1$ mm) y una balanza de muelle marca pesola precisión (± 5 g) y se estimó la fecha de la postura en base al desarrollo de la banda opaca (Ferguson 1985; este trabajo). El peso de los huevos se tomó entre 0 y 16 días después de puestos.

Los huevos se incuban a temperaturas constantes, de entre 28,7 y 33,3 °C, a una profundidad de entre 30 y 50 cm, cubiertos por la arena del nido de la sabana por un periodo de unos 90 días. Cada nidada se incuba independientemente, y dispone de una bombilla infrarroja de

250 W como fuente generadora de calor. En el centro de la cámara de huevos se introduce un sensor que registra las temperaturas (precisión $\pm 0,1$ °C). La arena se humedece 3-4 veces por semana y la humedad ambiental es cercana al 100 %. Los **sonidos de contacto** emitidos por las crías desde dentro del nido (ver capítulo 9 Etología) indican el momento oportuno para retirar la arena que los cubre. La mayor parte de los cocodrilos nacen por sí solos, aunque algunos requieren ayuda en forma de romper las cubiertas que rodean el huevo. A los recién nacidos se les lava con agua, se les toma un muestra de tejido de una de las crestas caudales y se les pone una placa que tiene grabado un número que sirve para identificarlos durante el periodo que permanecen en cautividad; a continuación se toman datos de su LT y peso.

Para calcular la relación entre el tamaño de la hembra y la profundidad del nido que excava, se utilizaron datos presentados por Colvée (1999) en los que se relaciona la longitud total de 19 hembras de *C. intermedius* de tamaño conocido con la profundidad del nido que excavaron.

De este modo se obtuvo una matriz de datos en las que se pudo relacionar las siguientes variables: longitud de la madre, fecha, tamaño (número de huevos) y peso total de la puesta, largo, ancho y peso de los huevos, porcentaje de huevos fecundados por puesta y longitud y peso de las crías al nacimiento. Para averiguar el grado de relación entre dichas variables se realizaron análisis estadísticos de correlación, considerando únicamente aquellas que siendo estadísticamente significativas tuvieran un valor de $r \geq 0,8$.

Para averiguar la temperatura media, las oscilaciones térmicas y la variación de la temperatura en función de la profundidad en nidos se tomaron 232 valores de temperatura en 8 nidos cuyas profundidades variaron entre 24 y 44 cm. Los datos se tomaron tres días al mes (febrero, marzo y abril de 2006) en intervalos de 6 horas cada día (3.00, 9.00, 15.00 y 21.00 h). En los nidos que durante este periodo fueron depredados se abandonó el estudio y fueron sustituidos por otros que siguieran conteniendo huevos.

La variación de la temperatura de un nido en función de su profundidad se midió el 20-04-08 introduciendo seis sensores en la misma vertical pero a distintas profundidades (10, 20, 30, 40, 50 y 60 cm). Se tomaron las temperaturas cada hora durante un periodo de 24 h.

El desarrollo de la banda opaca se midió en 9 huevos, incubados en 3 nidos a 3 temperaturas diferentes: 30,2, 30,9 y 29, 4 °C. Para tomar las dimensiones del huevo y de la banda opaca se utilizó un calibre precisión 0,1 mm y se calculó el porcentaje de cobertura de la banda en relación a la longitud del huevo.

10.2. CRONOLOGÍA

Hay cuatro eventos destacables en la cronología de la reproducción: Territorialidad y cortejo, anidación, incubación y eclosión (figura 113). Como puede apreciarse la reproducción está asociada a las estaciones, territorialidad y cortejo, anidación y la mayor parte de la incubación se desarrollan en la época seca, mientras que el nacimiento coincide con la llegada de las lluvias. El cuidado parental está descrito en el capítulo 9 etología.

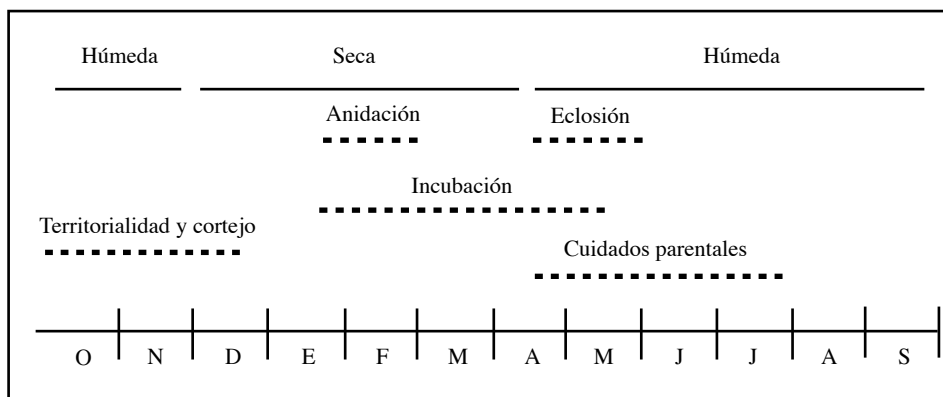


FIGURA 113. Cronograma de la reproducción de *C. intermedius* en la EBF relacionado con los periodos húmedo y seco. Se incluye el periodo de permanencia de la crías con las hembras.

Los machos adultos presentes en la EBF (en vida silvestre y en cautiverio), comienzan a emitir **ronquidos** (ver capítulo 9 Etología) con cierta frecuencia desde principios de octubre hasta mediados de diciembre. Estos sonidos guturales estimulan la respuesta en otros machos, y se interpreta como un comportamiento de territorialidad y cortejo. La mayor frecuencia de cortejos y cópulas tiene lugar entre finales de octubre y la primera quincena de diciembre.

La anidación presenta un claro confinamiento. Durante 5 temporadas reproductivas (2003-2007), se pudo determinar, en base al desarrollo de la banda opaca (ver abajo), la fecha de postura de los huevos en 44 nidos. La puesta más temprana se realizó el 23-01-07 y la más tardía el 05-03-06. No se registraron diferencias destacables en las fechas de anidación entre los 5 años muestreados. La anidación se concentra en la primera semana de febrero (16 nidos), seguido de la segunda semana de febrero (11 nidos), como se aprecia en la figura 114.

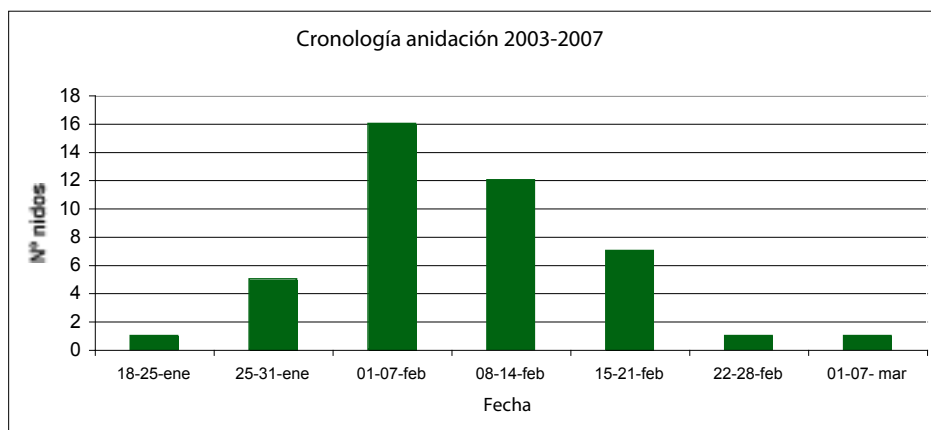


FIGURA 114. Fecha de la puesta de *C. intermedius* en la EBF en el periodo 2003-2007.

Sólo se tiene un registro del periodo de incubación en la sabana, que fue de 81 días. En la incubadora de la EBF el periodo promedio de incubación de 35 puestas fue de 90 días ($DS=6,1$), con un mínimo de 75 días, incubados a $33,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ y un máximo de 103 días, incubados a $29,7\text{ }^{\circ}\text{C}$. Se registró el caso excepcional de una puesta que tardó 119 días en eclosionar, esta nidada compuesta por 31 huevos, fue encontrada el 26-02-06 sumergida en la orilla de la laguna La Ramera, junto a una playa. Tras un mes de incubación esta puesta fue sacada, por error, de la incubadora y permaneció en un cuarto cerrado durante unos 85 días. El 24-06-06 se encontró de nuevo la caja que contenía la puesta y se comprobó que el desarrollo de los huevos continuaba, por lo que fueron incubados bajo lámparas de calor durante 2 días. De los 31 huevos, 13 no estaban fecundados, 13 abortaron su desarrollo y 5 cocodrilos nacieron el 26 de junio. No se tiene datos de la temperatura de incubación, pero sin duda fue muy baja.

Se registraron seis nacimientos de cocodrilos en condiciones naturales, todos ellos comprendidos entre el 26 de abril y el 15 de mayo. En cautividad se tienen datos de 35 eclosiones. Las primeras nidadas en eclosionar lo hicieron el 19-04, y la última el 29-05 (figura 115).

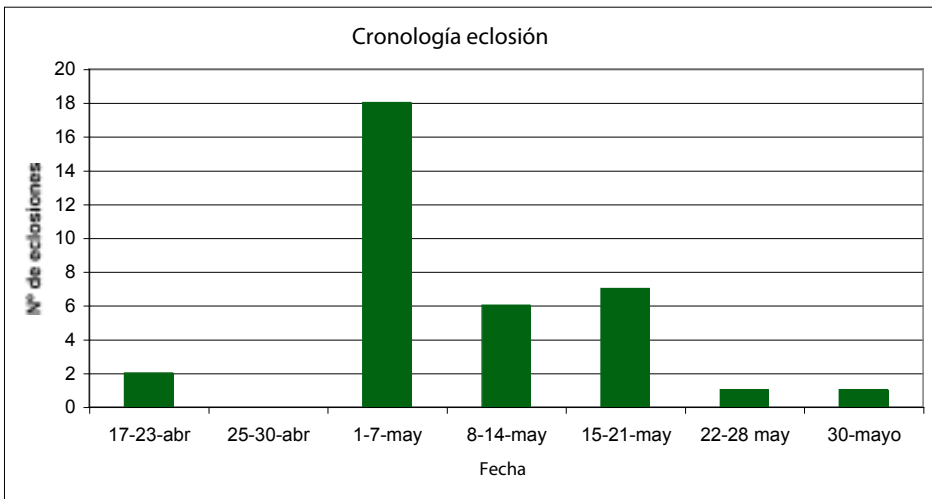


FIGURA 115. Cronología de eclosión en la incubadora de EBF.

10.3. ÁREAS DE ANIDACIÓN Y ABUNDANCIA DE NIDOS

El cocodrilo del Orinoco excava sus nidos en playas y albardones arenosos que típicamente quedan al descubierto en los ríos y caños llaneros en la época seca. Entre 2003 y 2007 al menos dos hembras pusieron sus huevos en este tipo de ambientes dentro de la EBF-RFSCG, debido a la relevancia de este hecho describimos uno de ellos. El 29-04-05 se registró, en el caño Guaritico, el primer nacimiento de cocodrilo del Orinoco desde que en 1990 comenzara el programa de introducción. El nido se localizó en el sitio denominado curva de la Chiricoca (UTM 19 N 511064 872573), situado a 3.100 m de la desembocadura del caño Guaritico en el río Apure. Se encontró en una playa con menos

del 10% de pendiente, alejado de cualquier zona de sombra y distaba 4,7 m del agua. La madre abrió el nido excavando un hueco de 140 x 130 cm, dentro del cual se encontraron cáscaras de huevos (figura 116). Sospechamos que en 2004 hubo otro nacimiento de cocodrilos en el EBF-RFSCG, pero se desconocen los detalles.



FIGURA 116. Curva de la Chiricoca, caño Guaritico, 29-04-05. Primer nacimiento de *C. intermedius* registrado en el RFSCG desde que comenzara el programa de introducción de cocodrilos. Foto Rafael Antelo.

La mayor parte de los cuerpos de agua de EBF no presentan playas aptas para la anidación de *C. intermedius*, a excepción de las ya mencionadas de Caño Guaritico. La consistencia compacta del sustrato unida a su composición principalmente arcillosa dificulta la excavación del nido e impide la infiltración del agua, provocando que los huevos se pudran. Es por ello que desde 1999 el personal de la EBF coloca montones de arena en puntos susceptibles de ser usados por las hembras para depositar sus huevos (Figura 117). La cantidad de arena colocada en cada punto oscila entre los 1.5 m³ y los 2 m³.

Las playas se preparan durante la segunda semana de enero, la arena se dispone inicialmente en forma de montón (figura 118), de este modo se expone la menor superficie posible a la brisa que diariamente sopla desde el Este (ver capítulo 2 área de estudio, apartado 2.1.5 climatología) y que termina por extender el montón. Las hembras de cocodrilo visitan estos montones una vez han sido dejados en el camino, caminando sobre ellos, y debido a su tamaño y su peso contribuyen de manera definitiva a la expansión del montículo hasta convertirlo en una pequeña playa (figura 119).

Los montones de arena se colocan, generalmente, en la orilla del cuerpo de agua, aunque si la orilla no está definida claramente, o está poblada de árboles, las playas se ubican

a cierta distancia del agua. En las 10 playas señaladas en la figura 117 las hembras depositaron 19 puestas en 5 km durante el primer trimestre del año 2006, obteniéndose una densidad de 3,8 nidos/km.

En estas playas de arena también excavan sus nidos las iguanas (*Iguana iguana*) (figura 120) terecay (*Podocnemis unifilis*) y el pequeño teído *Cnemidophorus lemniscatus*.



FIGURA 117.- Fotografía aérea que muestra la conexión entre el caño Macanilla y la laguna de la Ramera, zona con mayor número de hembras reproductoras activas en el área de estudio y una de las más altas del mundo. Los puntos amarillos señalan la ubicación en la EBF de las playas formadas con arena aportada para favorecer la construcción de nidos. Imagen cortesía de INVEGA C.A.



FIGURA 118. Montón de arena, de aproximadamente 2 x 2 m, que fue llevado a la orilla de caño Macanilla por personal de la EBF. Obsérvese una hembra de *C. intermedius* vigilando su futura playa de puesta en posición de **aboyado sólo con cabeza emergida**. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 119. Mismo lugar que la figura anterior (caño Macanillal) pero 1 mes después. El montón ya está extendido en forma de playa debido a las visitas de las hembras, nótese las huellas de cocodrilo sobre la arena. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 120. Iguana excavando su nido en una de las playas habilitadas para *C. intermedius*. Foto Rafael Antelo.

10.4. VISITAS A PLAYAS E INTENTOS DE ANIDACIÓN

Días antes de poner sus huevos las hembras realizan recorridos nocturnos por tierra en busca de lugares adecuados para excavar su nido y depositar sus huevos. Los primeros recorridos se registran en la primera semana de enero, sobre los terraplenes (figura 121) o sobre playas artificiales que permanecen desde el año anterior. En general las visitas a las playas artificiales las realizan por la noche, a partir del mismo día en que la arena ha sido amontonada y se continúan hasta el momento en que excavan el nido y depositan sus huevos en él. Como ya se ha mencionada las hembras se suben a montículos y contribuyen a compactar y extender la arena. En ocasiones, en algunos montículos no se localizaron puestas a pesar de ser repetidamente visitados, y por otro lado, algunos montículos sólo fueron visitados una vez, para depositar los huevos. En diez ocasiones se observaron amagos de anidación (figura 122). Se trata de pequeñas excavaciones realizadas entre 3 y 8 días antes de realizar la postura de los huevos, de una profundidad media de 21,2 cm, en las cuales no se depositan huevos.



FIGURA 121. Huellas de cocodrilo sobre el terraplén o dique. Presumiblemente pertenecen a una hembra buscando una playa donde poner sus huevos. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 122. Amago de nido excavado en una playa en de la laguna de La Ramera. Foto Rafael Antelo.

10.5. DESCRIPCIÓN DE NIDOS

Entre los años 2003 y 2006 se midieron 34 nidos de cocodrilo (figura 123). La forma general de los nidos es elíptica o casi circular, siendo la media del eje mayor de 35,04 cm (n=21) y la del eje menor 30,33 cm (n=21). La profundidad media de los primeros huevos en 31 nidos fue de 26,35 cm (DS=7,9) y la profundidad total media en 34 nidos fue de 42,63 cm (DS=9,71). La distancia al agua no se considera un valor a tener en cuenta ya que en este caso viene determinada por la acción humana y en cualquier caso es una medida que varía dependiendo del momento en que se realice.

En dos ocasiones se encontraron nidos excavados en el terraplén, de suelo arcilloso, cerca de las playas de arena. Este sustrato está muy compactado por el continuo paso de vehículos y dificulta a las hembras la excavación del agujero. La profundidad media de estos nidos fue de 37,5 cm (45 cm y 30 cm). La tabla 30 muestra la variación de la profundidad de los nidos en función de donde fueron excavados.

TABLA 30. Profundidad media de distintos nidos excavados por las hembras de cocodrilo

	Prof. total cm.	N	Desv. Estándar
Nidos en arena	42.63	34	9,71
Nidos terraplén	37.5	2	10,6
Amagos de nido	21.25	10	6,23



FIGURA 123. Nido de cocodrilo del Orinoco encontrado el 26-01-06 en la laguna de la Ramera de 44 cm de profundidad y con 36 huevos.

10.6. RELACIÓN PROFUNDIDAD DEL NIDO-TAMAÑO DE LAS HEMBRAS

Las hembras de cocodrilo del Orinoco excavan los nidos con las extremidades posteriores (ver capítulo 9 Etología). Resulta evidente que hembras más grandes tienen patas más largas, por lo tanto se puede pensar que las hembras más grandes excavan nidos más profundos. Para verificar esta suposición tomamos de Colvée (1999) 19 datos que relacionan profundidad del nido y tamaño de las hembras cautivas en la Agropecuaria Puerto Miranda, Estado Guárico (tabla 31).

TABLA 31. Relación entre el tamaño de la hembra, profundidad del nido, y año en que fue excavado. LT calculada: Longitud total calculada utilizando la fórmula de la figura 11. Error: Diferencia, en valores absolutos, entre la longitud real y la calculada. Todas las medidas se dan en centímetros.

Hembra nº	Año	LT real	Prof. nido	LT calculada	Error cm
1	1997	319	51	312,6	6,4
1	1998	319	49	306,3	12,7
2	1997	308	49	306,3	1,7
2	1998	308	47	300,0	8,0
3	1997	301	44	290,6	10,4
3	1998	301	43	287,4	13,6
4	1997	290	50	309,4	19,4
4	1998	290	45	293,7	3,7
5	1997	283	47	300,0	17,0
5	1998	283	40	278,0	5,0
6	1997	283	43	287,4	4,4
6	1998	283	36	265,5	17,5
7	1997	279	39	274,9	4,1
8	1997	277	40	278,0	1,0
8	1998	277	39	274,9	2,1
9	1997	267	39	274,9	7,9
9	1998	267	37	268,6	1,6
10	1998	263	39	274,9	11,9
11	1998	251	36	265,5	14,5
			Promedio	286,8	8,7

Con base a estos datos presentamos la siguiente correlación, ($r = 0,82$; $p < 0,0001$) y la fórmula que predice el tamaño de la hembra en base a la profundidad del nido (figura 124).

En base a los 19 datos que se presentan, el error promedio que se comente al utilizar nuestra fórmula es de un $\pm 3\%$ respecto al tamaño real, y el error máximo un $\pm 6,7\%$.

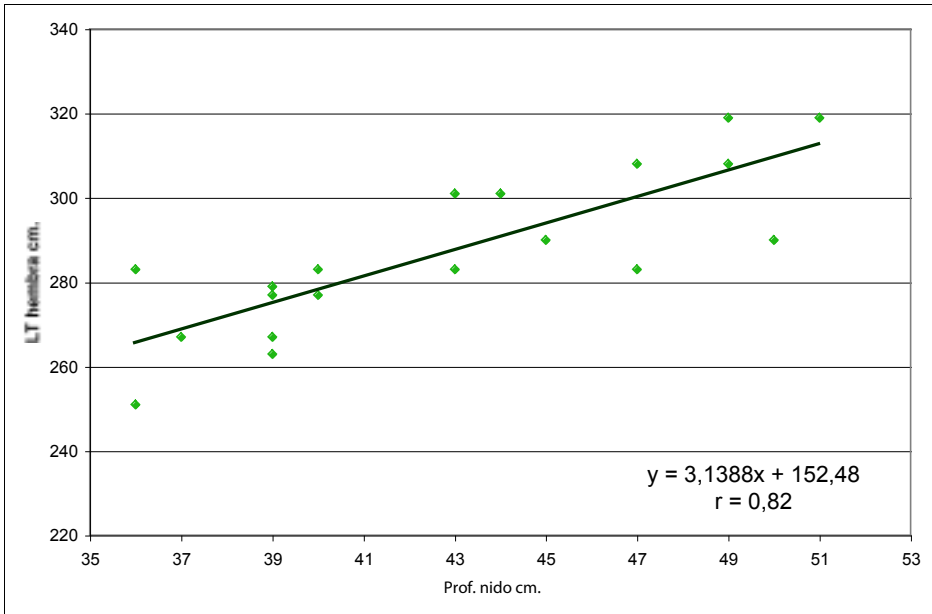


FIGURA 124 - Relación entre la profundidad del nido y el tamaño de la hembra. Se muestra el coeficiente de correlación y la ecuación que relaciona ambos parámetros en Agropecuaria Puerto Miranda.

Aplicando esta fórmula a la profundidad medida en 34 nidos la EBF, los tamaños calculados de las hembras reproductoras están comprendidos entre 228 y 372 cm, con un promedio de 285 cm.

10.7. TEMPERATURAS DE LOS NIDOS NATURALES

Se tomaron 232 mediciones en 8 nidos, a los largo de 3 meses de incubación y a intervalos de 6 horas, obteniéndose un promedio de temperatura de 31,9 °C (DS= 1,4) con un máximo de 35,6° C y un mínimo de 27,3° C. La amplitud térmica promedio en las cámaras de incubación fue 1,18 ° C mientras que la ambiental fue de 11,9 °C (figura 125). Las temperaturas más elevadas en el nido se midieron a las 21.00 h y las más bajas a las 9.00 h.

Para determinar el efecto de la profundidad sobre la temperatura de incubación se midieron, durante 24 h, las temperaturas del aire sobre un nido y las temperaturas a 10, 20, 30, 40, 50 y 60 cm de profundidad sobre la misma vertical del nido y se realizaron las correspondientes curvas de variación de temperatura (figura 126).

Como puede apreciarse en la figura 126, las temperaturas a 10 cm de profundidad presentan grandes variaciones, llegando a sobrepasar los 35° C. A partir de 20 cm las temperaturas comienzan a estabilizarse, presentando variaciones mínimas de 30 cm de profundidad en adelante. La oscilación térmica disminuye con la profundidad (r = 0,98; p < 0,0001) aunque a partir de los 40 cm la diferencia en la oscilación es prácticamente constante (figura 127).

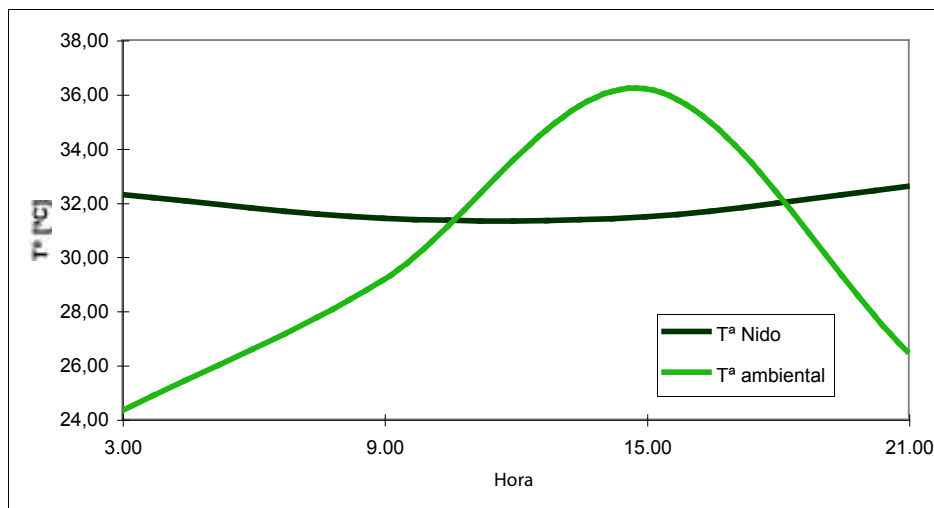


FIGURA 125.- Variación media de las temperaturas ambientales y del interior de un nido en un periodo de 24 horas. Se presentan datos agrupados de 8 nidos distintos, a los que se realizaron 232 mediciones a lo largo del periodo de incubación (febrero-abril).

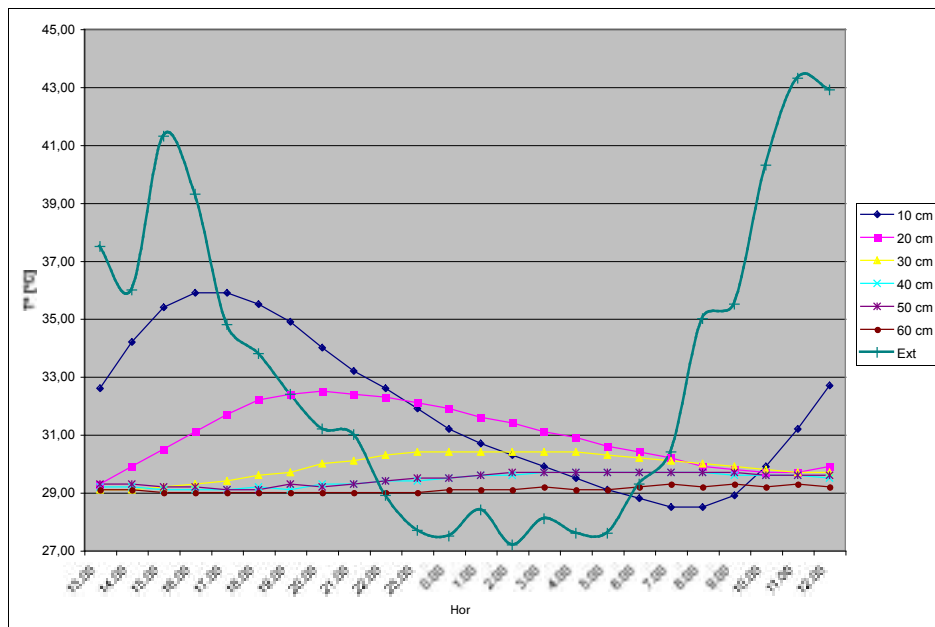


FIGURA 126.- Variación de la temperatura del aire (Ext.) y a intervalos de 10 cm de profundidad medidos sobre la misma vertical. Temperaturas medidas el 14-04-08.

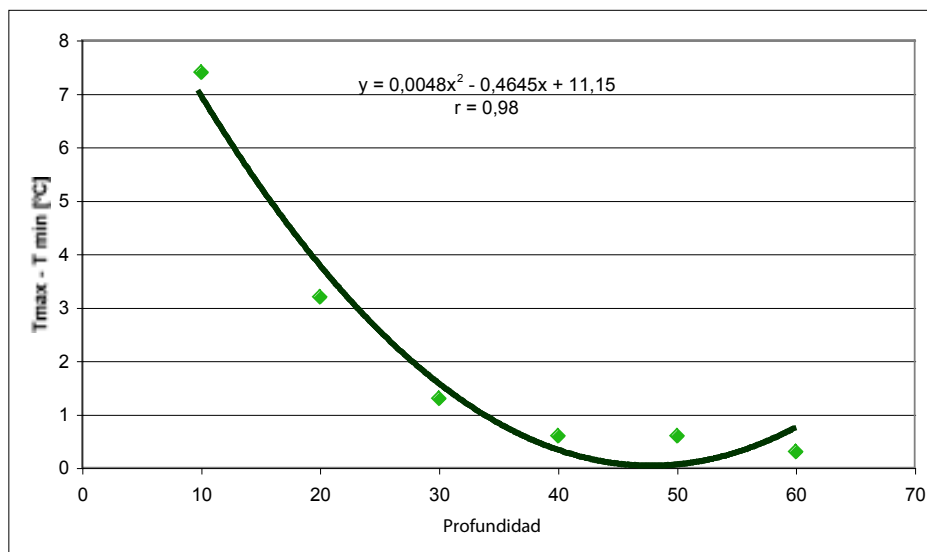


FIGURA 127. Correlación entre la profundidad en cm y la oscilación térmica en un nido de la EBF.

Resulta muy interesante destacar que a 30 cm de profundidad la oscilación térmica es mínima (1,3° C) y dicha profundidad se corresponde con hembras de 247 cm que es aproximadamente la talla a la que las hembras de *C. intermedius* se hacen adultas (ver capítulo 5 Estructura de Población, apartado 5.3 Clases naturales de tamaño).

10.8. PUESTAS

El número medio de huevos en 43 puestas fue de 41,2 huevos/puesta (DS= 9,6). El tamaño de la puesta osciló entre 59 y 20 huevos. Al ordenar los tamaños de puesta en los distintos años obtenemos la tabla 32.

TABLA 32. Variación anual en el tamaño (número de huevos) y masa (en gr) de la puesta y del porcentaje de huevos fecundados en la EBF.

Año	Tamaño puesta	Masa Puesta	% Fecundados	n
2003	41,63	4433,3	80,8	9
2004	38,78	4329,3	78,3	9
2005	42,29	4477,7	74,0	7
2006	41,38	4699,3	65,5	13
2007	45,20	-	-	5

La masa promedio de 38 puestas ascendió a 4526,2 g, variando entre los 2177,4 y 6882,2 g.

El porcentaje de huevos fecundados en una nidada osciló entre 16,7 y 100 % con un promedio del 75,4 %. Como puede observarse en la tabla 32 la fecundidad fue en descenso con el paso de los años, y aunque la diferencia entre 2003 y 2006 no es significativa ($t=1,88$; $p=0,074$; $\alpha=0,05$), puede deberse a la incorporación de hembras jóvenes con menores índices de fertilidad que las adultas.

No se encontraron diferencias significativas entre los años en ninguna variable, en todos los casos $p > 0,05$.

10.9. DESCRIPCIÓN DE HUEVOS

Los huevos de cocodrilo del Orinoco son lisos y de forma elíptica (figuras 128 y 129). La longitud, anchura y peso promedio de 691 huevos medidos y pesados entre 2003 y 2006 fue de 7,61 cm (DS= 0,31), 4,73 cm. (DS= 0,21) y 111,07 g. (DS=8,71) respectivamente. La longitud osciló entre 6,6 y 8,55 cm, la anchura entre 4,0 y 7,9 cm y el peso entre 85 y 133 g. La tabla 33 muestra la variación en las dimensiones de los huevos entre distintas temporadas reproductivas, que como puede apreciarse es insignificante ($p > 0,05$ en todos los casos).

TABLA 33. Valores de longitud, anchura en cm y peso en g de los huevos de *C.intermedius* incubados en la EBF

Año	Longitud	Ancho	Peso	n
2003	7,61	4,73	110,01	297
2004	7,67	4,73	111,33	143
2005	7,57	4,71	108,92	74
2006	7,59	4,74	113,57	177

10.10. DESARROLLO BANDA OPACA

Los huevos de cocodrilo del Orinoco recién puestos son translúcidos y están cubiertos por una sustancia mucosa (figura 128).

Pocas horas después de la postura comienza a desarrollarse una banda blanca opaca (figura 129), que en 5-8 días cubre el radio menor de la elipse, y a los 53-58 días recubre la superficie total del huevo. El incremento de la amplitud de la banda es continuo en los 10 primeros días y a partir de esa fecha su evolución, en los distintos huevos, es muy variable. Sin embargo el periodo total necesario para cubrir todo el huevo fue similar en los 9 huevos estudiados. Con el fin de sintetizar esta información se presenta la figura 130, la cual muestra el porcentaje promedio de la longitud máxima del huevo que cubrió la banda opaca en 9 huevos incubados en cautividad.



FIGURA 128. Huevo de cocodrilo del Orinoco. Nótese la sustancia mucosa que cuelga de uno de los polos, señal de que fue puesto la noche anterior. Foto Rafael Antelo.



FIGURA 129. Huevo de cocodrilo Orinoco con banda opaca. Foto tomada el 4º día de incubación. Foto Rafael Antelo.

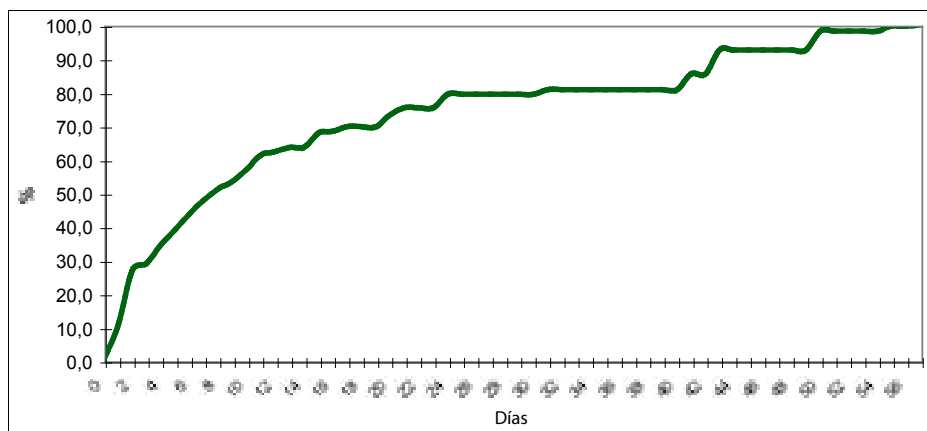


FIGURA 130., Relación entre el número de días de incubación y el porcentaje medio de longitud del huevo cubierto por la banda opaca. Realizado en base a medidas tomadas a 9 huevos incubados entre 29,5 y 31 °C.

Tal y como se aprecia el desarrollo de la banda opaca es muy rápido en los 12 primeros días, a partir de ese punto su expansión se ralentiza e incluso puede detenerse por unos 20 días, para volver a acelerarse en la última quincena. Para intentar aclarar este proceso se presenta la figura 131 que muestra el desarrollo de la banda opaca en un huevo.

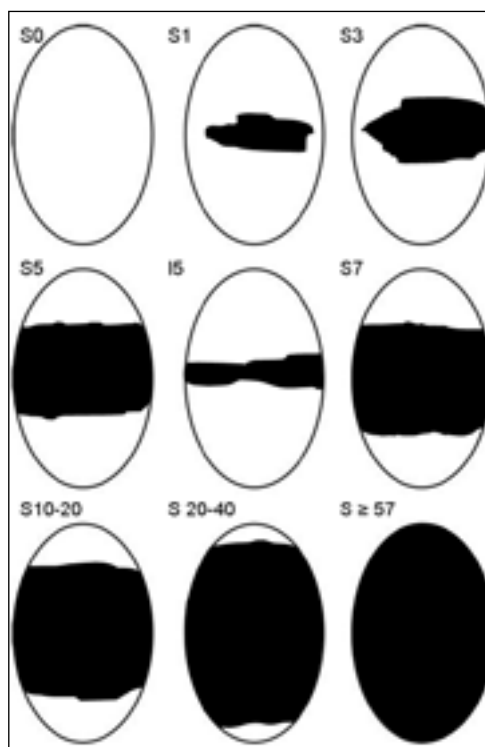


FIGURA 131. Desarrollo en el tiempo de → la banda opaca en un huevo de cocodrilo del Orinoco. S: Cara superior del huevo. I: Cara inferior. Los números indican el día de incubación.

10.11. NACIMIENTO

En el periodo 2003-2006 y como parte del programa de cría e introducción de cocodrilos que lleva a cabo la EBF, se recogieron 1085 huevos de la sabana que fueron incubados artificialmente en las instalaciones de la EBF. La tabla 34 pormenoriza los resultados de dicha incubación.

TABLA 34. Resultado de la incubación de huevos de *C. intermedius* recogidos anualmente en la EBF. *De un huevo nacieron gemelos. No Fec. N° de huevos no fecundados.

Año	2003	2004	2005	2006	Total
Incubados	296	247	208	334	1085
No Fec.	54	55	55	103	267
Abortos	33	35	17	44	129
Nacidos	209	157	136	188*	690

Del total de huevos recogidos 267 (24,6 %) no estaban fecundados y del resto nacieron 690 cocodrilos, lo que supone un porcentaje de éxito de eclosión del 84,3 %.

El tamaño promedio de las crías al nacer fue de 28,6 cm de LT (DS=1,37) con un máximo de 33,2 y un mínimo 25 cm de LT; el peso promedio fue de 66,9 g (DS=8,8) variando entre 48 y 87,5 g. El 20-05-06 nacieron gemelos (figura 132) de un huevo de dimensiones normales, los gemelos midieron 20,3 y 22,1 cm pero aparte de su pequeño tamaño el resto de sus estructuras pueden considerarse como normales a excepción de que estaban unidos por la apertura umbilical. Murieron al día siguiente.



FIGURA 132.- Cocodrilos gemelos nacidos el 20-05-06 en la EBF, que murieron al día siguiente, estaban unidos por la apertura umbilical. Foto Rafael Antelo.

10.12. RELACIÓN ENTRE VARIABLES REPRODUCTIVAS

Se han relacionado un conjunto de variables entre sí: longitud de la madre, fecha, tamaño y masa de la puesta, longitud, ancho, peso y fertilidad de los huevos y longitud y peso de las crías al nacer. La relación entre cualquiera de estas medidas no da una correlación importante que permita establecer predicciones, ya que en todos los casos el coeficiente de correlación $r < 0,55$.

10.13. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

CRONOLOGÍA

Gumilla (1741) aporta los primeros datos sobre el calendario reproductivo de la especie "...cuando por septiembre y octubre andan celosos, en continuo seguimiento de sus hembras". Al igual que observó el padre Gumilla, en la EBF la reproducción del cocodrilo del Orinoco se inicia en el mes de octubre, con las exhibiciones de cortejo y territorialidad de los machos. El proceso de anidación de *C. intermedius* observado en la EBF demuestra estar adaptado al régimen hídrico característico de la región de los Llanos, las hembras realizan sus puestas en la estación seca, de modo que el riesgo de pérdida de nidadas por inundación es mínimo. La incubación artificial de los huevos colectados tuvo una duración promedio de 90 días y los nacimientos se producen con la llegada de las lluvias que provocan el consiguiente aumento en las poblaciones de insectos (odonata, coleoptera, díptera etc.), de larvas de anfibios (obs. pers.) y de otras fuentes de alimento.

Este patrón cronológico coincide, aunque con variaciones de más de un mes, con el reportado para otras poblaciones de cocodrilo del Orinoco, tanto salvajes (Medem 1981; Ayarzagüena 1987; Thorbjarnarson y Hernández 1993a; Seijas y Chávez 2002; Ardila-Robayo y Barahona 2002; Jiménez-Oraá 2008) como cautivas (Ramo *et al.* 1982; Thorbjarnarson y Hernández 1993a; Seijas 1994; Lugo 1995; Colvée 1999). Se ha sugerido que la variación en la fecha de postura en las poblaciones silvestres o cautivas de *C. intermedius* puede estar sincronizada con las crecidas de los ríos (Thorbjarnarson 1987) o con la fecha en que se iniciaron las lluvias (Ramo *et al.* 1992).

Las otras especies del género que entierran sus huevos también lo hacen coincidiendo con la época seca, *C. niloticus* (Cott 1961) *C. palustris* (Whitaker y Whitaker 1984) y *C. johnstoni* (Webb *et al.* 1983c). *C. rhombifer* realiza sus puestas en abril y puede enterrarlas (Varona 1986) o construir nidos en montículo de hojas, tierra o ambos (Soberón *et al.* 2000). Medem (1981) describe un nido de *C. intermedius* construido en forma de montículo, en una zona en la que no había playas disponibles.

Mención especial merece la versatilidad mostrada por *C. acutus*, especie que anida en la época seca pero con variaciones en la fecha de la misma a lo largo de su amplio rango de distribución (Thorbjarnarson 1988; Seijas y Chávez 1991; Platt y Thorbjarnarson 2000; Soberón *et al.* 2002; Casas-Andreu 2003). En Perú *C. acutus* anida de agosto a octubre (Pérez y Escobedo-Galván 2005a) y en abril-mayo en Jalisco (Casas-Andreu, 2003). Además esta especie es capaz de excavar sus nidos en la arena o levantarlos en montículos de hojarasca y ramas dependiendo del material disponible (Álvarez del Toro 1974; Medem 1981; Platt y Thorbjarnarson 2000). Sin embargo en la población del sur

de Florida el periodo de incubación coincide con la época más lluviosa y más caliente del año (Kushlan y Mazzoti 1989). Esta población ocupa un área sub-tropical y quizá deba de poner sus huevos en la estación húmeda debido a que en otro momento del año la temperatura es demasiado baja para incubar los huevos. Debido a que en los cayos donde anida no hay material vegetal disponible para levantar los típicos nidos hechos con montones de vegetación, ha desarrollado un sistema único dentro del orden Crocodylia, realizar sus puestas dentro de montones de arena, lo que facilita el drenaje del agua caída durante la estación de lluvias.

Por todo lo expuesto podemos concluir que los cocodrilos que entierran sus huevos lo hacen, con la excepción mencionada de las poblaciones de *C. acutus* en Florida, en la estación seca, pudiendo variar las fechas y la forma del nido. Esta situación se corresponde con el patrón descrito por Cott (1961) para *C. niloticus* quien señaló que de este modo se evita la pérdida de nidadas por inundación y que las crías nacen en el periodo húmedo, cuando hay mayor disponibilidad de hábitat y de alimento.

PLAYAS ARTIFICIALES Y ABUNDANCIA DE NIDOS

Poner a disposición de *C. intermedius* hábitats adecuados para la anidación o playas artificiales de arena, ha demostrado ser un instrumento eficaz para incrementar la reproducción de ejemplares silvestres. Las dimensiones de los nidos excavados en las playas artificiales no difieren significativamente de las de otros nidos excavados en playas naturales (Medem 1981; Thorbjarnarson y Hernández 1993a). Las temperaturas que se alcanzan en la cámara de huevos son estables, se corresponden con las temperaturas viables de incubación de otras especies de crocodílidos (Ferguson y Joanen 1982; Webb *et al.* 1983b; Hutton 1987b; Lang *et al.* 1989; Lang y Andrews 1994) y no difieren significativamente de las temperaturas medidas en nidos excavados en sustratos naturales por otras especies (Webb *et al.* 1983c; Whitaker y Whitaker 1990; Ogden 1978). Las nidadas que no son cosechadas ni depredadas eclosionan normalmente. Otros reptiles como iguanas o terecays también anidan en las playas artificiales, y sin duda se benefician de la protección que de forma involuntaria le brindan las hembras de cocodrilo.

La originalidad de esta técnica desarrollada por el Dr. José Ayarzagüena, sobradamente conocida y utilizada en cautividad, radica en que ejemplares silvestres utilizan materiales dispuestos por el hombre para realizar su puesta y ello facilita la búsqueda y recolección de los huevos ya que acota el espacio disponible para que las hembras realicen su postura, y no es necesario recorrer kilómetros de playas buscando huellas de cocodrilo y sus respectivas nidadas. Una modificación de esta técnica se emplea con éxito en la bahía de Cispata, Colombia, donde las hembras de *C. acutus* construyen sus nidos en con materiales dispuestos por el hombre (Ulloa y Sierra 2006).

La densidad de nidos obtenida en este estudio (3,8 nidos/km) es de las más altas conocida para esta especie; en el río Cojedes se han citado densidades de entre 5,27 y 0,38 nidos/km (González-Fernández, 1995; Seijas y Chávez 2002; Ávila-Manjón 2008) y de 0,24 a 0,36 nidos/km en el río Capanaparo (Thorbjarnarson y Hernández 1993a). Por lo tanto podemos afirmar que el sistema caño Macanillal-Laguna La Ramera es una de las áreas

de reproducción de *C. intermedius* más importantes del mundo y su plan de gestión es uno de los más exitosos en la conservación de herpetofauna iberoamericana y por tanto debe garantizarse su continuidad evitando cualquier alteración en su gestión o en el sistema de propiedad de la tierra.

PROFUNDIDAD NIDO-TAMAÑO DE LA HEMBRA

La profundidad del nido, según lo expuesto, es un buen parámetro para estimar la longitud total de la hembra que lo excavó. Dos datos apoyan este hecho, especies de menor tamaño como *C. johnstoni* excavan nidos notablemente menos profundos que *C. intermedius* (Webb *et al.* 1983c) y la relación entre ambos parámetros ya fue apuntada para *C. palustris* (Whitaker y Whitaker 1984). De acuerdo con la fórmula que presentamos en este trabajo, las tallas de las hembras reproductoras de la EBF oscilan entre 228 y 372 cm valores que se aproximan a los propuestos para esta especie. En base a los datos de las hembras reproductoras del fundo Masaguaral (Thorbjarnarson y Hernández 1993a) el tamaño mínimo de una hembra reproductora de *C. intermedius* es 240 cm y la hembra más grande citada de esta especie fue un ejemplar salvaje capturado y medido en la EBF que alcanzó los 363 cm de LT (González com. pers.).

En base a la profundidad de los nidos excavados en río Capanaparo (Thorbjarnarson y Hernández 1993a), las hembras reproductoras tendrían una longitud total de 274,6- 342, 4 cm, con un promedio de 297 cm, 12 cm mayores que las de la EBF. Esta situación se explica por el hecho de que la población de la EBF es más joven y por tanto formada por hembras menores que las del río Capanaparo.

Webb *et al.* (1983c) señala que la profundidad promedio de los nidos de *C. johnstoni* medidos en el río McKinlay varió entre 7 y 23 cm con un promedio de 12,8 cm y las tallas de las hembras reproductoras variaron entre 134 y 224 cm. Al aplicarle la fórmula propuesta en este trabajo la longitud calculada para las hembras reproductoras oscila entre 174 y 224 cm. Es posible que esta diferencia se deba a que *C. johnstoni* tenga, en proporción, patas más largas que *C. intermedius*.

Thorbjarnarson (1988) midió 13 de nidos de *C. acutus* en Haití, cuya profundidad oscilaba entre 30 y 45 cm, lo que supone que las hembras tendrían unas tallas comprendidas entre los 246,6 y 293,7 cm, valores que están dentro de las tallas citadas para las reproductoras de esta especie.

Es sencillo medir la profundidad del nido en el campo por lo que consideramos que el método propuesto es valioso a la hora de calcular con cierta confianza la longitud de las hembras reproductoras de *C. intermedius*. Otros investigadores han estimado el tamaño de las hembras en base a la longitud de las huellas encontradas en la arena del nido (Hutton 1984 en Botha (2005); Thorbjarnarson y Hernández 1993a; Casas-Andreu 2003; Botha 2005; Platt *et al.* 2008). En nuestro caso no utilizamos este método debido a:

- En la mayoría de las playas anidó más de una hembra, por lo que no fue posible asignar con seguridad un nido a una huella determinada.
- En la única playa en que presumimos que anidó la misma hembra en dos años

distintos se midieron tamaños de huella de entre 26 cm (año 2003) y 22 cm (año 2006). Si aplicamos estos valores a la regresión presentada por Thorbjarnarson y Hernández (1993a), obtenida a partir de la relación tamaño huella-tamaño hembra, se obtiene una variación del tamaño calculado muy elevada, entre 324,4 y 266,5 cm. La profundidad de los dos nidos de esa misma hembra fue de 35 cm en 2003 y 37 cm en 2006, lo que supone una talla calculada entre 262, 3 y 268, 6 cm, diferencia despreciable si se tiene en cuenta el crecimiento que debió de experimentar en esos tres años.

- El 12-02-05 se midió una huella de 33 cm perteneciente de una hembra adulta de longitud conocida y a la que se estaba haciendo radio seguimiento. La longitud real de la hembra era de 363 cm y la calculada por el método anterior de 425, 6 cm.

El problema que presenta este método es que se mide la longitud de la patas traseras de hembras cautivas y se relaciona con la talla, obteniéndose altos niveles de correlación, pero en el campo lo que se mide es la impresión que deja esta pata, la cual puede presentar una amplia variabilidad dependiendo de la velocidad a la que camine el cocodrilo, la inclinación del terreno y la composición del sustrato.

Para ilustrar esta situación se muestra la figura 133, en la que se observa una huella de 36 cm marcada por una hembra que estaba cuidando su puesta sobre un sustrato arcilloso y en un terreno con fuerte pendiente.



FIGURA 133. Huella de cocodrilo sobre el terraplén. Foto Rafael Antelo.

Si le aplicamos la recta de regresión para huellas ya comentada este ejemplar tendría una longitud de 470 cm, cuando en realidad estimamos su talla en unos 3 m.

PROFUNDIDAD NIDO-TEMPERATURAS DE INCUBACIÓN

El hecho de que los nidos de cocodrilos mantienen temperaturas elevadas y constantes es bien conocido y está demostrado. Sin embargo no hemos encontrado ningún trabajo que estudie la variación de la temperatura promedio en función de la profundidad de la cámara de huevos, que como hemos señalado viene determinada por el tamaño de la hembra. En la EBF la temperatura a 10 cm de profundidad sufre oscilaciones de 7,4 °C y supera los 35 °C, valor que ha demostrado ser letal para el desarrollo de embriones de otras especies (Lang *et al.* 1994). A partir de 20 cm las temperaturas son lo suficientemente estables como para permitir una incubación exitosa de los huevos. A partir de los 30 cm de profundidad la variación es de 1,3 °C, y esa profundidad de nido se corresponde con una hembra de 247 cm, talla a la que las hembras de *C. intermedius* alcanzan la madurez sexual. Esta podría ser una explicación de por qué las hembras de *C. intermedius* alcanzan la madurez sexual a esa talla y no a otra, porque es la que garantiza la excavación de nidos lo suficientemente profundos como para asegurar el desarrollo exitoso de sus huevos. Esta posibilidad no ha sido sugerida para ninguna otra especie de cocodrilo, por lo que no podemos establecer comparaciones al respecto.

PUESTAS

No se aprecian diferencias significativas en las variables reproductivas analizadas en las distintas poblaciones salvajes y cautivas de *C. intermedius* (tabla 35). El tamaño de la puesta y las dimensiones de los huevos de EBF está dentro del rango citado para otras poblaciones naturales o cautivas. La masa de la puesta en la EBF es la más elevada, pero no difiere de forma notable del encontrado en otras poblaciones (tabla 35). Dónde sí se aprecian diferencias destacables es en el porcentaje de huevos fecundados, especialmente entre las poblaciones cautivas, es posible que el tipo de alimentación sea el causante de tales variaciones. El hecho de que el porcentaje de fecundidad sea menor en la EBF que en el río Capanaparo puede estar determinado por la menor talla y edad de las primeras, tal y como ha sido apuntado para *A. mississippiensis* (Ferguson, 1985) y *C. johnstoni* (Webb *et al.* 1983c). Sin embargo no se ha encontrado relación alguna entre el tamaño de las hembras de *C. intermedius* y el porcentaje de huevos fertilizados tanto en la EBF (este trabajo) como en Agropecuaria Puerto Miranda (Colvée 1999).

El porcentaje de fertilidad obtenido en este estudio también es inferior al encontrado para poblaciones naturales de otras especies, Webb *et al.* (1983c) reportan un 96-98% de huevos fértiles en *C. johnstoni*, Botha (2005) un 83 % en *C. niloticus* y Thorbjarnarson (1988) un 91,1 % para *C. acutus* en Haití, por citar algunos casos.

TABLA 35. Variables reproductivas en poblaciones silvestres y cautivas en *C. intermedius*.

	Tamaño puesta	Masa Puesta	Masa huevo	Long. Huevo	Ancho huevos	% Fec.	Fuente
Pob. Naturales							
Capanaparo	38,6	4490	115,9	—	—	94,4	Thorbjarnarson y Hernández (1993a)
Cojedes	38,5	—	—	—	—	—	Ayarzagüena (1987)
Manapire	43,9	—	—	7,9	4,8	—	Jiménez-Oraá <i>et al.</i> (2008)
EBF	41,2	4526	111,1	7,61	4,7	75,4	Este trabajo
Pob. Cautivas							
Masaguaral	30,7	3201	100,5	—	—	50,1	Thorbjarnarson y Hernández (1993a)
EBTRF	31,8	3044	112,7	7,82	4,8	76,8	Lugo (1995) y Ramírez-Perilla y Urbano (2002)
UNELLEZ	42,5	—	107,3	7,6	4,7	93	Ramo <i>et al.</i> (1992) y Seijas (1994)
Pto. Miranda	39,4	3862,2	94,6	7,2	4,7	23,6	Colvée (1999)

BANDA OPACA

El desarrollo de la banda opaca de los huevos es similar al descrito para *C. johnstoni* (Webb *et al.* 1983c), *A. mississippiensis* (Ferguson 1985) y *Caiman latirostris* (Donayo *et al.* 2002). El huevo de cocodrilo del Orinoco se torna completamente opaco en aproximadamente dos tercios del periodo de incubación (entre un 58 y un 64 % del tiempo total). Consideramos que puede ser un buen método de campo para estimar el tiempo transcurrido desde la postura, al menos dentro de los primeros 15-20 días.

NACIMIENTOS

El porcentaje de éxito de eclosión (84,3 %) obtenido en la EBF está al nivel del citado para otras especies a las que se aplican planes de rancho: 80-95 % para huevos de *C. niloticus* incubados en Zimbabwe (Hutton y Jaarsveldt 1987), 91 % para *A. mississippiensis* en Louisiana (Joanen y McNease 1987), un 63% en huevos de *C. johnstoni* (Webb *et al.* 1983c) y un 39 % sobre 4911 huevos de *C. palustris* incubados en la India (Whitaker 1987).

El tamaño (28,6 cm) y peso promedio (67 g) de los neonatos en la EBF también está dentro de los valores reportados para la especie en Puerto Miranda (27,6 cm y 70 g; Colvée 1999); en EBTRF (28 cm y 77,4 g; Ramírez-Perilla y Urbano 2002) y en UNELLEZ (28,5 cm y 69,7 g; Ramo *et al.* 1992).

La existencia de una relación biológica y matemática entre características morfológicas y reproductivas de los cocodrilos ha sido un tema ampliamente investigado y se han obtenido resultados contradictorios. Thorbjarnarson (1996) presenta una revisión de las características reproductivas del orden Crocodylia y afirma que, entre especies, el peso de los huevos, el tamaño de la puesta y la masa de la puesta están altamente relacionados con el tamaño de la hembra, y en muchos casos esa relación también se da dentro de la misma especie.

Para que una relación tenga cierto valor biológico debe predecir el valor de una variable desconocida en función de otra de valor conocido dentro de unos márgenes discretos y aceptables. En nuestro criterio las relaciones estadísticamente significativas obtenidas con $r < 0,8$ no permiten establecer comparaciones adecuadas entre ellas y consideramos que no tienen valor biológico.

Para el caso del cocodrilo del Orinoco, Thorbjarnarson y Hernández (1993a) señalan que la longitud de la hembra se relaciona positivamente con el peso de los huevos, y el tamaño y masa de la puesta (suma del peso de todos los huevos de la puesta), aunque la única relación que tiene cierto valor biológico es longitud de la madre-peso de los huevos con una valor de $r = 0,81$.

En nuestro estudio, analizando 39 casos en los que se dispone de la relación entre el tamaño de la hembra (calculado en base a la profundidad del nido) con la fecha y tamaño de la puesta, longitud, ancho, peso y fertilidad de los huevos y longitud y peso de las crías al nacer no se obtuvo ningún valor de correlación merecedor de ser considerado y comentado. Tampoco a la hora de relacionar todas estas variables entre sí. A la misma conclusión llegó Colvée (1999) tras estudiar también las relaciones entre estas variables en 19 hembras reproductivas en cautividad de *C. intermedius* de longitud y peso conocido, y tampoco obtuvo ningún valor de correlación destacable.

Son necesarios, pues, otros tipos de análisis matemáticos que incluyan una mayor cantidad de datos para poder establecer cuales son las estrategias reproductivas adoptadas por el cocodrilo del Orinoco.

11. CONSERVACIÓN

“LXIX. Los cocodrilos son para algunos Egipcios sagrados y divinos; para otros, al contrario, objeto de persecución y enemistad. Las gentes que moran en el país de Tebas o alrededor de la laguna Meris, se obstinan en mirar en ellos una raza de animales sacros, y en ambos países escogen uno comúnmente, al cual van criando y amasando de modo que se deje manosear, y al cual adornan con pendientes en las orejas, parte de oro y parte de piedras preciosas y artificiales, y con ajorcas en las piernas delanteras. Se le señala su ración de carne de los sacrificios. Regalado portentosamente cuando vivo, a su muerte se lo entierra bien adobado en sepultura sagrada. No así los habitantes de la comarca de Elefantina, que lejos de respetarlos como divinos, se sustentan con ellos a menudo. Campsas es el nombre egipcio de estos animales, a los que llaman los Jonios cocodrilos, nombre que les dan, por la semejanza que les suponen con los cocodrilos o lagartos que se crían en su tierra.

LXX. Muchas y varias son las artes que allí se emplean para pescar o coger el cocodrilo, de las cuales referiré una sola que creo la más digna de ser comentada. Atase al anzuelo un cebo, que no es menos que un lomo de tocino; arrójase en seguida al río, y se está el pescador en la orilla con un lechoncito vivo, al cual obliga a gruñir mortificándolo. Al oír la voz del cerdo, el cocodrilo se dirige hacia ella, y topando con el cebo lo engulle. Al instante tiran de él los de la orilla, y sacado apenas a la playa, se le emplastan los ojos con lodo, prevención con la que es fácil y hacedero el domarlo, y sin la cual harta fatiga costara la empresa.”

Herodoto (484-425 a.C.) en los Nueve Libros de la Historia.

Los grandes depredadores, y los cocodrilos no pueden ser una excepción, sobre todo los que incluyen a los homínidos entre sus presas, han merecido, sin duda, una especial atención por parte del hombre como no podía ser de otra forma.

Desde el principio de las sociedades humanas, los grandes depredadores han tenido en general una mala acogida por parte de los seres humanos, debido fundamentalmente al temor que provocan. Los cocodrilos han sido especialmente vilipendiados, ya que las representaciones del diablo en forma de dragón o de cocodrilo, han sido comunes en muchas de las sociedades humanas. En el Antiguo Testamento se menciona un monstruo

marino llamado Leviatán, traducido como cocodrilo y que ha sido relacionado con Satanás, en China existía el mito del dragón que vomita fuego. En la actualidad, los *Crocodylia* no salen mejor parados, y en dibujos animados como Peter Pan y películas como “Tarzán”, “Cocodrilo Dundee”, “El cocodrilo” o la recientemente estrenada “Cocodrilo (un asesino en serie)” se nos presenta como una peligrosa pesadilla.

La población de cocodrilos introducida en el área de estudio se encuentra en plena expansión territorial, se ha constatado la presencia de cocodrilos adultos en las inmediaciones de núcleos habitados, como el pueblo del Samán de Apure, que es el núcleo habitado de mayor importancia más próximo a las áreas de introducción (figura 134). Gran parte de la población de El Samán depende del río y de los humedales, podemos citar: pescadores profesionales y deportivos los transportistas fluviales y los explotadores de recursos especiales como el caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*).

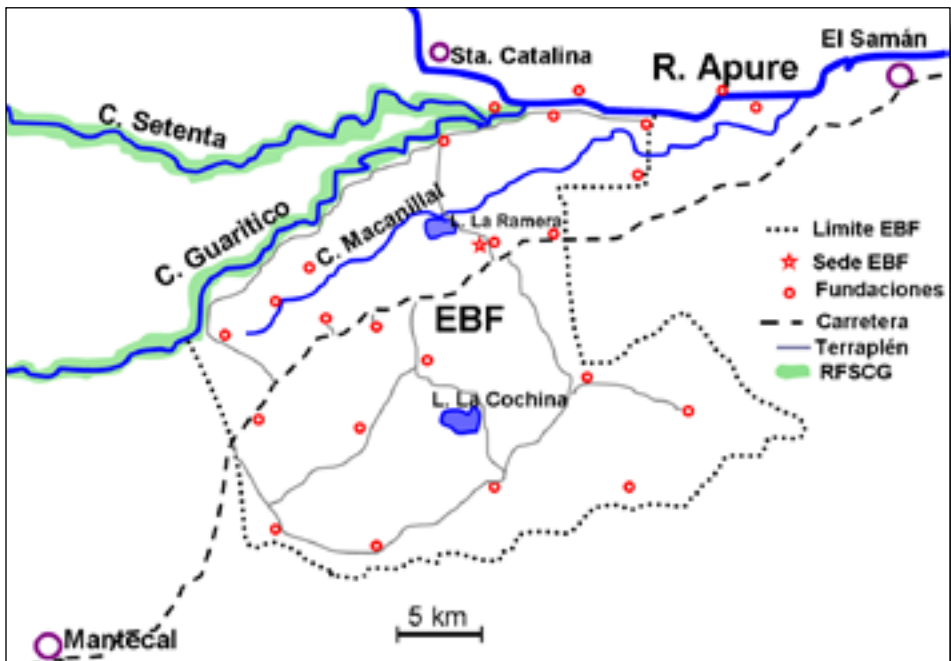


FIGURA 134. Mapa del área de estudio donde se muestra la situación de los núcleos humanos poblados, de la EBF y del RFSCG.

Desde que se inició el programa de conservación se han detectado escasos incidentes entre humanos y cocodrilos, sin embargo no hay que descartar que si la población de reptiles sigue aumentando, podrían incrementarse los riesgos de ataques contra los habitantes ribereños y sus animales domésticos tal y como sucedía en el pasado, cuando los ataques a humanos y ganado eran más frecuentes. Cuando los programas de conservación son exitosos y el número de cocodrilos aumenta, es inevitable que antes o después surjan conflictos hombre-cocodrilo (Ross 1998b). De ahí la necesidad del presente estudio etnoecológico, cuyo objetivo es conocer las relaciones entre el cocodrilo del Orinoco y el hombre, tanto pasadas como presentes.

Se analizaron las características socioeconómicas de la población local, se revisó la bibliografía referente a sus relaciones tradicionales con el cocodrilo del Orinoco, se indagó sobre su integración y conocimiento del medio natural y se llevó a cabo una batería de encuestas sobre su conocimiento y actitudes actuales frente a la especie y el programa de cría y liberación en curso.

El trabajo se basa en entrevistas dirigidas principalmente a la comunidad de pescadores, de El Samán, que por su forma de vida es el grupo humano más relacionado con los cocodrilos.

Lugo (1998) recoge 40 entrevistas a personas relacionadas de algún modo con el caño Guaritico, de los cuales 10 eran pescadores. Los resultados que arrojó fueron que el 37,5 % de los entrevistados nunca había visto un cocodrilo del Orinoco, y que un 42,5 % había conocido al cocodrilo gracias a las sueltas. En cuanto a la opinión de los entrevistados sobre la suelta de cocodrilos en la zona, no se obtuvo ningún resultado debido a que las respuestas fueron evasivas.

En los Llanos colombianos (Estación Biológica Tropical Roberto Franco 2000) se realizaron 261 encuestas con el fin de valorar el grado de conocimiento que los entrevistados tenían respecto del cocodrilo del Orinoco. Los resultados más relevantes fueron que un 49% distinguía entre el cocodrilo del Orinoco y otras especies de crocodílidos. A un 49% de los propietarios de predios rurales les interesaría tener una pareja de cocodrilos, pero sólo un 26 % de ellos lo haría para reintroducirlos en la vida silvestre y un 19 % para obtener beneficio económico de su piel. Un 72% afirmó que en la actualidad la gente no consume huevos de cocodrilo. Un 65 % desconocía que existiera alguna iniciativa relacionada con la conservación del cocodrilo.

Seijas (1998 y 2001) realizó un análisis de la presión humana y la abundancia de cocodrilos en la cuenca del río Cojedes. Este estudio concluyó que la abundancia de cocodrilos no está correlacionada negativamente, en términos estadísticos, con la presión humana, aunque observó una tendencia que apunta en esa dirección. En esta área, algunos cocodrilos jóvenes mueren a manos de los pescadores de forma fortuita. Seijas (2001) afirma que las menores densidades de cocodrilos en la cuenca del río Cojedes, se dan en las zonas que son navegables durante todo el año.

Thorbjarnarson y Hernández (1992), Thorbjarnarson y Hernández (1993a) y Llobet (2002) indican que la población de cocodrilos en el río Capanaparo (estado Apure) sufre la caza de adultos y la recogida de huevos y crías. Según estos autores, los primeros son cazados por ser potencialmente peligrosos para el hombre; los huevos se utilizan para el consumo local y las crías son vendidas como mascotas. Los precios de la venta de crías oscilaban, en 2002, entre los 2.000 y los 20.000 bolívares (0,85 - 8,5 €). Un dato interesante apuntado por Llobet (2002), es que el sector donde menos presión de caza hay sobre los adultos es donde se realiza en mayor grado el comercio de crías, ya que seguramente asignaron un valor económico a los cocodrilos. En este área del Capanaparo las poblaciones de indios Yaruros son relativamente abundantes, y son ellos, principalmente, los que realizan este tráfico de mascotas.

Por último, basándonos en los resultados de esta tesis y en la experiencia de más de 30 años de la EBF en la conservación del cocodrilo se sugieren ciertas tareas encaminadas a un plan de manejo de la especie.

Para una correcta comprensión de este apartado conviene recordar que a *Crocodylus intermedius* se le conoce en Venezuela popularmente como “caimán”, mientras que el nombre de “cocodrilo”, que hemos venido usando a lo largo de esta tesis, es poco frecuente.

11.1. DATOS SOCIOECONÓMICOS DEL ESTADO APURE

Tomados de Echenique (1998) y del Censo de 2001 para el estado Apure realizado por el Instituto Nacional de Estadística. El área de estudio es el Estado Apure (figura 135), de 76.500 km² (un 8,4% del territorio nacional), ocupado por apenas el 1,5% de la población total de Venezuela. La población residente en el estado Apure según el censo 2001 era de 377.756 personas, lo que significa una densidad poblacional de 4,9 hab./km², 20,8 veces inferior a la densidad nacional (25,7 hab./km²). Algo más de la mitad se concentra en la capital, San Fernando (aproximadamente 131.938 habitantes) y en las ciudades de Achaguas y Guasdalito. Desde el primer censo oficial realizado en 1873, el crecimiento poblacional del estado Apure es positivo, en 2001 se incrementó en un 2,6%.



FIGURA 135. Mapa político de Venezuela y del Estado Apure. Círculo rojo área de estudio.

En el estado Apure predomina la población joven, el grupo de 0 a 19 años abarca el 52,1% de toda la población. La tasa de analfabetismo se sitúa en el 12,9 %, pero este valor disminuye al 6,7 % para el segmento poblacional comprendido entre los 10 y 19 años.

Dentro del estado Apure los desplazamientos humanos se ven limitados debido a la escasez de vías pavimentadas, los innumerables ríos y caños que la atraviesan y que provocan su inundación en la época de lluvias, unido a la poca población y al irregular e insuficiente suministro eléctrico dificultan la implantación de industrias. El clima, los suelos fundamentalmente arcillosos, el relieve plano y la extensa red hídrica explican la baja capacidad de carga ganadera de las sabanas (0.2 u.a/ Ha), que genera el 80 % del valor bruto de la producción.

En cuanto a la tenencia de la tierra, de 4.222.319 hectáreas en explotación, el 80% son de propiedad privada. El 74 % de las fincas presentan una superficie menor a 200 ha, pero abarcan apenas el 0.89 % de la superficie del estado. El 96 % de la tierra está en manos del 6 % de los propietarios.

Como ya se comentó en el capítulo 2 Área de Estudio, la agricultura (de autoconsumo y pequeños productores y sin mecanización) es una actividad sin relevancia económica en el estado Apure.

La pesca tampoco está muy desarrollada debido a que el recurso no ha sido ordenado, la legislación es escasa y no se aplica debidamente. Apure es el segundo estado más pobre de Venezuela.

11.2. DATOS SOCIOECONÓMICOS DE LA POBLACIÓN DE EL SAMÁN DE APURE

En el estado Apure se localiza la localidad de El Samán de Apure, situada al este del RFSCG (figura 134) y a 30 km de la EBF.

El Samán de Apure se encuentra dentro de la Parroquia Mucuritas, ésta tiene una extensión de 1.126 km² y una población, para el año 2001, de 4.286 habitantes, lo que resulta en una densidad de 3,8 hab./ km². Un 71,02% de la población activa de esta parroquia no trabaja de forma continua, y un 28,5 % se declara analfabeta.

11.3. METODOLOGÍA

En primer lugar se llevó a cabo una revisión de la bibliografía relacionada con la abundancia de cocodrilos entre los siglos XVI y primeras décadas del XX. En este periodo, desde la conquista hasta el inicio de la caza comercial, las poblaciones de cocodrilos eran tales que, al contrario de lo que sucede hoy, se producían contactos directos y continuos con el hombre.

Se describe en detalle el programa de conservación en la EBF que ha permitido establecer la nueva población de *C. intermedius* y las renovadas relaciones entre hombres y cocodrilos. En este contexto se refiere una breve historia de la EBF, su grado de responsabilidad en el éxito del programa de conservación y se discute sobre el caso de custodia del territorio que constituye. Durá y Castroviejo (2007) definen la custodia del territorio como la figura que impulsa las tareas de conservación de la Naturaleza, en cualquiera de sus formas, por parte de personas jurídicas y físicas privadas, como sustitución o complemento de la labor de las administraciones públicas.

Se llevó a cabo una recopilación de nombres vernáculos sobre fauna, sus usos y el medio natural.

Se realizaron 54 encuestas, que abarcaron casi el 50% de las 120 personas que componen la comunidad, dirigidas a los pescadores (n: 51) y a los dueños de fincas (n: 3) adyacentes al área de introducción de cocodrilos, para averiguar sus condiciones socioeconómicas, sus conocimientos sobre el cocodrilo, su postura acerca de la presencia de cocodrilos y su introducción cerca de sus localidades o zonas de trabajo. No se consideró necesario aumentar el tamaño de muestra dada la homogeneidad alcanzada en las respuestas.

La entrevista (anexo 1) se iniciaba con las preguntas más sencillas (tales como edad, ocupación, etc.). Se pretendía que el entrevistado ganara confianza con el entrevistador. Las entrevistas se realizaron entre los meses de abril y junio de 2004.

11.4. RELACIONES PRETÉRITAS DE LAS POBLACIONES HUMANAS CON LOS COCODRILOS

11.4.1.-ABUNDANCIA HISTÓRICA Y DECLINACIÓN DE LAS POBLACIONES

El cocodrilo del Orinoco es cita obligada en todas las narraciones de viajeros, científicos o historiadores, que cruzaron la extensa región de los Llanos hasta mediados del siglo XX. Todas las historias, más allá de las singularidades del relato, coinciden en señalar la abundancia de cocodrilos en los ríos que surcan la región llanera. El naturalista alemán Humboldt con ocasión de su viaje en el 1800 por lo que hoy serían los territorios de Venezuela y Colombia, escribe respecto a su navegación por el río Apure: “ En ese terreno intermedio (refiriéndose a las playas) se ven los cocodrilos, a menudo en número de 8 ó 10, tendidos sobre la arena, inmóviles... reposando unos al lado de los otros”...”Se han multiplicado de tal manera estos reptiles monstruosos, que a todo lo largo del río hemos tenido a la vista, casi a cada instante, cinco o seis de ellos. Comenzaba sin embargo a notarse apenas por este tiempo la crecida del río Apure, y centenares de cocodrilos se encontraban por consiguiente sepultados todavía en el lodo de la sabana.”...”Más debajo de la desembocadura del Arauca aparecieron los cocodrilos en mayor número que hasta entonces...”(Humboldt 1800).

Del mismo modo, Páez (1868) escribió: “Cuando se pasea a lo largo de las riberas del Portuguesa, se puede ver a estos grandes lagartos reunidos en grupos de seis o más, calentándose al sol cerca del agua...”.

Ya en época más reciente, podemos leer en Gallegos (1928) “Como todos los de la llanura, era aquel caño un criadero de caimanes a cuyas tarascadas habían perecido varias reses... Los cazaban a tiros o los arponeaban desde la orilla” (Gallegos 1928) o en Calzadilla (1940) “En los ríos apureños es asombrosa la procreación del cocodrilo”.

Sin embargo, con los datos de los cronistas en la mano, es difícil precisar el número total de cocodrilos que habitó en esta región antes de que se iniciara la cacería comercial, ya que apenas refieren datos cuantitativos de abundancia. Es posible acercarse a dicha cifra en base a ciertos reportes sobre la cacería y exportación de cueros de *C. intermedius* entre los años 1929 y 1963 (figuras 136 y 137).

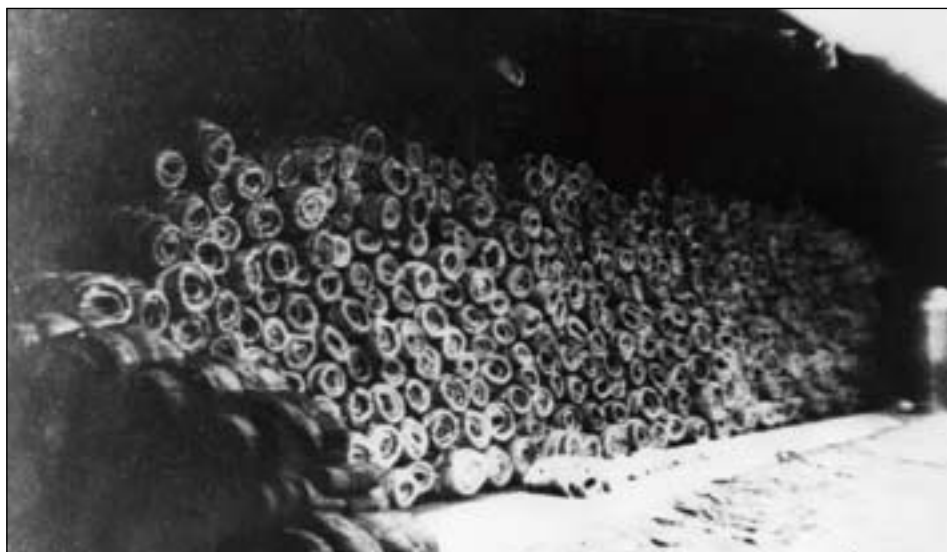


Figura 136.- Decenas de pieles de cocodrilo del Orinoco almacenadas en San Fernando de Apure durante el periodo de cacería comercial. Foto cortesía de David S. Lee.



Figura 137.- Cocodrilos del Orinoco sacrificados para aprovechar su piel durante la década de 1940. Fotografía tomada a orillas del río Apure, a la derecha de la misma puede observarse a un caimanero empuñando un hacha con la que remataban a los cocodrilos heridos. Imagen cortesía de David S. Lee.

Calzadilla (1940) señala que en 4-5 años, no precisa fechas aunque probablemente se refiera al periodo 1930-1934, se exportaron 850.000 pieles de cocodrilo. Según Mondolfi (1965), entre 1929 y 1934 se exportaron 2.024.865 kg de cuero de cocodrilo en Venezuela. Por su parte Medem (1981) estima que el mínimo absoluto de pieles obtenidas en Colombia fue de 235.200-254.00. Medem (1983) cita al Sr. Faoro, comerciante de pieles de cocodrilo radicado en San Fernando de Apure, Venezuela, para afirmar que entre 1930 y 1931 se vendían diariamente en dicha localidad entre 3.000 y 4.000 pieles procedentes de la hoya del Arauca de los ríos Capanaparo y Cinaruco (Colombia) y de algunos puntos de Venezuela. Por último Blomh (1973) cita a Medem (1970) para afirmar que “Según informes, en los años de los 1940, unos 154.000 ejemplares fueron cazados en el río Meta y sus afluentes, y unos 40.000-50.000 en el Guyabero-Guaviare”.

Con estos datos en mente podemos pensar que el total de cocodrilos del Orinoco presentes en la región de la región de Los Llanos rondaba los 3 millones de ejemplares, aunque este número pudo ser mucho mayor, ya que los ejemplares que conseguían huir heridos y morían más adelante no pueden ser contabilizados.

De acuerdo con Calzadilla (1940) la caza de cocodrilos se inició en 1894, por parte de una compañía estadounidense que se afincó en El Yagual (Venezuela). Estos cazadores utilizaban escopetas durante el día para cazar cocodrilos, lo que hacía muy difícil cobrar las piezas ya que muchas huían heridas y no se podían recuperar. Además, el ruido de las armas espantaba a los cocodrilos cercanos. Esta actividad cesó, por falta de beneficios, un año después. Según Mondolfi (1965) la caza comercial a gran escala y desmedida se inicia en 1929, teniendo su punto álgido entre los años 1929 y 1934. Durante este segundo periodo el negocio se vio impulsado por empresarios franceses (Calzadilla 1940; Medem 1981) y las pieles se exportaban principalmente a Alemania, Francia y Estados Unidos, y en menor medida a Inglaterra, Italia, Holanda y Japón (Medem 1981). En este caso, la técnica más común de caza consistía en arponear a los cocodrilos de noche desde embarcaciones ligeras (curiaras) tal y como se explicará con detalle. Esta actividad continuó hasta principios de la década de los 60, cuando hacía años que el recurso se había vuelto escaso y apenas reportaba beneficios económicos. El descenso en el número de pieles disponibles, para 1963 se exportaron apenas 2.400 kg (Mondolfi 1965), desató la cacería comercial del otro crocodílido presente en la región, el caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*) (Medem 1981, 1983). Seijas (1998) apunta que seguramente durante la búsqueda de caimanes de anteojos se disparaba a los pocos cocodrilos supervivientes. Aún así y según Godshalk (1978), la caza de cocodrilos todavía estaba activa en el río Meta, frontera natural entre Venezuela y Colombia, a finales de los 70. Irónicamente, las primeras leyes contra la caza de cocodrilos se promulgaron en Colombia en 1959 (Medem 1981) y en 1970 en Venezuela (Seijas 1998), cuando apenas quedaban ejemplares que proteger.

Federico Medem (1958) fue el primer investigador en dar la voz de alarma sobre la delicada situación que atravesaba *C. intermedius* debido a la intensa caza comercial. En los años 1974-75 realiza los primeros censos, encuentra 280 individuos en una superficie de 252.530 km² y estima la población total colombiana en menos de 1.000 ejemplares (Medem 1981). Como consecuencia, Medem inicia en Colombia el proyecto de cría en cautividad de cocodrilos con fines de conservación. En Venezuela Mondolfi (1965)

y Donoso-Barros (1966a) alertan sobre el peligro de desaparición del cocodrilo del Orinoco y en los años 70 se impulsan proyectos de recuperación de la especie similares a los colombianos (Blohm 1973; Ramírez *et al.* 1977). Simultáneamente se promueve la búsqueda de las poblaciones supervivientes en los Llanos venezolanos Godshalk (1978 y 1982), cuenta 273 ejemplares en más de 3.500 km recorridos y considera que en Venezuela habita un número inferior a mil cocodrilos. Los desalentadores resultados obtenidos propician que la UICN sitúe al cocodrilo del Orinoco entre las especies “en vías de extinción” (Groombridge 1982). Actualmente la UICN cataloga a esta especie como “Críticamente amenazada” y está incluida en el apéndice I de CITES.

En los 80, y en base a los resultados de Godshalk, se describe la situación de los relictos poblacionales: Franz *et al.* (1982) detectan una pequeña población en el río Caura, Ramo y Busto (1984) descubren la población del río Tucupido. En 1986 la Fundación para la Defensa de la Naturaleza (FUDENA-WWF) lidera un nuevo esfuerzo para buscar los relictos de población del cocodrilo del Orinoco en Venezuela. En esta ocasión se censan las dos poblaciones supervivientes más importantes, la del río Cojedes estimado en 500 ejemplares (Ayarzagüena 1987 y 1990) y la del río Capanaparo, de similar proporción (Thorbjarnarson 1987; Thorbjarnarson y Hernández 1992). Por último Seijas y Meza (1994) reevalúan el estado de la población en el río Tucupido después de ser embalsado. Estas investigaciones ponen en relieve la crítica condición de esta especie.

11.4.2.- DISTRIBUCIÓN HISTÓRICA Y ACTUAL

La distribución de *C. intermedius* coincide en su mayoría con la superficie delimitada por los Llanos del Orinoco. Las únicas observaciones de la especie fuera de esta región ecológica son las de los ríos Caura (Franz *et al.* 1982) y Ventuari (Thorbjarnarson y Hernández 1992), aunque ambos pertenecen a la cuenca del río Orinoco (figura 138). Medem (1958) señala los ríos Inírida y Duda (340 m s.n.m.) como límite meridional y occidental de la especie en Colombia. El límite oriental del área de distribución de la especie es el delta del Orinoco (Venezuela), la presencia de esta especie en esta región sigue siendo una incógnita. Ramírez *et al.* (1977) señalan que 4 ejemplares presentes en el Parque Loeffling (Puerto Ordaz) provenían del Delta del Orinoco y Medem (1983) recoge un registro de *C. intermedius* en la isla de Trinidad y especula con que se trata de animales errantes que salieron al mar atravesando el mencionado delta. Asimismo pescadores radicados en Boca Macareo nos informaron de la existencia de la especie en el delta, aunque no llegamos a observarla. No existe, aparentemente, ninguna barrera para la dispersión de la especie en el Delta del Orinoco, el efecto de las mareas marinas produce crecidas diarias que cubren las playas de arena en la época seca podría impedir la reproducción de la especie, pero sólo afectan a unos 100 km de la desembocadura, y la distancia desde la población de Barrancas, inicio del delta, hasta la boca más cercana la supera con creces. Al sur de Venezuela, Humboldt (1800) señaló que los cocodrilos dejan de estar presentes en el río Orinoco a partir de San Fernando de Atabapo y de nuevo no encontramos una explicación lógica que impida la dispersión de esta especie por el curso alto del río Orinoco. En un viaje realizado en diciembre de 2006 desde Pto. Ayacucho hasta el caño Casiquiare pudimos entrevistar a los habitantes de las

comunidades ribereñas, y todos ellos nos informaron de la presencia del cocodrilo hasta Tama-Tama e incluso en el caño Casiquiare, brazo del Orinoco que al unirse con el río Guainía forma el río Negro que a su vez desemboca en el río Amazonas, donde el capitán de la comunidad de Mamoá (etnia curripaca) nos informó de la presencia de cocodrilos en el caño Casiquiare y que incluso había reproducción, describiendo un nido enterrado en una playa cercana a Mamoá. La descripción del nido y la época de postura (diciembre) coinciden con las características de esta especie, por lo que consideramos la información como veraz. El curso alto del Orinoco y el caño Casiquiare presentan un hábitat óptimo para esta especie, con abundancia de pescado, extensas playas aptas para la anidación y baja presión humana. Por último, la localidad más septentrional de su área de distribución es el embalse de Camatagua (Thorbjarnarson y Hernández 1992), localidad situada a unos 320 m s.n.m, una de las más elevadas que se han citado para esta especie.



FIGURA 138.- Distribución histórica (fondo verde) y actual (puntos negros) del cocodrilo del Orinoco. En morado los nombres de las tres poblaciones más importantes. Basado en los trabajos de Ramírez *et al.* (1977), Godshalk (1978), Medem (1981 y 1983) Franz *et al.* (1982), Thorbjarnarson y Hernández (1992), Lugo (1995), Seijas (1998), Llobet y Seijas (2002), Rodríguez (2002), Rodríguez y Ramírez (2002), Ávila (2008), Jiménez-Oraá *et al.* (2008) y este trabajo.

11.4.3.- Usos

Citamos algunos de los usos, que tanto los criollos como los indígenas, daban al cocodrilo del Orinoco:

- Alimenticio: Gumilla (1741) apunta que “...los indios otomacos, mortales enemigos de los caimanes por muy amigos de su carne...”, De Cisneros (1764) indica “... tiene mucha grasa, y en especial en la cola; su carne es muy blanca, aunque algo dura. Los indios la comen muy bien.” Agustín Codazzi (1841) “Cuando se mata una hembra, se le sacan los huevos... y cocidos y secos son una comida regalada, no solo para los indígenas sino también para otras personas...” “En el Orinoco los indios otomacos y yaruros comen el caimán a pesar de su olor a almizcle...” (Codazzi 1841) o “Los Guanos... son muy pescadores de toninas y se zambullen a arponear los caimanes para comer, siendo bastante afectos a ellos...” (Bueno 1948 en Cardona 1964).
- Medicinal: De Cisneros (1764) menciona “...una ochava de polvos de la verga de este Animal, es especial curación para el pasmo; la manteca es delgada y purgante; los indios la beben y con ella se limpian el vientre...” En Páez (1868) leemos “Con el mesenterio de los caimanes, nuestros peones prepararon una gran cantidad de manteca; soberano remedio contra torceduras y enfermedades de la piel de los caballos. Poniendo esta manteca al sol, dentro de cachos perforados por un pequeño agujero en su extremo un fino aceite, igual al de la ballena, es de este modo filtrado y recogido en vasijas.”
- Magia y religión: A los colmillos del cocodrilo (figura 139) se le atribúan propiedades curativas, “...venden los colmillos a muy buen precio...a causa de



FIGURA 139. En nuestros días apenas se consideran a los dientes de cocodrilo como contraveneno, sin embargo es posible encontrarlos en El Mercado Indígena de Pto. Ayacucho, donde son vendidos como fetiches. Fotografía Edouard Paiva.

haberse descubierto en la provincia de Caracas ser dichos colmillos un gran contraveneno...”, “...dando tósigos a varios animales, después de atarles al pescuezo el dicho colmillo; y el efecto fue lanzar a breve rato la carne envenenada y quedar sin daño alguno” (Gumilla 1741). “Se cree por todos en los Llanos, que esos colmillos en contacto con los cuerpos de hombres o animales, los protege contra el veneno de las culebras; principalmente si son sacados en Viernes Santo” (Páez 1868). Del mismo autor tomamos :”Se cree también que las sortijas hechas con el mismo material, sirven para advertir a sus dueños de la presencia de algún veneno mezclado a las bebidas, y en este caso una repentina efervescencia del líquido lo delata.”

- Usos diversos: “... a la luz de media docena de candiles o lámparas de tierra quemada, llenas con manteca de caimán...” (Páez 1868). “..En el Apure se caza el caimán de varios modos para coger sus dientes y sobre todo la manteca, con la cual se alumbran los llaneros...” (Codazzi 1841). Américo Briceño, en Echenique (1979), describe “Basta decir que los llaneros no tenían habitaciones...su montura, un toreque de madera; sus asientos cabezas de reses o esqueletos de caimán.”

11.4.4.-CAZA TRADICIONAL

Aparecen testimonios de caza de cocodrilos desde la época virreinal para evitar riesgos de ataques o para aprovechar su carne, y por tanto, tuvieron un escaso impacto para las poblaciones de cocodrilo del Orinoco.

Gumilla (1741) describe el modo de cazar cocodrilos por parte de los indios: “... en todos estos sitios hay caimanes cebados y enseñados a comer carne humana... y es allí donde también perecen muchos de ellos con las flechas de caña brava que les disparan los indios. Es la caña brava...veneno tan activo para los caimanes que por poco que entre la punta de la flecha...a poco se observa que ha muerto. También los mata su misma voracidad, a la cual ceban aquellas gentes de este modo: en medio de una estaca de madera firme atan una soga fuerte y larga; en la estaca amarran un pescado que lo tape o un pedazo de carne; luego concurren, y el primero que llega se traga la carnada y la estaca; espera un rato el pescador y luego, con la ayuda de sus compañeros, saca el caimán a la playa por más que se resista”.

Páez (1868) describe varios modos de cazar cocodrilos por parte de los llaneros: “Decidiose al punto acabar con el terrible enemigo echando mano del lazo, con gran asombro de los blancos presentes, quienes vieron a un hombre sumergirse hasta el fondo en busca del caimán con el deliberado propósito de enlazarlo... hundiose de nuevo para reaparecer por fin anunciando alegremente la captura del enemigo, como lo probaba el extremo del lazo que llevaba en las manos...”, sobre la caza con flecha y boya “Estas (las flechas) son fabricadas de tal manera, que el hierro sujeto a la varilla se desprenda tan pronto como toca con un objeto en el agua. Una cuerda delgada de algunos pies de largo, sujeta a la punta de la varilla que es de una madera flexible y liviana en la que se le da varias vueltas hasta el extremo en que se fija el hierro, donde se le amarra sólidamente. La flecha por ser tan liviana, flota sobre el agua tan pronto como el hierro se desprende

por las sacudidas del animal, y sirve de guía para seguir todos sus movimientos...El viejo pescador me explicó en seguida que la operación consistía en tirar primero una de estas flechas contra el caimán para indicar su posición en el agua, para después, si esto era practicable, arponearlo en la única parte vulnerable: la raíz del pescuezo, sin tener ya otra cosa que hacer que arrastrarlo afuera con la ayuda de fuertes sogas amarradas al arpón.”

Rómulo Gallegos (1928) explica una de las maneras de los llaneros de cazar caimanes al acecho: “¿Ve aquellas dos taparas que están flotando en medio del caño? Debajo de ellas están dos hombres esperando que se aboye un caimán para alancearlo por el codillo, bajo el agua. Esa es la cacería que tiene más mérito...”.

11.4.5.-CAZA COMERCIAL

A finales de la década de los años 20 del siglo pasado, cuando en E.E.U.U ya no quedaban suficientes aligatores (*A. mississippiensis*) para satisfacer la demanda internacional de pieles, y las poblaciones del cocodrilo de la costa, *C. acutus* habían sido diezgadas desde México a Perú por el mismo motivo, comenzó en Venezuela y Colombia una caza intensiva e incontrolada del cocodrilo del Orinoco con fines comerciales. A continuación transcribimos tres fragmentos que describen en detalle la caza con arpón (figura 140) empleada en aquella época y como se podrá ver, existían ligeras variaciones en el método.



FIGURA 140. Fija o fisga caimanera utilizada en el periodo de cacería comercial. Foto Marcos Escudero.

“Los métodos de explotación se han simplificado al presente, organizándose verdaderas expediciones con individuos competentes y tan conocedores como para calcular con sólo inspeccionar el lugar el número de pieles a obtener y el tiempo y materiales gastados. Estas expediciones se conducen a lugares conocidos y estudiados de antemano donde abunden llevando embarcaciones grandes, bongos con sal, utensilios y el bastimento suficiente para los días a permanecer en donde establecerán ranchería. Como utensilios indispensables llevan canoas pequeñas, arpones fuertes, potentes linternas y cantidad de mecate en lugar de sogas usadas antes, pues aunque la soga se escurre mejor y aprieta el pescuezo del caimán, es trozada más fácilmente por los caribes al engrasarse de sangre.

Una vez establecida la ranchería central, partirán expediciones en las canoitas, a hora adecuada en la tarde según la distancia al punto elegido por cada cual, de modo de llegar temprano en la remontada, observando bien todas las ensenadas y remansos para hacer el mismo recorrido de bajada cuando ha cerrado la noche, tomando las debidas precauciones y sobre todo en absoluto silencio.”

“En la canoita viajan regularmente el patrón en la popa dirigiéndola, el arponero va en la proa, con el arpón en la mano derecha en actitud hostil y la linterna en la izquierda; si la canoa es de suficiente tamaño puede ir otro individuo de gran utilidad en el preciso momento de la brega para rematar al animal. El arponero va parado, circunstancia que requiere suma habilidad para mantenerse en equilibrio mientras el bamboleo de la minúscula embarcación, y al mismo tiempo en actitud escudriñadora en las aguas de la costa alumbradas con la potente linterna hasta enfocar dos puntos rojos, brillantes, los ojos del caimán el cual también habrá avistado el patrón para enrumbar silenciosamente la canoa en esa dirección. Es indispensable mantener los ojos del saurio apresados por la luz del foco sin alterar la posición, porque pasado el encandilamiento se zambulle para no salir más. En esta forma van acercándose los cazadores paulatinamente y con gran sigilo hasta alcanzar una distancia suficiente a no errar el golpe, uno o dos metros según la práctica del arponeador, descargándole seguidamente el arponazo con fuerza e inmaculada puntería a la papada; hemos llegado al momento culminante y crítico porque el animal sintiéndose herido panquea con fuerza, barajustando algunos hacia la canoita y volteándola, razón por la cual el patrón procura enfrentársele colocándola ventajosamente entre el animal y la tierra para el recurso de poder alcanzarla en la huida mientras él se debate, y enderezarla en caso de ser volteada; todo ejecutado sin abandonar la linterna, ni la cuerda del arpón ni las bogas, muchas veces además defendiéndose del arponeado y de los otros caimanes, pues casi nunca es uno solo.”

“Tan pronto asegurada la presa, procura cambiarse la tripulación de la canoita de cacería a otra grande o bongo capaz de resistir las acometidas del caimán, convertido furioso apenas se siente apresado; pero no todos barajustan atacando a la embarcación, muchas veces al sentir el arponazo forcejea, panquea y alborota en retirada y se zambulle arrastrando canoa y canoeros en su huida, generalmente aguas arriba, y como el arponero no ha soltado la cuerda, la cobra al cabo de un momento atrayendo al animal, el cual al verse cerca panquea otra vez y emprende nueva retirada, y así hasta sentirse fatigado y dolorido, siendo entonces más accesible, dejándose arrimar a la borda donde se le descarga el certero hachazo, rematándole inmediatamente con dos o tres golpes más, siempre enfocándolo.”

“Las canoas grandes llevan colocados por fuera de la borda resistentes travesaños de madera o unas cuantas argollas donde se aseguran los rematados porque no cabrían dentro. Cuando la cacería es abundante, conducen siempre detrás y a distancia otra embarcación mayor donde los van recogiendo, librando de todo estorbo a los cazadores, o también sacan los muertos a la playa un poco distante de la orilla, tapándolos con hojarasca para evitar los piquen los zamuros o los otros caimanes los empujen al agua. Eso sí, al rayar el día como dicen los llaneros, bien revisado el campo de cacería y recogidos los muertos, se entregan a dormir los cazadores y comienza la tarea del desuello.” (Calzadilla 1940).

“Cuando estaba mucho más joven y trabajaba en el Hato Paraima (estado Cojedes), yo no conocía como era lo de la cacería de caimanes, entonces se apareció un hombre que era hijo de un general y uno de los antiguos dueños de Paraima y me dijo: “Mira Pelirrubio, nosotros vamos a cazar los caimanes, allá hay muchos caimanes en los ríos, vamos a matarlos para sacarles las pieles”. Nunca me dijo nada de cuanto le iba a cobrar, ni nada de eso, sino como si eso fuera algo muy común.”

“Entonces se aparecieron ellos con varios bongos, bongos son canoas grandes, primero iban dos bongos con los cazadores, después vino el bongo donde allí ponían los caimanes, tres bongos con sal, aguardiente y comida, un bongo con músicos y dos bongos con mujeres. Entonces ellos se arranchaban como decían en un sitio y entonces empezaba la cacería. Entonces pasaban un tiempo, en Paraima recuerdo que estuvieron como mes y medio en esa fiesta. Los primeros caimanes los mataban de día, después ya que se ponía más difícil, los mataban de noche y se tomaban los tragos para tener vigor para matar. Después que terminaban las faenas era música, aguardiente y fiesta. Yo los acompañaba, me pareció muy interesante. El cuero se trataba igual al del ganado, se sacaba en el suelo, lo iban sacando con un cuchillo muy especial para que no le quedara carne en el cuero, para que no se pudriera, después que estaba sacada toda la piel, la ponías en el suelo, la lavabas y la salabas y allí las dejaban que se secaran, quedaban muy secas.”

“Esos cueros salados se exportaban para Europa, porque el caimán del Orinoco, junto con el cocodrilo del Nilo, son de las pieles más finas que existen en el mundo, porque hay diferentes especies de cocodrilos, hay muchas especies, pero el caimán es un animal muy grande y hasta de ocho metros de largo. De la piel se utilizaba la parte de abajo, las partes que no se utilizaban eran las de arriba que las tenían duras y calcificadas, a diferencia de la baba, otra variedad de cocodrilo más pequeña, de la cual no se usan sino las partes laterales.” Entrevista realizada a Don Antonio Julio Branger en el Hato Piñero, Estado Cojedes (1992), por Don Ernesto Armitano, transcrita por Rafael Hoogesteijn. Revista Venezuela Bovina (en Prensa).

“En lo que respecta a las pieles de caimán, estos saurios fueron extraordinariamente abundantes en Los Llanos. A partir de la segunda o tercera década de este siglo (siglo XX), empresas que las negociaban en escala internacional, hicieron contacto con la gente de nuestros Llanos y comenzó la cacería comercial. Un tren de caimaneros constaba fundamentalmente de un bongo más o menos grande que hacía de barco madre para llevar las provisiones básicamente panela, queso, casabe y café, además de mucha sal para conservar las pieles; este bongo era el apoyo logístico de una flotilla de curiaras cazadoras, que se desplazaban por los ríos y caños, estableciendo campamentos en sitios donde abundaba el caimán. Por la noche y mejor si no había luna, las curiaras cazadoras salían a recorrer las aguas tripuladas por dos hombres, uno que iba en la popa utilizando el canaleta para impulsar, pero también haciendo de timonel marcando el rumbo, en la proa iba otro tripulante también canaleteando pero además tenía la misión de alumbrar y arponear, éste iba proyectando la luz de la linterna sobre las aguas y cuando alumbraban un caimán, que se diferenciaba de las babas porque tenían los ojos de azul verdoso mientras los de aquellas se veían rojos con la luz, enfilaban la embarcación hacia donde estaba el animal localizado.

Generalmente los caimaneros utilizaban una manera de bogar llamada “boga sorda”, que consistía en halar el canaleta sin dejarlo rozar la borda de la curiara y cuando llegaba atrás no lo sacaban del agua para evitar el ruido del chapoteo, sino que lo llevaban nuevamente hacia adelante poniéndolo de filo y así sucesivamente. Esta boga silenciosa la llamaban también “boga manaticera”, porque era la utilizada por los cazadores de manatí, a fin de poder acercárseles, por ser animal de oído extremadamente fino. Llegados al caimán, el arponero le clavaba el arma, algunos de mucha precisión y mucho brazo, le rompían las vértebras y el animal quedaba inútil y moribundo, pero si no era así, sino que lo acertaba en otro sitio, comenzaba una lucha muy peligrosa con el animal herido que batallaba fieramente remolcando la curiara por la cuerda que estaba atada al arpón, esa lucha duraba hasta que el animal cansado podía ser arrastrado a la playa donde se le remataba. Ya se comprenderá lo peligroso de esta faena realizada en la oscuridad de la noche en embarcaciones de muy relativa estabilidad y en aguas infestadas de caribes, a quienes excitaba la sangre del animal herido. Huelga decir que en este tipo de actividad abundaron los accidentes mortales. La piel que se utilizaba era la piel abdominal.

Los caimaneros distinguían tres tipos; el caimán verde del Orinoco y sus afluentes, de gran tamaño, los había hasta de 5 y 6 metros de largo, el caimán amarillo que predominaba en los ríos de los Llanos de Occidente, particularmente los afluentes del Portuguesa tenía fama de ser especialmente bravo y agresivo; un caimán que llamaban cocodrilo y también caimán tigrilo, porque tenía muy pronunciadas las manchas negras en los costados, alcanzaba menos longitud que los anteriores pero en cambio era muy grueso y robusto, luchaba con ferocidad y frecuentemente provocaba accidentes.

Como toda especie silvestre que se comercializa, el caimán disminuyó dramáticamente en nuestros ríos llaneros al ser considerado hoy, especie en peligro de extinción.

El Llano que hemos venido describiendo es el de ayer, hoy sólo subsiste a medias, se trataba de una región recia y bravía, duro escenario donde se formó una colectividad con características específicas en las que predominaba una voluntad de acero y hasta cierta resignación para enfrentarse al medio” (Giacopini y Hoogensteijn 1994).

Esta actividad tuvo uno de sus bases comerciales más importantes en San Fernando de Apure (Estado Apure) y adquirió una verdadera relevancia para la economía de la zona, hasta el punto de que en la actualidad, en la avenida principal de San Fernando de Apure se exhibe un monumento que recuerda la abundancia pasada y el comercio con los cocodrilos (figura 141).

A través de nuestras encuestas tenemos constancia de que todavía en 1968 la caza con fines comerciales era un hecho al menos en el caño Guaritico (figura 142); uno de los entrevistados afirmó que cuando él era adolescente acompañaba a su padre a matar cocodrilos usando una técnica no descrita. Por la mañana buscaban las cuevas donde los cocodrilos pasan el día adormilados durante el periodo de sequía, allí les amarraban el hocico con una soga. El otro extremo de la soga se amarraba al chinchorro (hamaca) del patrón. Cuando el cocodrilo salía de la cueva por la noche, el movimiento del chinchorro despertaba al patrón, acto seguido se mataba al cocodrilo a hachazos dentro del agua. El entrevistado, adolescente por aquel entonces, estuvo dos veranos cazando cocodrilos y declaró que nunca hubo accidentes porque “esos viejos sabían lo que hacían”.



FIGURA 141. Fuente decorada con esculturas de cocodrilos ubicada en San Fernando de Apure, donde el comercio de cueros de *C. intermedius* fue una actividad económica de gran importancia en el segundo tercio del siglo XX. Foto Luis Ramos Zibert.



FIGURA 142.- Cocodrilo capturado en → el caño Guaritico durante la época de de caza comercial. Foto cedida por A. Deigwitz Maldonado.

11.4.6.- ATAQUES A HUMANOS

Gumilla (1741), indica "...en tres circunstancias de tiempo son de temerse los caimanes. La primera, cuando por septiembre y octubre andan celosos, en continuo movimiento con las hembras. La segunda, cuando, puestos los huevos en hoyas, que para ellos cavan en las playas, donde con el calor y el sol y de la arena se empollan, andan la hembra y el macho remudando la guardia no lejos de la nidada. La tercera, cuando, salidos ya del cascarón los caimancillos, van todos juntos arrimaditos a las barrancas, nadando por la misma orilla del agua; entonces andan sus padres a la vista, y en este y en los otros dos tiempos dichos gastan infaliblemente de su sañudo humor y embisten con furia...". Humboldt (1800) escribió "Nos decían los indios, que en San Fernando de Apure apenas se pasa el año sin que dos o tres personas adultas, mujeres sobre todo, que van a coger agua al río, sean devoradas por estos lagartos carniceros". También describe un ataque de un cocodrilo a una joven y como liberarse de las fauces del cocodrilo: "Al sentirse atrapada, buscó los ojos del animal y en ellos hundió los dedos con tal violencia que el dolor forzó al saurio a soltarla...yo sabía, decía con frialdad la jovencita... que el caimán suelta la presa al meterle los dedos en los ojos" y más adelante añade "No hay ni un hombre, en todas las regiones tórridas de América, que no sepa que este reptil carnívoro, cubierto por un escudo de escamas duras y secas, es muy sensible en las únicas partes de su cuerpo que son blandas y no defendidas, como los ojos, las axilas, las ventanillas de la nariz, y la parte superior de la mandíbula inferior, en donde se hallan dos glándulas de almizcle."

López Corcuera en su trabajo "Fauna Legendaria" (1984) explica que en la época en que los cocodrilos eran abundantes en los ríos y caños llaneros, podía leerse con frecuencia en los periódicos ataques de cocodrilos contra personas.

Otros ataques contra personas o animales domésticos son descritos por Páez (1868) "Se habían mostrado tan destructores de los becerros y potros de esta propiedad, que su dueño ofreció medio dollar por la cabeza de cada caimán... cuando se habían destruido más de cuatrocientos caimanes, sin que por eso pudiera observarse una sensible disminución de su número" ver también Medem (1981) y (1983).

A pesar de que todos estos testimonios indican que los ataques contra humanos de cocodrilos del Orinoco eran frecuentes, Julio C. Sánchez Olivo trabajó como *bonguero* a principios del siglo XX en el estado Apure (los bongos son embarcaciones largas y estrechas que servían de comunicación y transporte de mercancías en el llano tanto en el verano como en el invierno) y apunta "Los naufragios navegando por los ríos apureños eran frecuentes, pero rara vez perecían los tripulantes y pasajeros ahogados, pues eran muy escasas las personas que no sabían nadar y, aun cuando podían contarse por centenares de millares los caimanes existentes, no eran muy frecuentes las muertes por tan feroces animales: durante el tiempo de mi vida (veinte años más o menos) transcurrido en aquel medio, creo que no tuve noticias de que los caimanes se hubieran comido más de diez personas. Ocurría algo muy importante: los habitantes del llano adentro teníamos una noción muy clara del peligro en que vivíamos, nos familiarizábamos con él y se nos desarrollaba el instinto de conservación... Parece mentira: en el llano civilizado de hoy ocurren muchas más muertes por accidentes de tránsito que en aquel llano atrasado, bárbaro, sin recursos

y llevando una vida riesgosa, en donde la muerte acechaba por todas partes.” (Sánchez 1984). Esta reflexión, al ser de primera mano, induce a pensar que el número de ataques se exageraba a través del tiempo y del espacio, que éstos no eran tan frecuentes ni tan letales como aparentaban, y que, simplemente se magnificaban por la transmisión oral.

11.4.7.- IMAGEN DEL COCODRILO Y CULTURA

Desde los tiempos de la colonización hasta nuestros días la imagen que proyecta el cocodrilo del Orinoco sobre la sociedad es negativa. Gumilla (1741), aporta un buen ejemplo: “¿Qué definición se podría hallar que adecuadamente comprenda la fealdad espantosa del caimán?. El es la ferocidad misma y el aborto tosco de la mayor monstruosidad, horror de todo viviente; tan formidable, que si el caimán se mirara en un espejo, huyera temblando de si mismo. No puede idear la más viva fantasía una pintura más propia del demonio que retratándole con todas sus señales”.

Páez (1868) describe el sentir popular hacia los cocodrilos: “...era tan grande mi deseo de visitar la tierra del toro salvaje y del caimán, que muchas noches antes de nuestra partida, sólo soñaba con las selváticas escenas y los terribles encuentros con los Señores de las Sabanas.”... “Los llaneros cuando tienen que atravesar a nado las corrientes infestadas de caribe (pirañas), le temen mucho más que al monstruo universalmente renombrado: el caimán”.

Calzadilla (1940) aporta refiriéndose al cocodrilo: “La monstruosidad de tan horribles animales”. Gallegos (1928), escribió ““Era aquel caimán...Terror de los pasos del Arauca, de sus víctimas- gentes y reses -se había perdido la cuenta. Se le atribuían siglos de vida y como siempre saliera ileso de los proyectiles, que rebotaban en su recio dorso, se había formado la leyenda de que no le entraban las balas porque era un caimán encantado”. De López Corcuera (1984), transcribimos el texto de dos cartillas escolares que leían los niños en las escuelas (sin fecha):

<p>“EL CAIMÁN Feroz, berrugoso y feo, muestra en la playa dormido sus dos hileras de dientes. Y cada vez que lo veo tomando el sol bien tendido pienso con escalofrío en los seres inocentes que este monstruo de ha comido junto a la orilla del río.”</p>	<p>LECCIÓN 26 el temblador y el caimán</p> <p>En los Llanos viven otros animales peligrosos</p> <p>Son animales salvajes, como el temblador, el caimán, el tigre o la culebra.</p>
---	---

En el plano cultural también se pone de manifiesto la visión negativa que se tiene del cocodrilo de Orinoco.

El cocodrilo también está presente en adivinanzas, poesías, canciones y frases populares venezolanas. Como adivinanza (Folklore Venezolano 1954, en Cardona, 1964) encontramos por ejemplo:

*“Cuerpo verde, boca grande;
mátala, no se desmande”*

Entre las poesías (Picón sin fecha, en Cardona, 1964):

*Todo el que tiene dinero
tiene la sangre liviana
aunque su padre sea un tigre
y su madre una caimana.*

Como muestra de frases populares:

- *“Estar como caimán en boca de caño”*, estar al acecho de algo, así como los cocodrilos se sitúan en la desembocadura de los caños para cazar.
- *“Ser caimanes del mismo charco”*, personas que se entienden.

Entre la gran cantidad de canciones destacamos:

*“Mercedes se está bañando...allí hay un caimán cebao
que mide más de una cuadra, con más cachos que un venao
y más dientes que veinte babas..”*

*“El que se quiera casar con una de mis hermanas...
tiene que darle un beso todos los días
en el pico a una caimana..”*

11.5. ESTACIÓN BIOLÓGICA EL FRÍO

La actividad de esta institución ha jugado y juega un papel determinante en la conservación de los ecosistemas llaneros y concretamente del cocodrilo del Orinoco, es por ello que nos detendremos brevemente para explicar su historia y actividades más destacadas.

Estación Biológica El Frío fue creada en 1974 por iniciativa del Dr. Javier Castroviejo y la familia Maldonado. Desde entonces hasta nuestros días esta institución ha sido y es un modelo piloto de desarrollo sostenible autosuficiente y rentable, ya que la práctica totalidad de los proyectos, actividades y servicios realizados han sido financiados a través de una modesta operación ecoturística que gestiona la propia institución (figura 143).



FIGURA 143.- Instalaciones de la Estación Biológica El Frío. Al fondo, en la terraza del hotel, se observa al fallecido Julio García, a quien recuerdo en estas líneas. Fotos de Eduardo Paparoni (grande) y Ricardo Matamoros (pequeña).

Se iniciaron y realizaron un conjunto de estudios dirigidos al conocimiento básico del medio ambiente, que permitieron entender la enorme riqueza tanto natural como cultural que encierra la zona. Estas investigaciones, en su mayoría publicadas en prestigiosas revistas, van desde análisis de suelos, flora y vegetación hasta trabajos sobre la fauna característica de los Llanos Inundables, algunos tratando grupos de vertebrados completos, como las aves rapaces, los ibis, las cigüeñas o gabanés, los peces etc. y otros dirigidos a determinadas especies de gran importancia en la ecología o en la economía de la región, como el caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*), el chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*), los araguatos (*Allouata seniculus*), el galápagu (*Podocnemis vogli*) entre otras especies.

Fruto de toda la información y de la continuidad de la EBF, es que hoy podemos evaluar con criterios técnicos, los profundos cambios experimentados en los ecosistemas llaneros durante los últimos 34 años. Entendemos que sus actividades han constituido una destacable contribución a la conservación, conocimiento y desarrollo de la economía regional, así como a promocionar la imagen del Llano y Venezuela a nivel nacional e internacional

11.6. PROYECTO DE CONSERVACIÓN DEL COCODRILO DEL ORINOCO

Sin duda uno de los logros más llamativos de la EBF ha sido el proyecto de conservación del cocodrilo del Orinoco. En vista de la crítica situación de la especie expuesta anteriormente,

Estación Biológica El Frío inicia en 1977 la cría en cautividad del cocodrilo del Orinoco al recibir la donación de un macho adulto, Joselo, procedente del río Capanaparo (figura 144). Otros particulares o instituciones siguieron el ejemplo, el Fundo Masaguaral se incorpora a esta actividad en 1984 (Arteaga *et al.* 1994) y la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ) hace lo propio en 1985. En la década de los 90 se une a los esfuerzos de conservación Agropecuaria Puerto Miranda. Inicialmente estos criaderos eran de ciclo cerrado, es decir, se disponía de una serie de ejemplares adultos y las crías obtenidas se mantenían en cautividad.



FIGURA 144.- El autor con Joselo, un macho de cocodrilo del Orinoco de 405 cm de LT mantenido en cautividad en las instalaciones de la EBF. La adquisición de este ejemplar en 1977 supuso el inicio del programa de conservación de *C. intermedius* en la EBF. Foto Gabriel Osorio.

Con el fin de incrementar el número de jóvenes en cautividad, el Dr Ayarzagüena, director de la EBF, capturó en los años 1987, 1989 y 1990, 131 juveniles y 99 huevos del río Cojedes (Ayarzagüena 1990). Estas crías y huevos fueron repartidas entre los centros de cría de la EBF, UNELLEZ y Masaguaral (Ayarzagüena com. pers.).

A finales de la década de los 80 se contaba con tres criaderos que mantenían un número importante de jóvenes y subadultos de gran tamaño, pero no se había establecido un lugar específicamente destinado a la reintroducción en la naturaleza de los ejemplares cautivos. En otras palabras no se sabía como pasar de una población cautiva a una en libertad (Ayarzagüena 2008), aunque se asumía que los terrenos de la Estación Biológica eran los más adecuados en razón de su nivel de conservación. Desde la EBF se impulsó desde el principio la protección especial del Caño Guaritico que linda con la misma por el norte. El Dr. José Ayarzagüena puso un especial empeño en ello y así, tras varios estudios

y reuniones (Ayarzagüena 2008), se decreta en 1989 la creación del Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (RFSCG), donde entre otros fines, se identifica como la zona piloto para introducir juveniles y subadultos del cocodrilo del Orinoco procedentes de los mencionados criaderos. De esta manera el RFSCG (figura 145) y la EBF se convierten en un lugar experimental para el establecimiento de poblaciones silvestres a partir de individuos crecidos en cautividad. Los resultados obtenidos se han demostrado esenciales para orientar futuros proyectos dirigidos a la conservación de la especie.



FIGURA 145.- Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico, donde puede apreciarse las extensas playas que se forman en la época seca. Foto José Manuel Sánchez (grande) y Rafael Antelo (pequeña).

El Caño Guaritico, eje central en la distribución histórica del cocodrilo del Orinoco, se ubica en el núcleo de la región de los Llanos Inundables (Velasco y Ayarzagüena 1995), que se supone albergaba las poblaciones de mayor densidad. Mondofi (1965) resalta la alta densidad de cocodrilos en el Caño Guaritico donde durante el periodo de caza comercial, se podían matar hasta 70 ejemplares en una noche. Las referencias orales de los habitantes confirman también que el actual RFSCG albergó en el pasado importantes poblaciones. De acuerdo con Ayarzagüena (1988) el caño Guaritico reúne las condiciones más favorables para la especie, como playas de arena en época de sequía, abundancia de pescado, muy baja densidad de población humana, propietarios de las tierras adyacentes dispuestos a colaborar en la conservación de la especie, etc. Para 1987, hacía más de 20 años que no se veían cocodrilos del Orinoco en la zona (Cornelio Herrera “El pescador del Guaritico” a Ayarzagüena com. pers). Por lo tanto el programa de introducción no consistía en reforzar una población ya existente, sino en crear una nueva partiendo de ejemplares criados en cautividad.

La estrategia seguida desde la EBF fue comenzar las sueltas dentro de los terrenos de la misma, bien vigilado para establecer una población que colonizara el vecino caño Guarítico.

En abril de 1990 se realizó la primera introducción de cocodrilos del programa (figura 146), concretamente se efectuó en el caño Macanillal, dentro de los límites de la EBF. El primer grupo de cocodrilos procedía de las instalaciones de cría de la EBF, Masaguaral y UNELLEZ. En este punto hay que señalar que los reproductores presentes en dichos centros de cría, provienen de la mayoría de las poblaciones conocidas de *C. intermedius* y de algunas ya extintas, aunque en algunos casos se desconoce la procedencia de los mismos.



FIGURA 146.- Primera liberación de cocodrilos, realizada el 17 de abril de 1990 en el caño Macanillal, EBF. Al fondo José Ayarzagüena y María Muñoz. De rodillas el fallecido Gilberto Ríos. De espaldas Alfredo Morales. Foto Andrés E. Seijas.

Según los datos facilitados por A. Velasco (figura 147), a fecha de 2007 el total de cocodrilos introducidos en la zona asciende a 2.380 (tabla 36), de los cuales 1.333 se liberaron en el RFSCG, 916 en la EBF y el resto en otros puntos como el hato El Cedral (69) o caño Garza (62).

Dentro de la EBF, el sector donde se han introducido más cocodrilos es en el caño Macanillal y en la Laguna de la Ramera (865; 94%), y es precisamente en el sistema hidrológico formado por ambos cuerpos de agua donde se encuentra una de las mayores densidades de hembras reproductoras (ver capítulo 10 Reproducción) descritas para esta especie.

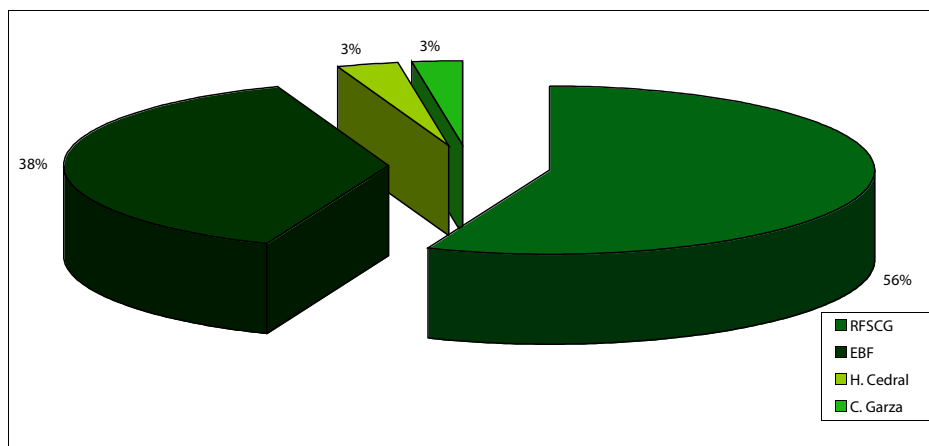


FIGURA 147.- Porcentaje de cocodrilos introducido en cada una de las áreas que integran la población. Periodo 1990-2007.

TABLA 36.- Detalle del número de cocodrilos introducidos anualmente en la población EBF-CG.

Año	Introducidos	Año	Introducidos	Año	Introducidos
1990	30	1996	0	2002	37
1991	56	1997	10	2003	185
1992	99	1998	265	2004	208
1993	251	1999	168	2005	142
1994	62	2000	258	2006	163
1995	128	2001	219	2007	99

El primer nido de la recién insertada población se encontró en 1996 junto a la Laguna de los Españoles en la EBF y a partir de esa fecha su número fue incrementándose hasta el año 2006, cuando al menos 19 hembras se reprodujeron dentro de los límites de la EBF (ver figura 45, capítulo 5 Estructura de la población). Como se ya se ha comentado anteriormente (capítulo 10 reproducción), a partir de 1999 el personal de la EBF comenzó a disponer arena junto a los cuerpos de agua con el fin de facilitar el anidamiento de la incipiente población. Gracias a esta técnica el programa de conservación de la especie se vio fortalecido, ya que a los cocodrilos procedentes de los adultos cautivos se sumaron los procedentes de nidos silvestres. Debido al aumento progresivo en el número de huevos, se construyó una pequeña incubadora, de este modo se evitó tener que dejar los huevos en la sabana con el consiguiente riesgo de depredación. Los cocodrilos nacidos en la EBF (figura 148) se mantienen en las jaulas descritas en el apartado 3 Material y Métodos hasta que alcanzan un mínimo de 80 cm de LT, momento en que son liberados al medio (figura 149).



FIGURA 148.- Nacimiento de un cocodrilo del Orinoco en las instalaciones de la EBF. Foto Tony Crocetta.



FIGURA 149. Liberación de una hembra de *C. intermedius* de 251 cm de LT en el caño Macanilla con fecha 22 de abril de 2006. Este ejemplar fue introducido en el RFSCG en fecha desconocida y capturado por un pescador que lo mantuvo en cautividad por un periodo de 6 años. Posteriormente la Guardia Nacional requisó el animal y se lo entregó a la EBF. Foto Rafael Antelo.

En la EBF se tiende a mantener a los ejemplares de cocodrilos el mayor tiempo posible en cautividad con el fin de que sean liberados con la talla óptima (más de 1 m de LT y dos años de edad) para garantizar su supervivencia.

De los 2380 cocodrilos introducidos en la población EBF-CG, 2377 proceden de los cuatro criaderos venezolanos y de ellos 696 (29%) fueron criados en las instalaciones de la EBF (figura 150). La LT promedio de los ejemplares introducidos en el periodo 1990-2007 es de 91,5 cm. Los ejemplares procedentes del criadero de la EBF tienen una LT media de 106,3 cm (tabla 37). En base a estas cifras podemos afirmar que el aporte de subadultos que hace la EBF al programa es muy significativo (figura 150) tanto en número de ejemplares como en tamaño de los mismos.

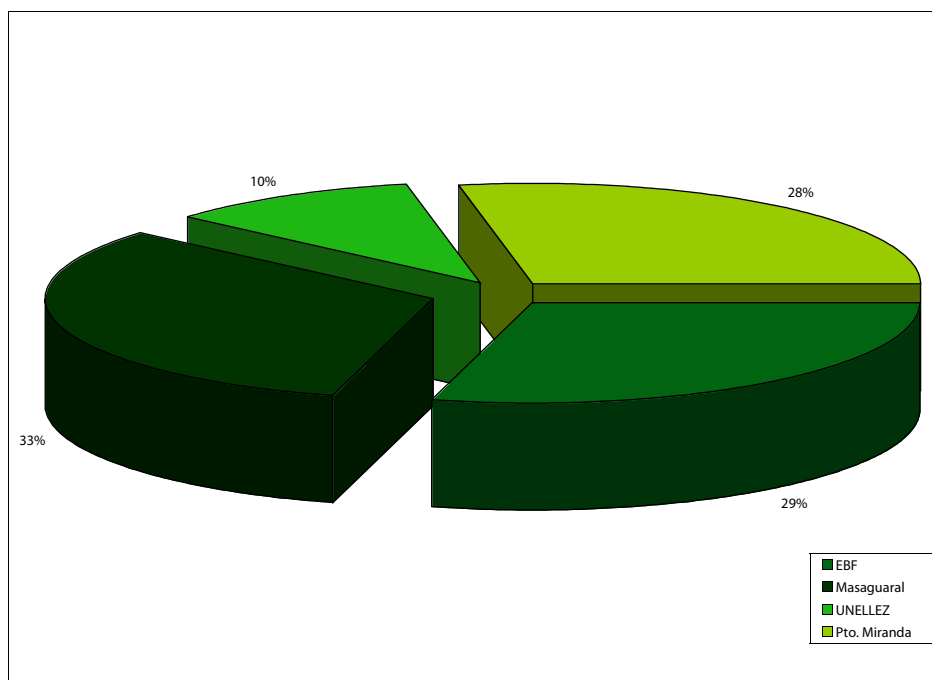


FIGURA 150.- Porcentajes de la procedencia de los cocodrilos introducidos en la población EBF-CG según criaderos. Periodo 1990-2007.

TABLA 37.- Número y longitud total (LT) media de los cocodrilos introducidos por los distintos criaderos en la población EBF-CG. Periodo 1990-2007.

Zoocriadero	Nº	LT
EBF	696	106,3
Masaguaral	764	85,3
Pto. Miranda	670	84,9
UNELLEZ	247	86,4

Los resultados de estos 18 años de conservación de esta especie son alentadores. Hemos constatado la presencia de una población integrada, entre subadultos y adultos, por al menos 400 cocodrilos. Este es, posiblemente, el primer caso en el mundo en el que se crea una población nueva de cocodrilos mediante la introducción de subadultos criados en cautividad. Si a esto le añadimos que estamos hablando de una especie muy amenazada de extinción y las suspicacias que levanta entre la población local que lo considera antropófago, estamos ante uno de los planes de conservación de grandes vertebrados más exitosos.

La EBF constituye un claro ejemplo de lo que se ha dado en llamar custodia del territorio (Durá y Castroviejo 2007). En este caso se establecieron varios acuerdos de cooperación entre distintos actores. Por un lado, los propietarios de los terrenos privados; no sólo la familia Maldonado que tan propensa se ha mostrado siempre a la conservación de los ecosistemas, sino también el resto de propietarios que, al igual que la familia Maldonado, accedieron a que el RFSCG se declarara sobre parte de sus terrenos. Además, particulares como T. Blomh (Fundo Masaguaral) y la Agropecuaria Puerto Miranda impulsaron la construcción y mantenimiento de dos criaderos. Por otro lado un conjunto de ONGs de varios países (EBF, Asociación Amigos de Doñana, FUDENA, FUDECI, GECV, WWF, entre otras), instituciones (Fundación La Salle, UNELLEZ) y organismos públicos venezolanos (Ministerio del Ambiente) participaron de forma decisiva en el programa de conservación del cocodrilo del Orinoco. Sin el concurso de los actores citados, y los no mencionados, por omisión involuntaria, a los que por adelantado pedimos su comprensión, no habría sido posible alcanzar los resultados descritos.

De igual manera, está tesis no hubiera podido realizarse sin el claro ejemplo de custodia del territorio que representa la EBF.

11.7. SÍNTESIS DEL MANEJO DE JÓVENES EN EL CRIADERO DE LA EBF.

Durante el periodo 2002-2006, los cocodrilos juveniles mantenidos en cautividad en las instalaciones de la EBF fueron alimentados cada dos días. La base de su dieta se compone de carne de res, de burro y pescado (principalmente pirañas). En total de alimento suministrado durante este periodo asciende a 8.638 kg (tabla 38).

TABLA 38.- Detalle del alimento y cantidad (kg) suministrado en las instalaciones de cría de la EBF. Periodo 2002-2006

Alimento	2002	2003	2004	2005	2006	Total
Kg Pescado	385,05	377,2	648,26	580,2	734,15	2724,86
Kg Vaca	618,7	700,2	660	451,55	298,5	2728,95
Kg Burro	1235,6	749,05	558,1	358,9	282,47	3184,12
Total	2239,35	1826,45	1866,36	1390,65	1315,12	8637,93

Cada 1-2 meses los cocodrilos cautivos fueron capturados e inmovilizados con el fin de hacer un seguimiento de su crecimiento (figuras 151). A los jóvenes se les cierra la boca con cinta aislante para evitar que muerdan y en el caso de que se muestren nerviosos se les tapa los ojos para que se tranquilicen y sea más fácil manejarlos. Una relación detallada de las temperaturas del agua y del aire que soportan los ejemplares cautivos se encuentra en el capítulo 6 Crecimiento.



FIGURA 151.- Manejo de juveniles en la EBF. Arriba a la izquierda midiendo, abajo alimentándose de piraña y a la derecha pesando. Foto superior izquierda José M. Arcos, foto inferior izquierda Christoph Schmidt, foto derecha Eduardo Paparoni.

11.8. RELACIONES ACTUALES ENTRE LA POBLACIÓN LOCAL Y EL COCODRILO

11.8.1.-CARACTERÍSTICAS DE LA POBLACIÓN HUMANA.

De los 54 entrevistados, 49 residen en la localidad de El Samán de Apure (dentro del área de estudio), y 5 en Bruzual, que se encuentra a 150 km, pero llevan a cabo sus actividades en la zona de estudio; ambas localidades se encuentran en la ribera del río Apure.

El 80 % (43) de los encuestados son pescadores o están relacionados de algún modo con el medio acuático (pontoneros, cazadores legales de caimanes de anteojos, etc.; todos hombres), y llevan viviendo en sus residencias respectivas una media de 22,7 años (desde 1 a 57 años).

La edad media de los entrevistados es de 36,4 años (rango: 14 – 63 años). El nivel de educación es bajo; un 76,6 % (41) no había completado sus estudios básicos. La natalidad es alta, con un número medio de hijos de 3,9 (rango: 1 – 14 hijos).

La media de ingresos mensuales de los pescadores es de 212.167 bolívares (90,5 €). Los ingresos varían mucho de la época seca (148.391 Bs o 63,65 €) a la época de lluvias (63.596 Bs o 27,15 €), cuando las capturas disminuyen considerablemente.

Casi dos tercios de la población muestreada (73,3 %) afirmaron que el pescado era el principal componente de su dieta.

11.8.2.-CONOCIMIENTO DEL MEDIO NATURAL

Los apureños, y especialmente los pescadores, conocen casi todas las especies de vertebrados con las que conviven. La recopilación de nombres vernáculos de vertebrados utilizados muestra que apenas se encuentra una especie que no cuente con un nombre. Exceptuando los anfibios, para los que sólo se utiliza ranas y sapos para referirse a las 20 especies encontradas hasta la fecha (Fouquette 1968; Staton y Dixon 1977b; Ramo y Busto 1990; Barrio-Amorós 1998; Barrio-Amorós *et al.* 2006; Barrio-Amorós com. pers.), los lugareños conocen la práctica totalidad de los mamíferos y las aves; los pescadores lógicamente demuestran un excelente conocimiento de los peces. La tabla 39 muestra los nombres vernáculos y los científicos de los reptiles encontrados en el área, incluyendo caimanes de anteojos y cocodrilos. Para el grupo de los ofidios, representado por 24 especies, se obtuvieron 21 nombres vernáculos, dos especies poseen dos nombres vernáculos distintos, no se obtuvieron nombres vernáculos para 6 especies, y un nombre vernáculo no tuvo correspondencia científica. Algo similar ocurre con el grupo de los saurios, para el cual hay 12 especies descritas y se obtuvieron 12 nombres vernáculos, de los cuales uno se utiliza para nombrar dos especies distintas. Puede deducirse que casi la totalidad de las especies de ofidios y saurios presentes en el área disponen de, al menos, un nombre local. Por último, conocen todos y cada uno de los seis quelonios encontrados.

Alrededor del 17 % de los reptiles citados entra en la dieta de la población rural, que posee conocimientos sobre la Ecología de dichas especies (tabla 39). Por ejemplo distinguen el sexo y conocen la época de puesta, el hábitat y las costumbres de galápagos, iguanas, morrocoyes, terecayas y caimanes de anteojos. El aprovechamiento de estas especies está relacionado con cuestiones culturales, biológicas y estacionales. Es más abundante en la época seca y en Semana Santa es tradicional comer sopa de galápagos y pastel de morrocoy dada la abstinencia de consumir carne.

11.8.3.-CONOCIMIENTO DEL COCODRILO

Todos los entrevistados conocían la existencia del cocodrilo del Orinoco, cuarenta y ocho (89 %) de ellos lo habían visto alguna vez en libertad; tres los habían visto en cautividad en los criaderos (EBF, en el área, y Puerto Miranda, junto a San Fernando de Apure (la capital del Estado), a unos 200 km de nuestra zona). Sólo tres no habían visto nunca un cocodrilo. Nueve (16,6 %) encuestados exageraron la talla de los cocodrilos, afirmando que pueden medir más de 7 m de longitud total (su talla máxima conocida). Sin embargo la inmensa mayoría (90%) saben diferenciar el cocodrilo del caimán de anteojos por la

TABLA 39.- Nombres comunes y científicos de las especies de reptiles presentes en el área de estudio. El asterisco indica las especies incluidas en la dieta de las poblaciones locales (no hay datos suficientes sobre el cocodrilo debido a su escasez). [---]: Sin identificar.

NOMBRES VERNÁCULOS	NOMBRES CIENTÍFICOS
Ofidios	
Culebra de agua	<i>Eunectes murinus</i>
Tragavenao	<i>Boa constrictor</i>
Mapanare	<i>Botrops isabelae</i>
Culebra sabanera	<i>Mastigodryas pleei</i>
Caserita ó Corotera	<i>Leptodeira annulata</i>
Tigra cazadora	<i>Spilotes pullatus</i>
Cascabel	<i>Crotalus durissus</i>
Cascabel de agua	<i>Hydrops triangularis</i>
Bejuca	<i>Oxybelis aeneus</i>
Rabo amarillo	<i>Drymarchon corais</i>
Pica caballo	<i>Mastigodryas bifossatus</i>
Cazadora	<i>Chironius carinatus</i>
Verdigallo o Lora	<i>Leptophis ahaetulla</i>
Reinita	<i>Liophis lineatus,</i>
Mapanare de agua	<i>Helicops angulatus</i>
Asadura	<i>Clelia clelia</i>
Coral pintado	<i>Pseudoboa newwiedii</i>
Macareel	<i>Corallus ruschenbergerii</i>
-----	<i>Thamnodynastes strigilis</i>
-----	<i>Masticophis mentovarius</i>
-----	<i>Epicrates cenchría</i>
-----	<i>Atractus univittatus</i>
-----	<i>Pseudoboa newwiedi</i>
-----	<i>Tantilla melanocephala</i>
Víbora	
Saurios	
Lagarto guitarrero ó lagartijo	<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>
Boyoco	<i>Ameiva ameiva</i>
Mato	<i>Tupinambis teguixin*</i>
Largarrabo	<i>Hemidactylus palaichthus</i>
Largarrabo	<i>Phyllodactylus ventralis</i>
Tuqueque	<i>Tropidurus hispidus</i>
Iguana	<i>Iguana iguana*</i>
Caimán de anteojos	<i>Caiman crocodilus*</i>
Cocodrilo del Orinoco	<i>Crocodylus intermedius*</i>
-----	<i>Anolis auratus</i>
-----	<i>Gymnophthalmus speciosus</i>
-----	<i>Kentropyx striatus</i>
Camaleón	-----
Lisita	-----
Morróna	-----
Quelonios	
Galápago	<i>Podocnemis vogli*</i>
Terecay	<i>Podocnemis unifilis*</i>
Tortuga	<i>Podocnemis expansa*</i>
Caripatúa	<i>Chelus fimbriatus</i>
Morrocoy	<i>Geochelone carbonaria*</i>
Morrocoy de agua	<i>Kinosternon scorpioides</i>

forma del hocico, por el brillo de los ojos (al iluminarlos por la noche), así como por el tamaño, sabiendo que el cocodrilo es mucho mayor que el caimán de anteojos, y que para tamaños iguales, el cocodrilo es notablemente más grueso. Por otra parte, sólo cuatro (6,6 %) sabían distinguir entre sexos, ya que el macho alcanza tamaños superiores a los de las hembras más grandes. Siete (13 %) habían visto y reconocido nidos y 10 (18,5 %) habían visto alguna vez las crías.

Cuarenta y cinco (83,3 %) de los entrevistados sabían que el pescado es un alimento fundamental en la dieta de los cocodrilos adultos.

11.8.4.-ATAQUES DEL COCODRILO

Ninguno de los entrevistados ha sufrido ataques personales ni contra sus bienes por parte de los cocodrilos, ni ha presenciado esta situación contra terceras personas. Treinta (55,5 %) de ellos habían tenido noticias indirectas de ataques a personas, y animales. Siete (13 %) conocían el caso de un perro comido por un cocodrilo cuando cruzaba el río Apure a su paso por El Samán. Una minoría (6,6 %) sabría como evitar ataques de cocodrilos (considerando por ejemplo la situación de hembras cuidando sus nidos en las orillas, etc.), pero no hay ningún tipo de saber popular sobre como actuar en caso de enfrentamiento. Más de la mitad de los encuestados (51,8%) no sabía en qué momento del año los cocodrilos son más peligrosos; 5 consideraban que es la época de celo; 4 defendían que es cuando el nivel de inundación de ríos caños y sabanas es máximo porque los cocodrilos son entonces menos conspicuos; 4 opinaron que es cuando están cebados, es decir cuando están acostumbrados a atacar y comer seres humanos; 4 apoyaban la teoría de que es cuando las hembras están protegiendo las crías, y otros que 4 dijeron que es cuando las hembras están vigilando los huevos; por último, 5 opinan que cuando tienen hambre.

En esta zona no hay una vinculación directa del cocodrilo con la religión.

11.8.5.-OPINIONES SOBRE EL PROGRAMA DE INTRODUCCIÓN

Treinta y un encuestados (57,4 %) conocían el programa de introducción de cocodrilos; 29 (53,7%) sabían el lugar de las sueltas, en los caños Macanillal y Guaritico, mientras que 2 opinaban erróneamente que se introducían en los ríos Apure y Capanaparo (aunque hay efectivamente sueltas en esta última localidad, situada a unos 120 km, es improbable la conexión). Cuarenta y cinco pescadores tenían conocimiento de la existencia de los centros de cría de cocodrilo del Orinoco, la más conocida era la EBF, seguido de Agropecuaria Puerto Miranda, pero todos desconocen los otros dos centros de cría existentes (Fundo Masaguaral, y UNELLEZ).

Treinta y uno (59,3 %) se mostraron favorables a este programa por distintos motivos, 29 (53,7 %) expusieron motivos conservacionistas; 2 por que aumentaría la cantidad de pescado -de valor comercial- disponible (gracias al control por parte de los cocodrilos sobre la población de pirañas) y 1 porque opinaba que los cocodrilos mantienen la profundidad de los ríos y caños al reducir la sedimentación con sus movimientos de acuerdo esto con

la coincidencia temporal de la desaparición de los cocodrilos habida en la zona y la ruina de la flota pesquera fluvial de San Fernando de Apure en la década de 1950.

Veintiún encuestados (38,8%) manifestaron una opinión negativa de la introducción debido al miedo que inspira la presencia de cocodrilos en las aguas en las que trabajan, bien sea por la posibilidad de ataques contra sus personas, o por los posibles daños a sus artes de pesca. Dos pescadores (1,9 %) tenían una opinión dividida, positiva desde el punto de vista de la conservación y negativa por el mencionado temor.

Ninguno de los encuestados veía al cocodrilo como un competidor por el recurso de la pesca; esto a pesar de que, como hemos visto más arriba, conocen la dieta piscívora del cocodrilo y el pescado es un componente fundamental para su economía y en su dieta diaria.

Cuarenta y cinco entrevistados (82,7%) sabían que es posible obtener ingresos mostrando cocodrilos a los turistas, y todos se mostraron favorables a la presencia de turistas en su población. El principal motivo es el económico, ya que el turismo generaría más oportunidades de trabajo. Otro motivo expuesto fue el intercambio cultural.

Los dueños de hatos entrevistados (3), están de acuerdo con que se liberen cocodrilos en sus tierras, tanto por motivos conservacionistas, como por el poder de intimidación que puedan ejercer sobre los ladrones de ganado.

11.8.6.- EL COCODRILO COMO RECURSO

La mayoría (36; 66,6 %) desconocía los posibles aprovechamientos del cocodrilo, aunque 18 (33,4%) sí tenían alguna información, considerando la venta de la piel como el principal uso, pero perteneciente al pasado. También se consideraron la manteca como remedio contra enfermedades como el asma, la gripe o la artritis; los colmillos como elementos decorativos; el pene como remedio para los dolores de huesos, asma y tétanos, y los huevos y la carne para la alimentación. Todo esto como uso tradicional, ya que actualmente ninguno de ellos hace uso de las partes de cocodrilo, dada su escasez. Sólo en un caso, el entrevistado reconoció haber comido carne de cocodrilo, aunque él no lo había matado.

Más de la mitad (28; 51,7 %) de los entrevistados afirma haber tenido noticias del comercio que hubo en el siglo pasado con la piel de cocodrilos del Orinoco, y 17 (31,5 %) se mostraron favorables a que en la actualidad se reactivara este comercio de pieles. Treinta y siete (68,5 %) se mostraron, sin embargo, en contra de dicho comercio por motivos conservacionistas, pero únicamente porque hay pocos cocodrilos; si su número aumentase sí contemplarían favorablemente tal posibilidad.

Ninguno de los entrevistados reconoció haber matado o molestado nunca a un cocodrilo, aunque tres de ellos tenían noticia de dos cocodrilos muertos, uno por disparo y otro en redes de pesca en el río Apure. La carne de uno de ellos fue aprovechada para comer. Nos informaron de dos cocodrilos amarrados desde hacía 6 años en la casa de un pescador en el vecindario de Sta. Catalina (un año después ambos ejemplares fueron requisados por la Guardia Nacional y entregados a la EBF).

La gran mayoría de los encuestados (50; 93,3 %) consideraba que la presencia de cocodrilos en los caños de los hatos ganaderos disminuiría el abigeato, o robo de ganado, debido a que los cuatrerros no cruzarían a caballo tan fácilmente los cuerpos de agua presentes en los hatos.

11.9. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La población estudiada, pescadores locales principalmente, depende de los recursos del medio acuático y está en relación directa con el problema de la introducción de cocodrilos. Tanto su medio de vida como su dieta están basados en el pescado. Sus opiniones y actitudes frente a la introducción del cocodrilo, serán de gran importancia en el éxito de estos programas, y por extensión, la participación del conjunto de la población relacionada con el área de distribución de la especie.

Se trata de una población mayoritariamente en activo, con familias numerosas y con pocos ingresos, que además sufren variaciones estacionales del recurso principal por las crecidas de los ríos, y cuyo bajo nivel educativo (no habían superado la mayoría la educación básica) permite pocas alternativas de empleo. Por otra parte, su integración en el medio natural ha determinado un amplio y profundo conocimiento de la naturaleza circundante y su fauna local. Esto se refleja claramente en el número y proporción de especies que conocen y que nombran. La relación entre especies de reptiles presentes y la disponibilidad de nombres vernáculos, prácticamente 1:1, expuesta en la tabla 39, contrasta radicalmente por ejemplo con poblaciones rurales europeas, con un número y proporción de especies distinguidas con nombre vernáculo notablemente menor (Domínguez y Rubio 1983). Este dominio del medio natural se refleja también en el elevado número de especies silvestres incluidas en su dieta.

La cercanía al medio natural de las poblaciones contrasta con el escaso conocimiento que tienen sobre el cocodrilo del Orinoco, explicable por su práctica extinción en la zona desde las últimas décadas. Las comunidades locales de pescadores han perdido así el contacto con este animal. Su conocimiento actual sobre el cocodrilo proviene básicamente de las narraciones antiguas, desvirtuadas con el paso del tiempo. Aunque el cocodrilo aparece frecuentemente en la toponimia y el cancionero, se han perdido los usos tradicionales que se le daban a diferentes partes de su cuerpo, algunos de ellos mágicos, como los colmillos, la grasa, el consumo de huevos, etc. La mayoría tampoco conoce los aspectos biológicos, ecológicos y etológicos más relevantes de los cocodrilos (los nidos, las crías, las épocas del ciclo reproductivo y su diferente peligrosidad en función de la fenología, la defensa ante un eventual ataque, etc.), aspectos estos bien conocidos en el siglo XVIII y anteriores. La ausencia actual de una *cultura del cocodrilo*, asemeja esta relación hombre-animal a la de los ganaderos europeos y norteamericanos (de raíces judeo-cristianas) con el lobo, por ejemplo, y la diferencia de otras como la estudiada por Galano (2000) entre ganaderos hindúes y el tigre, cuya base religiosa y su visión ecológica de la naturaleza parece determinar una convivencia posible.

Por otra parte, y esto puede ser importante para la conservación del cocodrilo, son conscientes de su dieta sin considerarlo un competidor. Esto va asociado a la idea tradicional de que El Llano es la “tierra de recursos inagotables” (Ayarzagüena com. per.).

POSICIÓN FRENTE AL PROGRAMA DE CRÍA

La creencia de que el cocodrilo del Orinoco es un “comehombres” está generalizada y es aceptada por las comunidades locales. Esto determina una posición general en contra del programa de cría y suelta de cocodrilos en los predios de sus áreas de trabajo.

La información sobre el mismo es también relativamente escasa, ya que la mayoría solamente lo conoce porque tiene lugar en las inmediaciones de su localidad (el de EBF y el RFSCG). En muchos casos se encuentra una actitud positiva frente a estos criaderos por razones conservacionistas y de tipo ecológico (reducción de la colmatación de los cuerpos de agua, control de las pirañas favoreciendo el pescado de valor comercial, etc.), pero en otros, la actitud es negativa; aparte de los posibles daños a las artes de pesca aducidos, y aunque no han presenciado nunca ataques a las personas (la experiencia actual muestra una baja agresividad en la especie; ver capítulo 9 Etología.), el temor al cocodrilo está arraigado, y se extienden los rumores de ataques.

Por otra parte, algunos de los pescadores entrevistados que habían faenado cerca de los cocodrilos en la EBF (laguna La Ramera y caño Macanillal; 38 ejemplares adultos censados) afirman que no son tan peligrosos como su fama supone y que las historias de ataques de cocodrilos a personas “son embustes”. Esto muestra, y es de interés desde el punto de vista de la educación ambiental, que el contacto directo entre la población local y el cocodrilo hace que se mitigue la imagen feroz y sanguinaria que se asocia al reptil. Sólo tenemos constancia de un posible ataque de un cocodrilo contra un pescador (figura 152), ocurrió el 03-11-2006, cuando éste se encontraba en el caño Guaritico, fuera del área del Refugio, con el agua a la altura de la cadera y sintió como un cocodrilo lo mordió en la pierna, el animal mantuvo su presa durante unos instantes hasta que voluntariamente le soltó y huyó. Debido a la turbidez del agua el pescador, gran conocedor de la fauna local, no pudo ver si se trató de un cocodrilo o de un caimán de anteojos pero aseguraba que fue un cocodrilo.

En las entrevistas mantenidas, se obtiene la impresión de que, a pesar del número de respuestas a favor, no son muy proclives en general a la suelta debido al miedo que les profesan a los cocodrilos grandes. Sin embargo, la actitud de los encuestados cambia radicalmente cuando se contempla la posibilidad de obtener beneficios económicos asociados a la presencia del cocodrilo en sus áreas de trabajo. Los escasos ingresos que perciben los pescadores durante la época de lluvias, unido a su bajo nivel educativo hace necesario que se abran para ellos nuevas oportunidades laborales para las cuales no necesiten excesiva formación.

Aparte de algunos usos tradicionales y ser conocido el antiguo comercio en torno al cocodrilo, el valor comercial de sus productos apenas se considera o incluso se desconoce actualmente, aunque se muestran a favor de su posible reactivación. Son conscientes, sin embargo, del potencial turístico de su presencia en la zona y están abiertos a esa posibilidad desde el punto de vista económico y cultural. El sector del turismo basado en el cocodrilo puede ser de gran importancia en la economía local.

Por otro lado, los propietarios de los grandes hatos ganaderos están a favor de la introducción de cocodrilos por su posible efecto de freno al robo de ganado, dado el

temor que parece generar entre los cuatrerros la presencia de cocodrilos, y esto es de obvia importancia para la recuperación de la especie, dado lo adecuado de estas fincas para la introducción, al estar efectivamente protegidas.



FIGURA 152.- Los ataques de cocodrilos a humanos son infrecuentes, aunque su número puede aumentar si la población de cocodrilos en el área de estudio continua creciendo. En la foto se muestra la pierna de un pescador mordida, presuntamente, por un cocodrilo en el caño Guarítico. Foto Carolina Madriz.

11.10. RECOMENDACIONES PARA UN PROGRAMA DE MANEJO

Pensamos que la conservación del cocodrilo a largo plazo depende en gran parte de que generen beneficios económicos y sociales destinados a las partes que de uno u otro modo se ven afectadas por la especie. Ello debe ser parte esencial de toda estrategia de conservación. Siguiendo a Jenkins (2002), estamos convencidos de que la conservación *in situ* a largo plazo del cocodrilo del Orinoco va a depender más de factores sociales y económicos que de las consideraciones biológicas, aún sin menospreciar estas.

Los datos socioeconómicos para el Estado Apure (altísimos índices de desempleo, sector ganadero saturado, agricultura de subsistencia, sector industrial nulo y reparto desigual de la tierra) evidencian que la comunidad necesita de nuevas oportunidades de trabajo. La fuente de beneficios estaría en actividades económicas basadas principalmente en el turismo de naturaleza y en la explotación racional de los recursos. En este contexto, pueden jugar un papel importante el valor de sus pieles, cuyo comercio mueve un mercado internacional superior a 500 millones de U.S. \$ anuales. Por otra parte, constituyen un

indudable atractivo para el turismo y juegan un papel relevante en la conservación de los ecosistemas acuáticos. La extinción de cualquier especie de cocodrilo representa una significativa pérdida de biodiversidad y potencial económico (Ross 1998b). El uso sustentable se ha convertido en un elemento clave en su conservación (Thorbjarnarson 1992; Jenkins 1993) y puede proveer de los incentivos económicos necesarios para concienciar a las poblaciones locales de la importancia de mantener estos animales y sus hábitats en estado natural. (Ross 1998b).

11.10.1.-POTENCIAL ECOTURÍSTICO

Mientras se realizaba este trabajo se pudo constatar el comercio ilegal de crías de cocodrilo en la zona (El Samán de Apure, Achaguas, Capanaparo, Caracas), así como su captura para mascotas (requisadas por la Guarda Nacional y depositadas en la EBF). Si como se espera, la población de cocodrilos sigue aumentando, con los precios que las crías pueden alcanzar en el mercado negro, estos casos serán cada vez más frecuentes. Para evitar esta situación, el primer paso lógico a dar, ya que la caza del cocodrilo del Orinoco está prohibida por tiempo indefinido, sería que la Guardia Nacional aumentara la vigilancia, especialmente en el RFSCG. Sin embargo la Guardia Nacional no dispone de medios para atajar este problema, por lo que planteamos alternativas compatibles. A corto plazo, el turismo ecológico parece una excelente opción económica. La EBF, situada a 30 km de El Samán de Apure y que limita con el RFSCG, lleva 30 años criando esta especie y recibe turismo nacional e internacional que, entre otras cosas, disfruta tanto con las visitas al centro de cría de cocodrilos como de la observación de ejemplares en libertad. La modesta actividad turística de la EBF genera al menos nueve empleos directos entre cocineras, guías, mecánicos y personal de mantenimiento que obtiene unos ingresos superiores a la media de otros trabajadores locales.

Durante la temporada de lluvias, los pescadores de El Samán de Apure ingresan (para el año 2004) entre 100.000 y 150.000 Bs. (42,5 y 63,8 €) de media por mes, ya que la mayor parte de los días no trabajan por la dificultad de pescar en las crecidas. Los pescadores se encuentran asociados en una cooperativa denominada ASOPESAMAN, en la que pueden conseguir embarcaciones y motores a cambio de una parte de los ingresos obtenidos por el trabajo, y al no utilizarse apenas este material para la pesca durante la época de lluvias, los problemas logísticos estarían solucionados de partida.

La fauna en el curso del río Apure es muy abundante y rica en número de especies, y fácilmente observable. Teniendo en cuenta los conocimientos sobre ello y sobre el terreno que tienen los pescadores, éstos serían los mejores guías para complementar las actividades pesqueras con las ecoturísticas. Una excursión de 4 horas por el río en embarcación fuera borda, mostrando la fauna a un número de 4 turistas, por ejemplo, y pescando pirañas (*Serrasalmus* spp.) con anzuelo, podría reportar un mínimo de 50.000 Bs. (21 €), lo que equivale a la mitad de lo que en ocasiones ingresan los pescadores en un mes completo, y a más del doble de lo que se paga por una cría de cocodrilo del Orinoco en el mercado negro de Achaguas. Los cocodrilos no son tan abundantes como para convertirse en el objetivo principal de una excursión, pero si es un buen reclamo para atraer turistas ya que se trata de una especie espectacular, emblemática, en peligro de extinción y perteneciente

a la fauna legendaria venezolana (López Corcuera 1984). El resto de fauna presente en el río es suficientemente representativa para que el turista quede satisfecho (nutria gigante, delfines de río, aves, etc). Esta actividad sólo puede traer beneficios socioeconómicos y para la conservación ambiental, y acarrearía sinergias positivas.

Una consideración a tener en cuenta es la posible sensibilidad del cocodrilo del Orinoco a la perturbación humana, defendida por algunos autores (Thorbjarnarnson y Hernández 1992; Llobet 2002; Seijas 2001), pero las observaciones realizadas indican que el cocodrilo del Orinoco es una especie lo suficientemente plástica como para adaptarse a determinadas actividades humanas, si no es molestado directamente.

Un plan de gestión tendría que incluir programas de sensibilización y educación ambiental contemplando aspectos como los siguientes: potencial de la actividad ecoturística y su promoción; beneficios de la conservación; capacitación de guías; advertencias sobre el comportamiento agresivo de los cocodrilos y ventajas de la presencia de cocodrilos asociadas a la pesca; importancia de los crocodílidos como especies clave para el mantenimiento de la estructura y dinámica de los ecosistemas que los albergan. En este sentido podemos citar depredación selectiva, reciclaje de nutrientes, contribución al drenaje de los cauces, como indican Craighead (1968) y King (1988) en Ross (1998b). Medem (1983) señala específicamente el control de las pirañas, predadores de peces de interés comercial.

11.10.2.-COMERCIALIZACIÓN DE PRODUCTOS DERIVADOS DEL COCODRILO.

Actualmente el cocodrilo del Orinoco se encuentra incluido en el Apéndice I de la *Convention on International Trades in Endangered Species* (CITES), lo cual implica la prohibición del comercio internacional de la especie y sus productos. Sin embargo, la comercialización legal a nivel internacional puede realizarse con la cría en cautividad bajo de acuerdo con la Resolución Conf 12.10 CITES. Esta resolución regula la inscripción de criaderos de especies listadas en Apéndice I, teniendo que demostrarse que se obtiene la segunda generación para poder registrar el criadero y así poder comercializar las crías, bien sean 1ª o 2ª generación. Igualmente, debe demostrarse la legalidad del plantel parental y que este no haya afectado a las poblaciones naturales amparándose en los artículos 4º y 5º del texto de la Convención. En un futuro, si la población EBF-CG, sigue aumentando, y se demostrara que la población natural se ha recuperado, se podría solicitar un cambio de Apéndice para dicha población que permita la recogida de huevos de la sabana ("rancheo") con el fin de comercializar los productos obtenidos. La recogida de los huevos, la venta de las pieles y su preparación, entre otras, generarían puestos de trabajo en las poblaciones locales y muy probablemente esto influiría también en que cambiara la visión de la población local sobre el cocodrilo y sus poblaciones se incrementasen. Como ya se ha comentado anteriormente un programa de rancheo en el área de estudio debe contemplar que entre un 8 y un 10% de los huevos colectados deben ser devueltos al medio en forma de cocodrilos subadultos con una tamaño de al menos 1 m de LT. Asimismo la colecta de los huevos debe realizarse con la mayor diligencia, para evitar en lo posible las pérdidas por depredación.

En el hipotético caso de que con el paso de los años el tamaño de la población fuera

suficiente como para permitir el aprovechamiento de los ejemplares salvajes, únicamente deberán beneficiarse los ejemplares clase IV, compuesta por los machos adultos mayores de 250 cm de LT, tal y como sucede con el caimán de anteojos en Venezuela (Velasco y Ayarzagüena 1995; Velasco *et al.* 2003; Velasco 2008).

Hay mucha información disponible sobre los beneficios que implica el comercio en la conservación de los crocodílidos: (Cott 1961; Blohm 1973; Blake 1974; Blake y Loveridge 1975; Brazaitis y Watanabe 1984; Gorzula 1985; Webb 1986; Thorbjarbarson 1992; Velasco y Ayarzagüena 1992; Revol 1995; Ross 1998b; Rice *et al.* 1999; Hutton *et al.* 2002; Velasco *et al.* 2003; MacGregor 2006; Velasco 2008 entre otros), aunque autoridades como Medem (1981) advierten del peligro de la comercialización para la supervivencia de las especies.

11.10.3.-NUEVAS ÁREAS PARA LA INTRODUCCIÓN

La figura protectora del RFSCG es insuficiente, por sí misma, para garantizar la continuidad de la incipiente población de cocodrilos. La ausencia de personal dedicado al cuidado y vigilancia del RFSCG explica que la pesca ilegal sea, por desgracia, una actividad frecuente. Hasta el momento sólo tenemos noticia de 2-3 casos de muertes de cocodrilos a manos de pescadores, pero no hay que descartar que si la población de estos reptiles sigue aumentando esta situación se incremente y se produzcan situaciones de saqueos de nidos y de captura de neonatos.

Por otro lado la introducción de cocodrilos en áreas privadas ha demostrado ser un acierto, hasta tal punto que de los 2.380 cocodrilos introducidos hasta 2007, 916 (38 %) lo han sido dentro de los predios de la EBF, y es aquí donde se han asentado los reproductores que han hecho posible el éxito del programa. En este sentido los dueños de las fincas vecinas a la EBF y al RFSCG que han sido entrevistados se muestran sumamente favorables a la suelta de ejemplares de cocodrilo en sus tierras, bien sea por motivos conservacionistas o por razones de seguridad frente al robo de ganado. Al igual que en El Frío, el resto de los hatos de la zona se dedican a la ganadería vacuna y bufalina extensiva, actividad compatible con la abundante fauna silvestre del Llano. Los hatos están dotados de vigilancia para prevenir el robo de ganado, vigilancia orientada también a la fauna silvestre, lo cual no sucede en el RFSCG. Esta protección tiene gran importancia para la conservación de los cocodrilos y evita que se den situaciones de pesca ilegal, como las que se dan en el RFSCG.

La imagen agresiva del cocodrilo puede aprovecharse para mitigar el robo de ganado. Este es un problema grave que tienen los hatos actualmente, ya que está aumentando de manera muy alarmante en la zona. La técnica de robo es elemental, tal y como sucede desde el establecimiento de los hatos ganaderos en Venezuela en la época de la colonia; los “carañeros”, que así se conoce a los cuatreros, entran a caballo en los hatos y van enlazando a las reses para juntarlas, una vez hecho esto, el ganado es arreado a través de la sabana. En esta actividad deben cruzar, principalmente de noche, a caballo los caños de la región. La presencia de cocodrilos adultos en los cuerpos de agua podría asustar a los ladrones, de modo que su actividad se viera disminuida o restringida a ciertas áreas. Sería

muy interesante contar con la colaboración de los propietarios de las tierras para realizar acciones de custodia del territorio similares al caso de la EFB.

Por todo ello proponemos que los hatos Garza (N 7° 53' 30"; W 69° 20' 51") y El Porvenir (N7° 57' 19"; W 69° 24' 55"), situados ambos al noroeste del RFSCG, sean incluidos como áreas para la repoblación de cocodrilos debido al buen estado de conservación de sus cuerpos de agua, con presencia de playas aptas para la reproducción y abundantes presas.

11.10.4.- REFUGIO DE FAUNA SILVESTRE CAÑO GUARITICO

El cauce del caño Guaritico, dentro del área delimitada como Refugio, se encuentra en buen estado de conservación. Sin embargo los cauces de la red hidrológica que lo alimentan han sido alterados por la construcción de compuertas y terraplenes que regulan el paso del agua a conveniencia de los intereses ganaderos. De especial impacto son los Módulos de Mantecal (a los que ya nos referimos brevemente en el capítulo 2 Área de Estudio) cuya construcción se inició en 1974. Situados a unos 30 km al oeste de Mantecal encierran unos 2.500 km², aunque inicialmente estaba previsto duplicar su extensión. Fue concebido como una solución para el control de inundaciones y recuperación de tierras con fines agropecuarios, pero una evaluación realizada en 1995 señaló que el proyecto presentaba aspectos negativos sociales, ambientales, técnicos y económicos (Gil 1997) por lo que los Módulos de Mantecal fueron abandonados, aunque todavía hoy se observan gran cantidad de grandes terraplenes que de hecho constituyen las vías de comunicación terrestre de la zona. La modulación de las sabanas influye directamente sobre la abundancia de presas disponibles para los cocodrilos (Ayarzagüena 1988b), por lo que se hace necesario elaborar un plan que contemple el uso y regulación de los mencionados módulos de manera que se armonicen las necesidades ganaderas y la adecuada conservación del caño Guaritico.

A pesar de estar prohibida legalmente, la pesca comercial en el RFSCG es un hecho cotidiano. Las precarias condiciones de vida en que viven los pescadores de las poblaciones cercanas y la falta de vigilancia son dos problemas cuya solución no parece cercana. Por lo tanto lo esencial de regular la actividad pesquera, no sólo en el RFSCG sino en toda la región. Un plan de gestión de los recursos ícticos debería incluir: a) formación de asociaciones o gremios de pescadores b) reparto de las áreas de pesca entre las asociaciones c) limitar la pesca a determinadas especies, tamaños y vedas d) manejo del producto en adecuadas condiciones higiénico-sanitarias e) considerar el valor de las especies ornamentales f) cursos y charlas encaminadas a ensalzar los valores ecológicos de la región y promover su conservación.

11.10.5.- INTRODUCCIÓN DE COCODRILOS EN EL MEDIO

Aunque las recomendaciones expuestas hasta ahora repercuten de manera directa o indirecta en beneficio del Programa de Conservación, bajo este epígrafe vamos a sugerir ciertas acciones que pueden emprenderse de manera más inmediata.

Dentro del RFSCG, la introducción en la naturaleza de subadultos se ha realizado tradicionalmente en el caño Guaritico. Sin embargo, el caño Setenta ofrece idénticas

condiciones ambientales (playas de arena, abundancia de pescado) y la ventaja de que los pescadores visitan con menor frecuencia este caño al presentar el fondo de su cauce una gran cantidad de palos y troncos donde se enganchan sus artes de pesca. Por tanto, se recomienda la introducción de cocodrilos en el tramo del caño Setenta incluido dentro del RFSCG.

Pensamos que, para introducir los cocodrilos en la naturaleza, debe procurarse: a) Una baja densidad de caimanes de anteojos (*Caiman crocodilus*), para evitar las pérdidas que se puedan producir por depredación; b) Una baja densidad de adultos de *C. intermedius*, para minimizar las pérdidas por canibalismo; c) Presencia de vegetación acuática y riparia donde puedan refugiarse los subadultos.

11.10.6.- INSTALACIONES PARA LA CRÍA DE JUVENILES DE *C. INTERMEDIUS*

La experiencia y los resultados obtenidos tras la cría en cautividad de cocodrilos en la EBF durante 31 años, ponen de manifiesto que:

- Las piscinas o “tanquillas” dentro de los cercados deben estar orientadas hacia el Este, para aprovechar al máximo la luz solar.
- Las zonas secas y sombreadas donde se refugian los cocodrilos deben permitir la entrada de los primeros rayos del sol, y por tanto orientadas hacia el Este.
- Por el mismo motivo, las rampas de salida de las piscinas deben estar orientadas hacia el Oeste.
- La cobertura superior debe estar hecha de forma que evite pérdida de calor. De no ser así, es preferible no colocar cobertura laguna, para que los rayos solares incidan en el agua directamente.
- Las defensas laterales de los cercados, generalmente muros, deben estar suficientemente separadas por el lado Este, de manera que no impidan la entrada de los rayos solares. Por la misma razón no debe haber grandes estructuras o árboles.
- Las tanquillas enterradas son preferibles a las dispuestas sobre la superficie del terreno, por dos cuestiones:
 - a) La temperatura del agua es más estable.
 - b) No están sometidas a los fuertes vientos locales en la época seca, los cuales enfrían el agua.
- Se recomiendan profundidades mayores de 50 cm para mejorar la estabilidad térmica de las piscinas.
- Se recomiendan formas circulares en vez de rectangulares o cuadradas, tanto en superficie como en profundidad:
 - a) Con la misma cantidad de material se consigue mayor volumen de agua.
 - b) Facilita a los cocodrilos la entrada y salida del agua por todo el perímetro. En caso de que sólo exista una rampa debe orientarse hacia el Oeste.

- c) Facilita la limpieza por la ausencia de esquinas.

Por último mencionar que nos produce una profunda alarma los planes del gobierno venezolano de activar la economía de la región convirtiendo El Llano inundable en una zona de agricultura, industria y producción de ganado intensiva. El potencial económico de Los Llanos radica en la utilización de su amplio abanico de recursos naturales (chigiüres, babas, pesca artesanal y ornamental, ganadería, entre otros muchos) que además se armoniza con una más que aceptable conservación del entorno.

12. CONCLUSIONES GENERALES

De la descripción y análisis métrico del cráneo del cocodrilo del Orinoco, en distintas fases de su desarrollo, se desprende: a) los caracteres más fiables para diferenciarlo de *C. acutus*, la especie más cercana, se encuentran en el rostro; b) el crecimiento alométrico ensancha el cráneo a mayor velocidad de lo que crece en longitud; esta característica pensamos que juega un papel importante a la hora del reconocimiento interespecífico, ya que una determinada proporción anchura/longitud puede indicar a otros cocodrilos que está en presencia de un adulto. Este hecho, unido a que esta especie pasa gran parte del tiempo mostrando la cabeza, debe tener gran importancia en las relaciones sociales. c) La especie presenta dos morfotipos, uno, más frecuente en Colombia, con cabeza proporcionalmente más larga que el otro. No hemos encontrado una explicación a esta variación.

El programa de conservación de *C. intermedius* en el área de estudio, que incluye básicamente la EBF, puede considerarse un éxito. Los censos realizados han permitido constatar la presencia de una nueva población de esta especie, creada a base de la introducción de ejemplares criados en cautiverio. El tamaño mínimo de esta población es de 400 ejemplares subadultos y adultos. La mayor concentración y éxito reproductivo de *C. intermedius* corresponde a las poblaciones que se encuentran en el interior de la EBF, lo que pone de manifiesto la importancia de las grandes extensiones de propiedad privada en la conservación de la naturaleza. Así mismo hay que destacar que el objetivo no se hubiera alcanzado sin la incesante cooperación entre organismos e instituciones públicas y privadas. Entendemos que la EBF constituye un claro ejemplo de las ventajas de la custodia del territorio.

En este sentido cabe destacar que la densidad de hembras reproductoras encontrada en el sector caño Macanillal-Laguna de La Ramera es de las más altas citadas para esta especie tan amenazada. Por tanto este sector merece una atención especial y deben mantenerse las condiciones ambientales y sociales que han permitido alcanzar este logro.

Nuestros datos indican que el crecimiento de *C. intermedius* en el área de estudio es notable, y parece, con diferencia, el más rápido citado para esta especie en toda su área de distribución y también para otras especies del mismo orden. Sin duda se explica por las favorables condiciones climáticas, especialmente las altas temperaturas propias de la latitud que ocupa y por la gran abundancia, variedad y disponibilidad de alimento. Por otro lado los pocos datos disponibles nos hacen ser cautos sobre el tema, a la espera de que se confirme con más mediciones.

El crecimiento de los cocodrilos en cautividad está claramente relacionado con las temperaturas ambientales, sin embargo las bajas temperaturas por sí solas no son suficientes para explicar la disminución en las tasas de crecimiento y la aparición de enfermedades. En cautividad, el crecimiento se ve influenciado por el fotoperiodo, en los meses con menos horas de luz, el descenso de las temperaturas unido a una mayor amplitud térmica frena el crecimiento de los juveniles y son más proclives a enfermar.

El cocodrilo del Orinoco presenta sus mayores tasas de mortalidad en la fase de huevo y en las primeras etapas del desarrollo, incluyendo la fase de subadulto. Juega un papel muy importante en el flujo de materia y energía dentro del ecosistema ya que varias clases de vertebrados se alimentan de los huevos y/o las crías. El canibalismo, amén de sus funciones alimenticias, debe cumplir un papel notable en la dinámica poblacional de esta especie, regulando sus efectivos de manera natural.

El cocodrilo del Orinoco es una especie lo suficientemente plástica como para ocupar una gran variedad de hábitats acuáticos. Ríos, caños, cañitos, lagunas y pequeños charcos son hábitats potenciales de la especie, aunque sin duda las mayores densidades se alcanzan en grandes caños y ríos. En general, su relación con el caimán de anteojos o baba, especie simpátrica, viene determinada por el tamaño de los ejemplares, dominando el individuo de mayor tamaño con independencia de la especie.

La gran cantidad de tiempo que el cocodrilo del Orinoco dedica a la termorregulación indica su importancia para su desarrollo de esta especie. El soleamiento es una actividad que se observa con más frecuencia en la estación seca, circunstancia que se ve favorecida por factores climáticos y fisográficos. Esta actividad presenta dos picos, por la mañana y por la tarde, evitando de este modo las temperaturas más elevadas.

En cuanto a la dieta de *C. intermedius*, la escasa información recabada en este estudio nos permite concluir que, al igual que otras especies, el cocodrilo del Orinoco lejos de ser un especialista se comporta como generalista y oportunista, consumiendo gran variedad de presas de distintos grupos taxonómicos.

El comportamiento del cocodrilo del Orinoco es complejo. La aparente inactividad en la que se encuentra sumido la mayor parte del tiempo encierra una riqueza etológica difícil de imaginar a primera vista. Aún así estamos convencidos que un mayor esfuerzo en el número de horas de observación de esta especie arrojará más luz sobre el tema. Es muy destacable el gran número de pautas sociales observadas, la mayor parte de las cuales encaminadas a determinar la jerarquía de los actores implicados. A pesar de la gran cantidad de historias, antiguas y actuales, sobre ataques al ser humano, éstos parecen no haber sido muy frecuentes, al menos en los últimos años. La mayor agresividad la presentan las hembras defendiendo a sus crías, e incluso en estos casos, exhiben una serie de pautas previas al ataque y destinadas a intimidar.

En general los comportamientos y pautas observadas en este trabajo coinciden con las descritas para otras especies del género *Crocodylus*, lo que refuerza la idea de su origen monofilético. Suponemos que las atenciones del macho hacia la hembra descritas aquí por primera vez para *C. intermedius*, deben ser comunes en otras especies y constituye otro

argumento que habla a favor de la afinidad de los cocodrilos con las aves, grupo donde este comportamiento es frecuente.

La reproducción del cocodrilo del Orinoco está claramente asociada con la estacionalidad, el periodo de incubación está sincronizado para que los embriones se desarrollen durante la estación seca, de modo que las pérdidas por exceso de agua se minimizan. Además, el nacimiento coincide con la llegada de las precipitaciones y la explosión de biomasa que acarrea, larvas, insectos, renacuajos y alevines de peces aumentan su presencia de forma considerable.

El emplazamiento de montones de arena en probables zonas de anidación ha demostrado ser una herramienta de manejo muy eficaz, que facilita la excavación de nidos y su localización. Creemos que ello ha contribuido al éxito del programa de conservación de *C. intermedius* en la EBF y a su adaptación al medio natural.

Desde un punto de vista técnico, la conservación a largo plazo del cocodrilo del Orinoco parece estar asegurada. Durante 30 años se han adquirido los conocimientos necesarios para manejar esta especie, la búsqueda, recolección, transporte e incubación de huevos son procesos conocidos y sus resultados satisfactorios, incluyendo la cría en cautividad de los juveniles. Sin embargo la supervivencia de *C. intermedius* no depende solamente de estos factores y está estrechamente relacionada con las condiciones socioeconómicas y políticas de Venezuela en general, y de la población de Apure en particular. Es necesario que el cocodrilo sea visto como un fuente de ingresos que contribuya a mejorar la situación económica y a proyectar, a nivel nacional e internacional, el incalculable valor económico y científico de los llanos inundables, que deben ser objeto de una gestión integrada.

13. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, X. (1995). Efecto de la temperatura de incubación sobre la determinación del sexo en *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* Vol 6(2):43.
- Álvarez del Toro, M. (1974). *Los Crocodylia de México*. Inst. Mexicano de los Recursos Naturales Renovables, A.C. México, 70 pp.
- Anónimo (1998). *Programa nacional para la conservación del caimán llanero*. Ministerio del Ambiente Dirección general de ecosistemas subdirección de fauna. Santafé de Bogotá. 29 pp.
- Anónimo (2002). *Programa nacional para la conservación del caimán llanero Crocodylus intermedius*. Ministerio del Ambiente Dirección general de ecosistemas subdirección de fauna. Santafé de Bogotá. 31 pp.
- Ardila-Robayo, M.C., S.L. Barahona-Buitrago, O.P. Bonilla-Centeno y D.R. Cárdenas Rojas (1999a). Análisis morfométrico craneal asociado con la edad en los *Crocodylus intermedius* nacidos en la Estación de Biología Tropical “Roberto Franco” de Villavicencio. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* Vol XXIII. Suplemento Especial. 437-444.
- Ardila-Robayo, M.C., S.L. Barahona-Buitrago, O.P. Bonilla Centeno y D.R. Cárdenas Rojas (1999b). Aportes al conocimiento de la reproducción, embriología y manejo de *Crocodylus intermedius* en la Estación de Biología Tropical “Roberto Franco” de Villavicencio. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* Vol XXIII. Suplemento Especial Pp 417-424.
- Ardila-Robayo, M.C., S.L. Barahona, O.P. Bonilla J. Clavijo B (2002). Actualización del status poblacional del Caimán Llanero (*Crocodylus intermedius*) en el Departamento de Arauca (Colombia) :57-67. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M.Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*.
- Arteaga, A. (1995). Evaluación del programa de reintroducción de caimanes del Orinoco en el Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (estado Apure, Venezuela) entre 1990 y 1995. *Crocodile Specialist Group Newsletter* 14 (3):22-23.

- Arteaga, A. (1998). Aspectos bioecológicos de *Crocodylus acutus* liberados en el embalse Tacarigua (Falcón, Venezuela). Trabajo de Grado Presentado a la Universidad Simón Bolívar. 132 pp.
- Arteaga, A., A.E. Seijas, C. Chávez y J.B. Thorbjarnarson (1994). Status and conservation of the Orinoco crocodile: An update:143-150. En: *Crocodiles Proceedings of the 12th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. IUCN-The World Conservation Union, Gland, Switzerland. Volume 1
- Arteaga, A. y G. Hernández (1996). Evaluation of the reintroduction of *Crocodylus intermedius* in the Caño Guaritico Wildlife Refuge (Apure State, Venezuela): 207-222. En *Proceedings of the 13th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. Santa Fe, Argentina. IUCN The World Conservation Union, Gland Switzerland.
- Arteaga, A., I. Cañizales, G. Hernández, M.C. Lamas, A. De Luca, M. Muñoz, A. Ochoa, A. Seijas, J.B. Thorbjarnarson, A. Velasco, S. Ellis, y U.S. Seal (1996). *Taller de análisis de la viabilidad poblacional y del hábitat (PHVA) del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius)*. Apple Valley, MN: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- Ávila-Manjón, P.A. (2008). Estado poblacional del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela. Tesis de Maestría. UNELLEZ. 166 pp.
- Ayarzagüena, J. (1983). Ecología del caimán de anteojos o baba (*Caiman crocodilus* L.) en los Llanos de Apure (Venezuela). *Doñana. Acta Vert.* Vol 10-3. 136 pp.
- Ayarzagüena, J. (1984a). Variaciones en la dieta de *Caiman sclerops*. La relación entre morfología bucal y dieta. *Memoria Soc. Hist. Nat. La Salle* 122: 123-140.
- Ayarzagüena, J. (1984b). Primeros datos de crecimiento del *Crocodylus intermedius* en semilibertad. *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle*, 122: 149-150.
- Ayarzagüena, J. (1987). Conservación del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela. Parte I. Río Cojedes. FUDENA, WWF-US, Proyecto 6078.
- Ayarzagüena, J. (1988a). Informe del caño Guaritico (Edo. Apure) para instalación de una Reserva Nacional de Fauna dedicada a la conservación del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*). Informe técnico. ICIS. 4 pp.
- Ayarzagüena, J. (1988b). Cambios en la diversidad de sabanas moduladas en los Llanos de Apure, medidos con la dieta de un depredador oportunista (*Caiman crocodilus*). *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle*, 129: 163-166.
- Ayarzagüena, J. (1990). An Update for the Recovery Program for the Orinoco Crocodile. *Crocodile Specialist Group Newsletter*. 9(3):16-18.
- Ayarzagüena, J. y J. Castroviejo (2008). La baba (*Caiman crocodilus* L.) en la Estación Biológica El Frío (Estado Apure). Llanos del Orinoco, Venezuela.: 181-294. En J. Castroviejo, J. Ayarzagüena y A. Velasco, Eds. Contribución al conocimiento de los caimanes del género *Caiman* de Suramérica, *Publ. Asoc. Amigos de Doñana*, 18, 294 pp.

- Ayarzagüena, J., Pérez, J. y Ramo C. y López, J. (1981). *Los garceros del Llano*. Cuadernos de monografías Lagoven, n° 24. Caracas. 16 pp.
- Ayarzagüena, J. (2008). Refugio de Fauna, Reserva de Pesca y Zona Protectora Caño Guaritico: 41-42. En Díaz, N. (ed). *Hato El Frío. El corazón de Los Llanos*, 110 pp.
- Azcárate, T. (1978). Sociobiología del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 154 pp.
- Barahona, S. y P. Bonilla (1994). Registros de *Crocodylus intermedius*. *Trianea*, 5: 420.
- Barrio-Amorós, C.L (1998). Sistemática y Biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 18(2): 1-93.
- Barrio-Amorós C. L., A. Díaz de Pascual, J.J. Mueses-Cisneros, E. Infante y A. Chacón (2006). *Hyla vigilans* Solano, 1971, a second species for the genus *Scarthyla*, redescription and distribution in Venezuela and Colombia. *Zootaxa* 1349: 1-18
- Barros, T., A. Urdaneta, A. Lander, R. López, T. y Gutiérrez (2005). Reforzamiento y seguimiento de la población de Caimanes de la Costa (*Crocodylus acutus*) en la Ciénaga de Los Olivitos, Estado Zulia, Venezuela. *Ciencia* 13 (2), 162-181.
- Bayliss, P. (1987). Survey methods and monitoring within crocodile management programmes: 157-75. En Grahame J. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead (eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. 551 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Blake, D.K. (1974). The rearing of crocodiles for commercial and conservation purposes in Rhodesia. *The Rhodesia Science News*, 8(10): 315-324.
- Blake, D.K. y J.P. Loveridge. (1975). The role of commercial farming in crocodile conservation. *Biol. Conserv.* (8): 261-272.
- Blake, D.K. y J.P. Loveridge. (1987). Observations on the behaviour of Nile crocodiles *Crocodylus niloticus*, in captivity: 295-300. En Grahame J. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead (eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. 551 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Blohm, T. (1948). Observaciones sobre los caimanes traídos del río Orinoco en abril de 1946. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 8 (22): 129-132.
- Blohm, T. (1973). Conveniencia de criar crocodílidos en Venezuela con fines económicos y para prevenir su extinción. *Simposium Internacional sobre Fauna Silvestre y Pesca Fluvial y Lacustre Amazónica*, Manaus. Brazil.
- Braza, F. (1980). El araguato rojo (*Alouatta seniculus*). *Doñana Acta Vertebrata*, 7(5), 175pp.
- Brazaitis, P. (1968). The determination of sex in living crocodilians. *British Journal of Herpetology*. 4: 54-58.

- Brazaitis, P. y M. Watanabe (1984). Los Crocodylia en Venezuela. Un recurso natural renovable y no aprovechado. *VII Reunión del Grupo de Especialistas en Cocodrilos de UICN*. Caracas. 11pp.
- Bonilla, O.P. y S.L. Barahona (1999). Aspectos ecológicos del Caimán llanero (*Crocodylus intermedius* Graves, 1819) en un subreal de distribución en el departamento de Arauca (Colombia). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* Vol. XXIII, N°86.
- Botha, P.J. (2005). The ecology and population dynamics of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus* in the Flag Boshielo Dam, Mpumalanga province, South Africa. Tesis de Maestría. Universidad de Pretoria. 172 pp.
- Brandt, L.A. y F.J. Mazotti (1990). The behavior of juvenile *Alligator mississippiensis* and *Caiman crocodilus* exposed to low temperatures. *Copeia*, 1990(3):867-871.
- Brochu, C.A. (2001). Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *Amer. Zool.*, 41:564–585.
- Brochu, C.A. (2003). Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 31:357–97.
- Burley, R.W., J.F. Back, J.E. Wellington y G.C. Grigg (1988). Proteins and lipoproteins in yolk from eggs of the estuarine crocodile (*Crocodylus porosus*): A comparison with egg yolk of the hen (*Gallus domesticus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 91B (1):39-44.
- Calzadilla, F. (1940). *Por los llanos de Apure*. Imprenta Universitaria. Santiago de Chile. 430 p.
- Campos, Z. (1993). Effect of habitat on survival of eggs and sex ratio of hatchlings of *Caiman crocodilus yacare* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*, Vol 27, N°2: 127-132.
- Campos, Z. (2002). Comportamento de termorregulação, movimento, área de uso e suas implicações para o manejo do jacaré-do-pantanal (*Caiman crocodilus yacare*). Tesis Doctoral. Bello Horizonte. Universidad Federal de Minas Gerais.
- Campos, Z., M. Coutinho y W. Magnusson (2005). Field body temperatures of caimans in the Pantanal, Brazil. *Herpetological Journal*, 15: 97-106.
- Cardona, M. (1964). El caimán en el folklore venezolano: 3-24. En temas de folklore venezolano. *Biblioteca Venezolana de Cultura*. Ediciones del Ministerio de Educación. Caracas. 480 pp.
- Casas-Andreu, G. (2003). Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitzmala, Jalisco, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana*, 89: 111-128.
- Casas-Andreu G. y G. Barrios (2003). Hábitos alimenticios de *Crocodylus acutus* (Reptilia:Crocodylidae) determinados por el análisis de sus excretas en la costa de Jalisco, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*. 74(1): 35-42.

- Castroviejo, J., C. Ibáñez y F. Braza (1977). Datos sobre la alimentación del babo, caimán de anteojos o chico (*Caiman crocodilus*) en los Llanos de Venezuela. *Actas del VII congreso Latinoamericano de Zoología*. Tucumán, Argentina: 67.
- Castroviejo, S. y G. López (1985). Estudio y descripción de las comunidades del “Hato El Frío” en los llanos de Venezuela. *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle*, 45 (124): 79-151.
- Censo 2001 estado Apure. *XII Censo General de Población y Vivienda*. Ed. Instituto Nacional de Estadística.
- Chabreck, R.H. (1966). Methods of determining the size and compositions of alligator populations in Louisiana. *Proc. 20th Conf. S. E. Assoc. of. Game and Fish Comm.*, 20:105-112.
- Chacón, E. (2007). Ecological and spatial modelling: Mapping ecosystems, landscape changes, and plant species distribution in Llanos del Orinoco, Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de Wageningen. 216 pp.
- Chávez, C. (2002). Seguimiento de las liberaciones de Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el Refugio de Fauna Silvestre “Caño Guaritico” y sus alrededores: 30-56. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M.Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8.
- Christian, K., B. Green y R. Kennett (1996). Some physiological consequences of estivation by freshwater crocodiles, *Crocodylus johnstoni*. *Journal of Herpetology*, 30(1):1-9
- Cintra, R. (1989). Maternal care and daily pattern of behaviour in a family of caimans, *Caiman yacare*, in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 23(3): 320-322.
- Clemente, L. y C. Rojas (1980). *Geomorfología, Edofogénesis y Cartografía de la zona norte de la Reserva Biológica “El Frío” (Apure- Venezuela)*. Monografías C.E.B.A.C., 123 pp.
- Clemente, L. J. Pascual y P. Siljeström (1983). Dinámica geomorfológica de los llanos de Apure (Venezuela). *Actas VI Reunión Do Grupo Español de Trabajo de Cuaternario*. Santiago-O Castro Vigo: 255-279.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1963). Diurnal rhythm of activity in the Nile crocodile. *Animal behavior*, 12(1): 98-100.
- Codazzi, A. (1841). *Resumen de la Geografía de Venezuela*. Imprenta de H. Fournier y Cía. Paris. 648 pp.
- Colbert, E.H., R.B. Cowles y C.M. Boguert (1946). Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits evolution and extinction of the dinosaurs. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 86: 333-373.

- Colomine G, A. Velasco, G. Villarroel, J. González-Fernández, N. León, E. Oropeza, R. Pérez-Hernández, T. Pino, M. Quero, J. Ramos, A. Rodríguez, W. Vásquez y J. Corazzelli (1996). Monitoring wild populations of spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in southern Guárico area. En: *Crocodiles. Proceedings of the 13th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*, IUCN-The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Colvée, S. (1999). Comportamiento reproductivo del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en cautiverio. Tesis doctoral. Universidad Simón Bolívar. 321pp.
- Cott, H.B. (1961). Scientific results of an inquiry into de ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *Trans. Zool. Soc. London*, 29: 211-356.
- Cott, H.B. (1971). Parental care in the crocodilia with special reference to *Crocodylus niloticus*. *IUCN Publ. New Series, Suppl. Paper*, 32: 166-180.
- Coulson, T., R. Coulson y T. Hernández (1973). Some observations on the growth of captive alligators. *Zoologica*, 58: 47-52.
- Cox, J.H., R.S. Frazier y R.A. Maturbongs (1993). Freshwater crocodiles of Kalimantan (Indonesian Borneo). *Copeia*, 1993 (2): 564-566
- Crawford, D.L. y D.A. Powers (1992). Evolutionary adaptation to different thermal environments via transcriptional regulation. *Mol. Biol. Evol.* 9: 806-13.
- Crawshaw P.G. y G. B. Schaller (1980). Nesting of Paraguayan caiman (*Caiman yacare*) in Brazil. *Papeis avulsos de Zoologia*, 33 (18). 283-292.
- Cressa, C., E. Vásquez, E. Zoppi, J. Rincón, y C. López (1993). Aspectos generales de la limnología en Venezuela. *Interciencia*, 18 (5): 237-248.
- Da Silveira, R., W.E. Magnusson y Z. Campos (1997). Monitoring the distribution, abundance and breeding areas of *Caiman crocodilus crocodilus* and *Melanosuchus niger* in the Anavilhanas Archipiélago, Central Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*. 31: 514-520.
- Da Silveira, R., W.E. Magnusson y J. Thorbjarnarson (2008). Factors affecting the numbers of caimans seen during spotlight surveys in the Mamirauá Reserve, Brazilian Amazonia. *Copeia*, 2008 (2): 425-430.
- Davenport, M., D.J. Grove, J. Cannon, T.R. Ellis y R. Stables (1990). Food capture appetite, digestion rate and efficiency in hatchling and juvenile *Crocodylus porosus*. *J. Zool., Lond.*, 220:569-592.
- De Cisneros, J.L. (1764). *Descripción exacta de la provincia de Venezuela*. Valencia, 1974. Edición BBVA Fundación Provincial. Madrid-Caracas. 2001. 144 pp.
- De la Ossa, J. (2002a). Efecto de la temperatura de manejo sobre el crecimiento de *Crocodylus acutus* (Crocodylia: Crocodylidae). *Revista Biología*, 16 (1): 8-13.
- De la Ossa, J. (2002b). Crecimiento de *Crocodylus acutus* (Crocodylia: Crocodylidae) y su relación con la madurez sexual. *Revista Biología*, 16 (1):14-18.

- Deitz, D.C. y T.C. Hines (1980). Alligator nesting in north-central Florida. *Copeia* 1980 (2): 249-258.
- Delany, M.F. y C.L. Abercromie (1986). American alligator food habits in northcentral Florida. *J. Wildl. Manage.* 50 (2):348-353.
- Dever, J.A., R.E. Strauss, T.R. Rainwater, S.T. McMurry y Ll. D. Densmore III. (2002). Genetic diversity, population subdivision, and gene flow in Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) from Belize, Central America. *Copeia*, 2002 (4):1078-1091.
- Diefenbach, C.O. (1975). Thermal preferences and thermoregulation in *Caiman crocodilus*. *Copeia*, 1975(3):530-540.
- Dodson, P. (1975). Functional and ecological significance of relative growth in alligator. *J. Zool., London*: 175: 315-355.
- Domínguez, L. y J. L. Rubio (1983). Los Anfibios y Reptiles de Extremadura. Documentos Policopiados. Junta de Extremadura. 42 pp.
- Donayo, P., C. Piña y A. Larriera (2002). Periodo de incubación, banda de calcificación, peso de los huevos y desarrollo embrionario de *Caiman latirostris* a tres temperaturas diferentes: 79-90. En Verdade, L.M. & A. Larriera [Eds.]. *La Conservación y el Manejo de Caimanes y Cocodrilos de America Latina*. Vol.2. CN Editoria. Piracicaba, Sao Paulo, Brasil. 205 pp.
- Donoso-Barros, R. (1965). Contribución al conocimiento de los cocodrilos de Venezuela. *Physis*, XXV, 70: 387-400.
- Donoso-Barros, R. (1966a). Contribución al conocimiento de los Cocodrilos de Venezuela. *Physis*, XXVI, 71: 15-32.
- Donoso-Barros, R. (1966b). Contribución al conocimiento de los cocodrilos de Venezuela. *Physis*, XXVI, 72: 263-274.
- Durá, C.J. y J. Castroviejo (2007). La custodia del territorio. *Publ. Asoc. Amigos Doñana* 16. 34 pp.
- Echenique, A.M. (1979). *Historia de Apure*. Ed. Los Llanos. San Juan de Los Morros.
- Echenique, A.M. (1998). *Historia de Apure*. Ed. Italgráfica. Caracas.
- Elsworth, P.G., F. Seebacher y C. Franklin (2003). Aerobic swimming performance in crocodiles (*Crocodylus porosus*): effects of body size and temperature. *Journal of Herpetology*, 37(2): 363-368.
- Emshwiller, M.G. y T.T. Gleason (1997). Temperature effects on aerobic metabolism and terrestrial locomotion in American alligators. *Journal of Herpetology* 31 (1):142-147.
- Enge, K.M. (2003). *Crocodylus acutus* (American crocodile). USA:Florida. *Herp. Review*, 34(4):383.

- Escobedo, A.H. y F. Mejía (2003). El “cocodrilo de Tumbes” (*Crocodylus acutus* Cuvier 1807): Estudio preliminar de su estado actual en el norte de Perú. *Ecología Aplicada*, 2(1): 133-135.
- Estación de Biología Tropical “Roberto Franco” (2000). Caimán llanero o cocodrilo del Orinoco (*Crocodylus intermedius*): Conservación y Conocimiento público en la Orinoquia Colombiana. *Zoodivulgación*. Año 2. N°1.
- Farji-Brenner, A. y J.F. Silva (1995). Leaf-cutting ant and forest groves in tropical savanna: facilitated succession?. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 651-669.
- Ferguson, M.J. y T. Joanen (1982). Temperature of egg incubation determines sex in Alligator mississippiensis. *Nature*, Vol. 296: 850-852.
- Ferguson, M.J. (1985). The reproductive biology and embryology of the crocodylians: 329-491. En C. Gans, F. S. Billet. and P.F.A. Maderson. (eds) *Biology of the Reptilia*, Vol 14A. John Wiley y Sons. New York.
- Fish, F.E. y L.A. Cosgrove (1987). Behavioral thermoregulation of small American alligators in water: Postural changes in relation to the thermal environment. *Copeia*, 1987(3): 804-807.
- Fleisman, L.J. y A.S. Rand (1989). *Caiman crocodilus* does not require vision for underwater prey capture. *Journal of Herpetology*, 23(3):296.
- Franklin, C. E. y F. Seebacher (2003). The effect of heat transfer mode on heart rate responses and hysteresis during heating and cooling in the estuarine crocodile, *Crocodylus porosus*. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1143-1151.
- Franz, R., S. Reid y C. Puckett (1982). The discovery of a population of Orinoco crocodile, *Crocodylus intermedius*, in southern Venezuela. *Biological Conservation*, 32: 137-147.
- Fouquette, M. J. (1968). Some frogs from the Venezuelan Llanos, and the status of *Hyla misera* WERNER. *Herpetologica*, 24 (4): 321-325.
- FUDENA (1993). Plan de Acción: *Supervivencia del caimán del Orinoco en Venezuela 1994-1999*. Grupo de Especialistas en Cocodrilos de Venezuela. Caracas. 24 pp.
- Galán de Mera, A., A. González, R. Morales y J.A. Vicente Orellana (2006). Datos sobre la vegetación de los Llanos Occidentales del Orinoco (Venezuela). *Acta Botánica Malacitana*, 31. 97-119.
- Galán de Mera, A. (2007). Flora y vegetación de la Estación Biológica El Frío (Llanos occidentales del Orinoco, Apure, Venezuela). *Publ. Asoc. Amigos Doñana*, 14. 298 pp.
- Galhano, J.P. (2000). Vivre en biodiversité total. Des hommes, des grands carnivores et des grands herbivores sauvages. Deux études de cas: loups au Portugal, tigres en Indé. Tesis doctoral, Universidad de Aix-en Provence, Francia. 850 pp.
- Gallegos, R. (1928). *Doña Bárbara*. Ed. Espasa Calpe. Buenos Aires. Edición de 1973.

- García-Grajales, J., G. Aguirre-León, y A. Contreras-Hernández (2007). Tamaño y estructura poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier 1807) (Reptilia: Crocodylidae) en el estero La Ventanilla, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 23 (1): 53-71.
- Garrick L.D. y J.W. Lang (1977). Social signals and behaviour of adult alligators and crocodiles. *Amer. Zool.*, 17: 225-239.
- Garrick, L.D., J.W. Lang y H.A. Herzog (1978). Social signals of adult American alligators. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. 160, art 3: 153-192
- Gatten, R.E., J.D. Congdon, F.J. Mazzotti y R.U. Fischer (1991). Glycolysis and swimming performance in juvenile American alligators. *Journal of Herpetology* 25:406-411.
- Giacopini, J.A. y R. Hoogensteijn. (1994). *Los Llaneros*. Ediciones Armitano, Caracas, Venezuela, 122 pp.
- Gil, R.A. (1997). Plan maestro de desarrollo sustentable de las sabanas moduladas del Alto Apure y su área de influencia. *XIII Jornadas Agronómicas*. Maracay (Venezuela): 34.
- Glanville, E. J. y F. Seebacher (2006). Compensation for environmental change by complementary shifts of thermal sensitivity and thermoregulatory behaviour in an ectotherm. *Journal of Experimental Biology*, 209, 4869-4877.
- Godshalk R.E. (1982). Status and conservation of *Crocodylus intermedius* in Venezuela. : 39-53. En *Crocodyles: Proceedings of the 5th Working Meeting of the IUCN/SSC Crocodile Specialist Group*, Gainesville, FL. IUCN Publ. N.S., Gland, Switzerland.
- Godshalk, R.E. (1978). El caimán del Orinoco, *Crocodylus intermedius*, en los llanos occidentales venezolanos con observaciones sobre su distribución en Venezuela y recomendaciones para su conservación. Informe sin publicar de FUDENA (WWF) Caracas: 84 pp.
- Goodwin T.M. y W. Marion (1978). Seasonal activity ranges and habitat preferences of adult alligators in a north-central Florida lake. *Journal of Herpetology* 13(2):157-164.
- González, J.A. (1992). Contribución al estudio de la Ecología de las cigüeñas (Fam. *Ciconiidae*) en los Llanos de Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 375 pp.
- González-Fernández, M. (1995). Reproducción del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el río Cojedes. Propuesta para su conservación. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ). Guanare. 70 pp.
- Gorzula, S.J. (1985). Una revisión y manejo de los crocodylidos venezolanos. *Croc. Conservation and Management Conf.* Darwin, Australia. 20 pp.

- Gorzula, S.J., J. Paolini y J.B. Thorbjarnarson (1988). Some hydrochemical and hydrological characteristics of crocodilian habitats. *Tropical Freshwater Biology*, 1(1):50-61.
- Greer, A.E. (1974). On the maximum total length of the saltwater crocodile (*Crocodylus porosus*). *Journal of Herpetology*, 8 (4): 381-384.
- Grenard, S. (1990). *Handbook of alligators and crocodiles*. Ed. Krieger publishing Company. Florida.
- Grigg, G.C. (1978). Metabolic rate, Q10 and respiratory quotient (RQ) in *Crocodylus porosus*, and some generalizations about low RQ in reptiles. *Physiological Zoology*, 51. (4): 354-360.
- Grigg, G.C. (1981). Plasma homeostasis and cloacal urine composition in *Crocodylus porosus* caught along a salinity gradient. *J. Comp. Physiol.* 144B (2):261-270.
- Grigg, G.C. y C. Gans (1993). Morphology and Physiology of the Crocodylia: 326-336. En: *Fauna of Australia*, VI 2A (*Amphibia & Reptilia*) (Ed. C. J. Glasby, G.J.B. Ross & P.L. Beesley). Camberra: Australian Government Publishing Service.
- Grigg, G.C. y F. Seebacher (2000). Crocodilian thermal relations: 297-309. En Grigg, Gordon C. and Seebacher, Frank y Franklin, Craig E., Eds. *Crocodilian Biology and Evolution*, capítulo 24. Surrey Beatty and Sons Pty Ltd.
- Grigg, G.C., F. Seebacher, L.A. Beard y D. Morris (1998). Thermal relations of large crocodiles, *Crocodylus porosus*, free ranging in a naturalistic situation. *Proceedings Royal Society of London*. 265: 1793-1799.
- Grigg, G.C. y J. Alchin (1976). The role of the cardiovascular system in thermoregulation of *Crocodylus johnstoni*. *Physiological Zoology*, 49(1): 24-36.
- Grigg, G.C. y K. Johansen (1987). Cardiovascular dynamics in *Crocodylus porosus* breathing air and during voluntary aerobic dives. *J. Comp. Physiol.* 157B (3): 381-392.
- Grigg, G.C. y L. Beard (1985). Water loss and gain by eggs of *Crocodylus porosus*, related to incubation age and fertility: 353-359. En Grigg, Gordon, Shine, Richard y Ehmann, Harry (Ed.), *Biology Of Australasian Frogs And Reptiles*. Surrey Beatty and Sons Pty Ltd.
- Grigg, G.C., L.E. Taplin, B. Green y P. Harlow (1986). Sodium and Water Fluxes in Free-Living *Crocodylus Porosus* in Marine and Brackish Conditions. *Physiological Zoology*, 59(2):240-253.
- Grigg G.C., L.E. Taplin, P. Harlow y J. Wright (1980). Survival and growth of hatchling *Crocodylus porosus* in salt water without access to fresh drinking water. *Oecología*, 47:264-266.
- Grigg, G.C., y M. Cairncross (1980). Respiratory properties of the blood of *Crocodylus porosus*. *Respiration Physiology*, 41 (3): 367-380.

- Grigg, G. C., W.D. Farwell, J.L. Kinney, P. Harlow, L.E. Taplin, K. Johansen, K. y K. Johansen (1985). Diving and amphibious behaviour in free-living *Crocodylus porosus*. *Australian Zoologist*, 21(7):599-605.
- Groombridge, B. (1982). *The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book*. Part I. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. IUCN. Gland, Switzerland. 426 pp.
- Gumilla, J. (1741). *El Orinoco Ilustrado y Defendido*. Biblioteca de la Academia Nacional de la Historia. Ed. Arte. Caracas. Edición de 1963. 519 pp.
- Hall, P.M. (1989). Variation in geographic isolates of the New Guinea crocodile (*Crocodylus novaeguineae* Schmidt) compared with the similar, allopatric, Philippine crocodile (*Crocodylus mindorensis* Schmidt). *Copeia* 1989(1): 71-80
- Hall, P.M. (1991). Estimation of nesting female crocodylian size from clutch characteristics: Correlates of reproductive mode, and harvest implications. *Journal of Herpetology*, 25(2):133-141.
- Hall, P.M. y D.R. Johnson (1987). Nesting biology of *Crocodylus novaeguineae* in lake Murray District, Papua New Guinea. *Herpetologica*, 43(2):248-258
- Hall, P.M. y K.M. Portier (1994). Cranial morphometry of New Guinea crocodiles (*Crocodylus novaeguineae*): Ontogenetic variation in relative growth of the skull and a assessment of its utility as a predictor of the sex and size of individuals. *Herpetological Monographs*, 8:203-225.
- Hamilton, S. y W. Lewis Jr. (1990). Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River Floodplain, Venezuela. *Arch. Hydrobiol.*, 119 (4): 393-425.
- Hernández, O. (2007). Zoológico de caimán del Orinoco; Situación y perspectivas: 29-35. En: Seijas, A.E. (Ed.). *Conservación del Caimán del Orinoco. Memorias del III Taller para la Conservación del Caimán del Orinoco*. San Carlos (Cojedes, Venezuela), 17 al 19 de enero de 2007.
- Herron, J.C. (1994). Body size, spatial distributions, and microhabitat use in the caimans, *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodylus*, in a Peruvian Lake. *Journal of Herpetology*, 28 (4): 508-513.
- Herzog, H.A. y G.M. Burghardt (1977). Vocalization in juvenile crocodiles. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 44(3): 294-304.
- Humboldt, A. (1800). *Viaje a las regiones equinocciales del nuevo continente*. Traducción de Lisandro Alvarado. Ed. Monte Ávila de 1991. Caracas.
- Hunt, R.H. (1989). Predation of Alligator Nests in Okefenokee Swamp National Wildlife Refuge, Georgia, USA: 74-78. En *Crocodiles. Proceedings of the 8th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. IUCN, Gland, Switzerland. 205 pp.
- Hunt, R.W. (1975). Maternal behavior in the morelet's crocodile, *Crocodylus moreletti*. *Copeia*, 1975(4):763-764.

- Hunt, R.W. (1977). Aggressive behavior by adult morelet's crocodiles *Crocodylus moreleti* toward young. *Herpetologica*, 33(2): 195-201.
- Hunt, R.H. y M.E. Watanabe (1982). Observations on maternal behaviour of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Herpetology*, 16 (3): 235-239.
- Hutton, J. (1987a). Growth and feeding ecology of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus* at Ngezi, Zimbabwe. *Journal of Animal Ecology*, 56: 25-38.
- Hutton, J. (1987b). Incubation temperatures, sex ratios and sex determination in a population of Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*). *J. Zool. Lond.* 211: 143-155.
- Hutton, J. (1989). Movements, home range, dispersal and the separation of size classes in Nile crocodiles. *Amer. Zool.*, 29: 1033-1049.
- Hutton J. y M. Woolhouse (1989). Mark-Recapture to assess factors affecting the proportion of a Nile crocodile population seen during spotlight counts at Ngezi, Zimbabwe, and the use of spot-lights counts to monitor crocodile abundance. *J. Appl. Ecol.* (26):381-395.
- Hutton, J., P. Ross y G.J.W. Webb (2002). Análisis de la utilización del mercado para la creación de incentivos en la Conservación de los Cocodrilos :133-154. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M.Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8.
- Ibáñez, O. (1981). Biología y Ecología de los murciélagos del Hato El Frío, Apure, Venezuela. *Doñana Act. Vert.* 8 (4), 271 pp.
- Iordansky, N. (1973). The skull of the crocodilia: 201-262. En: Gans C. y Parsons T. (eds.). *Biology of the Reptilia*. 4, 539 pp. Academic Press. London.
- Jackson, K. y D.R. Brooks (2007). Do crocodiles co-opt their sense of "touch" to "taste"? A possible new type of vertebrate sensory organ. *Amphibia-Reptilia*, 28: 277-285.
- Jelden, D.C. (1981). Preliminary Studies on the breeding biology of *Crocodylus porosus* and *C. novaguineae* on the Middle Sepik (Papua New Guinea). *Amphibia-Reptilia* 3/4 353-358
- Jenkins, R.W.G. (2002). Conservation of *Crocodylus intermedius* and the role on captive breeding: 300-306. En: Velasco, A; G.Colomine, G. Villarroel, & M. Quero. (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8
- Jiménez-Oraá, M., A.E. Seijas, M. Jiménez-Oraá y H.J. Heredia-Azuaje (2007). Colecta de huevos como estrategia de conservación del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el río Manapire, Guárico, Venezuela: 36-42 en: Seijas, A.E. (Ed.). *Conservación del Caimán del Orinoco. Memorias del III Taller para la Conservación del Caimán del Orinoco*. San Carlos (Cojedes, Venezuela), 17 al 19 de enero de 2007.

- Joanen, T. (1969). Nesting ecology of Alligators in Louisiana. *Proc. 23rd Ann. Conf. Southeastern Assoc. Game and Fish Comm.*, 23: 141-151.
- Joanen, T. y L. McNease (1970). A telemetric study of nesting female alligators on Rockefeller Refuge, Louisiana. *Proc. Southeastern Assoc. Game and Fish Comm. Conf.*, 24: 175-193.
- Joanen, T. y L. McNease. (1980). Reproductive biology of the American alligator in Southwest Louisiana. : 153-159. En J.B. Murphy y J.T. Collins (eds). *Reproductive Biology and Diseases of Captive Reptiles*. Society for the Study of Amphibians and reptiles. Oxford. Ohio.
- Joanen, T. y L. McNease (1987). Alligator farming research in Louisiana, USA: 329-340. En Grahame J. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead (eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. 551 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Johnson, C.R. (1973). Behaviour of the Australian crocodiles, *Crocodylus johnstoni* and *C. porosus*. *Zool. J. Linn.Soc.*, 52:315-336
- Johnson, C.R. (1974). Thermoregulation in crocodilians -I. Head Body temperature control in the Papuan-New Guinean crocodiles, *Crocodylus novaeguineae* and *Crocodylus porosus*. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 49A: 3-28
- Johnson, C.R., G.J.W. Webb y C. Tanner (1976). Thermoregulation in crocodilians -II. A telemetric study of body temperatures in the Australian crocodiles, *Crocodylus johnstoni* and *Crocodylus porosus*. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 53A: 143-146.
- Kay, W.R. (2004). Movements and home ranges of radio-tracked *Crocodylus porosus* in the Cambridge Gulf Region of Western Australia. *Wildlife Research*, 31: 495-508
- Kofron, C.P (1991). Courtship and mating of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*). *Amphibia-Reptilia*, 12: 39-48.
- Kofron, C.P. (1993). Behaviour of Nile crocodiles in a seasonal river in Zimbabwe. *Copeia*, 1993 (2): 463-469.
- Kushlan, J.A. (1973). Observations on maternal behaviour in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Herpetologica*, 1973, 3: 256-257.
- Kushlan, J.A. y F.J. Mazzotti (1989). Population biology of the American crocodile. *Journal of Herpetology*, 23(1):7-21.
- Kushlan J.A. y J.C. Simon (1981). Egg manipulation by the American alligator. *Journal of Herpetology*. 15 (4): 451-454.
- Kushlan J.A. y M.S. Kushlan (1980). Function of nest attendance in the American alligator. *Herpetologica*, 36 (1): 27-32.
- Lang, J.W. (1975). Thermoregulatory behavior of adult American alligators. *Amer. Zool.* 15(3):797.
- Lang, J.W. (1976a). Amphibious behavior of *Alligator mississippiensis*. Roles of circadian rhythm and light. *Science*, 191: 575-577.

- Lang, J.W. (1976b). American crocodile courtship. *Amer. Zool.* 16 (2):197.
- Lang, J.W. (1977). Thermal ecology and social behavior of *Caiman crocodilus* in the Llanos of Venezuela. Progress report to the National Zoological Park, Smithsonian institution.
- Lang, J.W. (1979). Thermophilic response of the American alligator and the American crocodile to feeding. *Copeia*, 1979(1):48-59.
- Lang, J.W. (1981). Thermal preferences of hatchling New Guinea crocodiles: Effects on feeding and ontogeny. *J. Therm. Biol.* 6: 73-78.
- Lang, J.W. (1987). Crocodilian thermal selection: 310-17. En Grahame J. W. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead (eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. 552 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Lang, J.W., H.V. Andrews y R. Whitaker (1989). Sex determination and sex ratios in *C. palustris*. *Amer. Zool.*, 29:935-952.
- Lang, J.W. y H.V. Andrews (1994). Temperature-dependent sex determination in crocodilians. *The Journal of Experimental Zoology*, 270:28-44.
- Langston, W. (1973). Crocodilian skull in historical perspective: 263-284. En: Gans C. y Parsons T. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 4. 539 pp. Academic Press. London.
- Larriera, A. (2002). *Caiman latirostris* (Broad-snouted Caiman). Communal nesting. *Herp. Review*, 33(3):202
- Larriera, A. y D del Barco (1992). Observaciones sobre el crecimiento de *Caiman latirostris* Daudin, 1802, nacidos en cautiverio (Reptilia:Alligatoridae). *Acta zool. Illoana*, 41: 329-339.
- Lasso, C. (2004). Los peces de la Estación Biológica El Frío y Caño Guaritico (Estado de Apure), Llanos del Orinoco, Venezuela. *Publicaciones del Comité español del programa MaB y de la Red IberoMaB de la Unesco*, nº 5. 458 pp.
- Lewis, L.Y. y R.E. Gatten Jr. (1985). Aerobic metabolism of American alligators, *Alligator mississippiensis*, under standard conditions and during voluntary activity. *Comp. Biochem. Physiol.* 80A (3): 441-447.
- Li, Y., X. Wu, X. Ji, P. Yan y G. Amato (2007). The complete mitochondrial genome of salt-water crocodile (*Crocodylus porosus*) and phylogeny of crocodilians. *Journal of Genetics and Genomics*, 34(2): 119-128.
- Llobet, A. (2002). Estado poblacional y lineamientos de manejo del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el río Capanaparo, Venezuela. Tesis de Maestría. Unellez. 209 pp.

- Llobet, A. y A.E. Seijas, (2002). Population Status and Management Guidelines for the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in the Capanaparo River, Venezuela: 109-118. En *Crocodyles. Proceedings of the 16th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*, IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge UK.
- López Corcuera, G. (1984). *Fauna legendaria*. Col. Fauna de Los Llanos de Venezuela. Fundación Científica Fluvial de los Llanos. Ed. Arte. Caracas. 131 pp.
- Loveridge, J.P. (1984). Thermoregulation in the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 52:443-467.
- Lugo, L.M. (1995). Cría del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la estación de biología tropical “Roberto Franco”, Villavicencio, Meta. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* XIX (74):601-606.
- Lugo, L.M. (1998). Evaluación del Programa de Liberación del caimán del Orinoco *Crocodylus intermedius* en el Refugio de Fauna Silvestre “Caño Guaritico y alrededores” (Edo. Apure, Venezuela). Tesis de Maestría. UNELLEZ, Guanare, Venezuela. 98 pp.
- Lutz, P. y A. Dunbar-Cooper (1984). The nest environment of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). *Copeia*, 1984(1): 153-161.
- MacArthur, R.H. (1984). *Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species*. Princeton University Press. 288 pp
- MacGregor, J. (2006). *The call of the wild: captive crocodilian production and the shaping of conservation incentives*. TRAFFIC International, Cambridge UK.
- Magnusson, W.E. (1979). Dispersal of hatchling crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Journal of Herpetology* 13(3):227-231.
- Magnusson, W.E. (1980). Hatching and crèche formation by *Crocodylus porosus*. *Copeia*, 1980 (2): 359-362.
- Magnusson, W.E. (1982). Mortality of eggs of the crocodile, *Crocodylus porosus*, in Northern Australia. *Journal of Herpetology*. 16 (2): 121-130.
- Magnusson, W.E., E.V. da Silva y A.P. Lima (1987). Diets of Amazonian crocodilians. *Journal of Herpetology*, 21(2):85-89.
- Mago, F. (1978). *Los peces de agua dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, Caracas, 35 pp.
- Mannes, S.J. y R.E. Godshalk (1976). El género *Crocodylus* en Venezuela. *II Seminario sobre Chigüires y Babas*. Programa y Resúmenes. Maracay. Venezuela. CONICIT.
- Marcellini, D.L. (1979). Activity patterns and densities of Venezuelan caimans (*Caiman crocodilus*) and Pond Turtles (*Podocnemys vogli*). En: Jonh F. Eisenberg (ed.). *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*, 271 pp. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.

- Mc Aliley, L.R., R.E. Willis, D.A. Ray, P.S. White, C.A. Brochu y L.D. Densmore III (2006). Are Crocodylian Really monophyletic? Evidence for subdivisions from sequence and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 16-32.
- Medem, F. (1958). Informe sobre reptiles colombianos III. Investigaciones sobre la anatomía craneal, distribución geográfica y ecología de *Crocodylus intermedius* (Graves) en Colombia. *Caldasia* 3 (37): 175-215.
- Medem, F. (1976). Recomendaciones respecto a contar el escamado y tomar las dimensiones de nidos, huevos y ejemplares de los Crocodylia y Testudines. *Lozania* 20:1-17.
- Medem, F. (1981). *Los crocodylia de Sur América*. Los crocodylia de Colombia. Vol I. Ed. Colciencias. Bogotá. 354 pp.
- Medem, F. (1983). *Los Crocodylia de Sur América*. Vol. II. Ed. Carretera Ltda. Bogotá. 270 pp.
- Medrano-Bitar, S. A. y A.J. Gómez. (2008). Conservación y aprovechamiento de la baba o babilla (*Caiman crocodilus*, Linnaeus 1756) en Colombia: 23-70. En J. Castroviejo, J. Ayarzagüena y A. Velasco, Eds. Contribución al conocimiento de los caimanes del género *Caiman* de Suramérica, *Publ. Asoc. Amigos de Doñana*, 18, 294 pp.
- Messel, H. y G.C. Vorlicek (1986). Population dynamics and status of *Crocodylus porosus* in the tidal waterways of northern Australia. *Aus. Wildl. Res.*, 13: 71-111.
- Messel, H. y G.C. Vorlicek (1987). A population model for *Crocodylus porosus* in the tidal waterways of northern Australia: Management implications: 189-198 En Grahame J. W. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead (eds.). *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. 552 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Messel, H. y G.C. Vorlicek (1990). Growth of *Crocodylus porosus* in the wild in Northern Australia: 110-37. En *Crocodiles Their Ecology, Management and Conservation*. 308 pp. IUCN, Gland, Suiza.
- Messel, H., G.C. Vorlicek, W.J. Green e I.C. Onley (1984). *Surveys of tidal rivers systems in northern Australia and their crocodile population*. Monographs 1-18. Pergamon Press. Sydney. 307 pp.
- Modha, M.L. (1967). The ecology of the Nile Crocodile (*Crocodylus niloticus* Laurenti) on Central Island, Lake Rudolf. *E. Afr. Wildlife J*, 5, 74-95.
- Mondolfi, E. (1965). Nuestra fauna. *El Farol*, 214: 2-13.
- Montage, J.J. (1983). Influence of water level, hunting pressure and habitat type on crocodile abundance in the Fly River Drainage, Papua New Guinea. *Biological Conservation* 26: 309-339.
- Morales- Arango, J., M. Duarte-Guerrero y H. Zúñiga (2007). Caracterización físico-química del huevo del caimán llanero, *Crocodylus intermedius*, Graves 1819. *Acta Zoológica Mexicana*, 23 (3): 17-27.

- Muñoz, I. (1986). *El caimán de la Costa (Crocodylus acutus). Bases para su conservación*. Ed. Mocarpel. 77 pp.
- Muñoz, M.C. y J.B. Thorbjarnarson (2000). Movements of the captive Orinoco crocodiles (*Crocodylus intermedius*) in the Capanaparo River. Venezuela. *Journal of Herpetology*, 34(3):397-403.
- Murphy, T.M. y I.L. Brisbin Jr. (1974). Distribution of alligator in response to thermal gradients in a reactor cooling reservoir. *Thermal Ecology, Atomic Energy Commission*. pp. 313-321.
- Neill, W.T. (1946). Notes on *Crocodylus novae-guineae*. *Copeia*, 1946 (1):17-20.
- Oaks, J.R. (2004). Phylogenetic systematics, biogeography, and evolutionary ecology of the true crocodiles (Eusuchia: Crocodylidae: Crocodylus). Tesis de Maestría. Universidad de Wisconsin. 185 pp.
- Ogden, J.C. (1978). Status and nesting biology of the American crocodile, *Crocodylus acutus*, (Reptilia, Crocodylidae) in Florida. *Journal of Herpetology*, 12 (2):183-196.
- Outbater, P.E. y L.M.R. Nanhoe (1987). Notes on nesting and parental care in *Caiman crocodilus crocodilus* in northern Suriname and an analysis of crocodylian nesting habitats. *Amphibia-Reptilia*, 8: 331-348.
- Outbater, P.E. y L.M.R. Nanhoe (1988). Habitat selection and migration of *Caiman crocodilus crocodilus* in a swamp-forest habitat in Northern Suriname. *Journal of Herpetology*, 22 (3):283-294.
- Pacheco, L.F. (1996). Wariness of caiman population and its effects on abundance estimates. *Journal of Herpetology*, 30(1): 123-126.
- Páez, R. (1868). *Escenas Rusticas en Sur America o Vida en los Llanos de Venezuela*. Ediciones Centauro, Caracas. (Traducción del inglés por Francisco Izquierdo de la obra (Wild scenes in south America or Life in the Llanos of Venezuela) Charles Scribner ed. NY (1986). 398 pp.
- Paez, V.P. y B.C. Bock (1988). *Crocodylus acutus* (American crocodile) Nest defense. *Herp. Review* 19 (4):83.
- Pérez, A.T. y A. Velasco (2002). Evaluación del crecimiento de *Crocodylus intermedius* con una dieta experimental. *Bol. Centro Invest. Biol.*, 36(2):125-135.
- Pérez, A.T. y J.C. Rodríguez (2005). Influencia de la temperatura del aire y del agua en el crecimiento de *Crocodylus intermedius* en dos condiciones de cautiverio. *Bol. Centro Invest. Biol.* 39 (1): 15-26.
- Pérez, O. y A. Escobedo-Galván. (2005a). Notas sobre la reproducción en cautiverio de *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) en el Perú. *Rev. Peru. Biol.* 12(3): 479- 481.
- Pérez, O. y A. Escobedo-Galván (2005b). Observaciones biométricas de *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) recién nacidos en cautiverio, Tumbes, Perú. *Rev. Peru. Biol.* 12(1): 171-172.

- Pinheiro M.S., R. A. Silva y S. A. Santos (2001). Observations on the thermal selection of the Pantanal caiman (*Caiman crocodilus yacare*) hatchlings (Crocodylia: Alligatoridae). *Rev. Brasil. Bio.* 61(2):323-327.
- Pinheiro, M. S., S. A. Santos y R. A. Silva. (1992). Efeito da temperatura da água sobre o crescimento inicial de *Caiman crocodilus yacare*. *Rev. Brasil. Biol.* 52(1): 161-168.
- Piña, C., A. Larriera, P. Siroski y L.M. Verdade (2007). Cranial sexual discrimination in hatchling broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre*, 97(1):17-20.
- Platt, S.G. (1999). Dens and denning behavior of Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*). *Amphibia-Reptilia* 21: 232-237.
- Platt, S.G. y C.G. Brantley. (1991). Observations on foraging behaviour in captive juveniles *Alligator mississippiensis*. *Herp. Review.* 22:83-84.
- Platt, S.G. y J.B. Thorbjarnarson (1997). Status and Life History of the American Crocodile in Belize. Final Project Report to United Nations. Development Programme. Belize Coastal Zone Management Project. BZE/92/G31. Contract n°. C-96404.
- Platt, S.G. y J. B. Thorbjarnarson (2000). Nesting Ecology of the American crocodile in the coastal zone of Belize. *Copeia*, 2000 (3): 869-873.
- Platt, S.G., H. Sovannara, L. Kheng, B.L. Stuart y J. Walston (2006). *Crocodylus siamensis* along the Sre Ambel River, Southern Cambodia: habitat, nesting, and conservation. *Herpetological Natural History* 9 (2): 183-188.
- Platt, S.G., T.R. Rainwater, J.B. Thorbjarnarson y S.T. McMurry (2008). Reproductive dynamics of a tropical freshwater crocodilian: Morelet's crocodile in northern Belize. *Journal of Zoology*, 275(2): 177-189.
- Platt, S.G., T.R. Rainwater y J.B. Thorbjarnarson (2002). *Crocodylus acutus* (American crocodile). Hatchling diet. *Herp. Review*, 33(3):202-203.
- Platt, S.G., T.R. Rainwater, S. Snider, A. Garel, T.A. Anderson y S.T. McMurry (2007). Consumption of large mammals by *Crocodylus moreletii*: Field observations of necrophagy and interspecific kleptoparasitism. *The Southwestern Naturalist*. 52 (2): 310-317
- Príncipe, G., A. Imhof y A. Larriera. (2006). Photoperiod effect on the growth rate of *Caiman latirostris* (Daudin, 1802 under experimental conditions (Crocodylia: Alligatoridae): 370. En: Crocodiles. *Proceedings of the 18th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group, IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge UK.* 404 pp.
- PROFAUNA (1994). Plan Estratégico: Supervivencia del Caimán del Orinoco en Venezuela. MARNR, Servicio Autónomo de Fauna, PROFAUNA, Caracas.
- Pooley, A.C. (1969a). The burrowing behaviour of crocodiles. *Lammergeyer*, 10: 60-63.

- Pooley, A.C. 1969b. Preliminary studies of the breeding of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Zululand. *Lammergeyer*, 3 (10): 22-44.
- Pooley, A.C. (1977). Nest opening response of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. *J. Zool. Lond.* 182: 17-26.
- Pooley, A.C. y Gans, C. (1976). The Nile crocodile. *Sci. Am.* 234, 114-124.
- Ramírez-Perilla, J.A. y C. Urbano (2002). *Crocodylus intermedius* (Caimán Llanero) *ex-situ* en la Estación Biológica Tropical “Roberto Franco” (EBTRF), Colombia: 78-132. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M.Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8.
- Ramírez, Y., C.C. Cecilia y S.J. Gorzula (1977). Proyecto venezolano sobre cocodrilos. *Herp. Review*. 8:130.
- Ramo, C. (1982). Biología del galápagos (*Podocnemis vogli* Müller, 1935) en el hato “El Frío” Llanos de Apure (Venezuela). *Doñana, Act. Vert.* Vol. 9 (3): 161 pp.
- Ramo, C. y B. Busto (1984). Censo aéreo de caimanes (*Crocodylus intermedius*) en el río Tucupido (Portuguesa, Venezuela) con observaciones sobre su actividad de soleamiento.:109-199. En *Crocodyles VII Reunión del grupo de Especialistas en Cocodrilos de UICN*. Caracas.
- Ramo, C. y B. Busto (1990). Inventario herpetológico (Anfibios y Reptiles) de las sabanas inundables del Módulo Fernando Corrales (Mantecal), Estado Apure. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 49 (131-132), 50 (133-134):287-308.
- Ramo, C., B. Busto, B. y A. Utrera (1992). Breeding and rearing the Orinoco Crocodile, *Crocodylus intermedius*, in Venezuela. *Biological Conservation*, 60: 101-108.
- Ramo C. y J. Ayarzagüena (1982). *Fauna llanera. Apuntes sobre su morfología y ecología*. Cuadernos de monografías Lagoven. Caracas. 82 pp.
- Ramírez-Perilla, J.A. (1991a). Efecto de la cantidad y frecuencia alimentaria de una dieta experimental sobre la tasa de crecimiento de un ejemplar juvenil de *Crocodylus intermedius*, *Crocodylia. Caldasia* 16 (79): 531-538.
- Ramírez-Perilla, J.A. (1991b). Programa nacional para la conservación del caimán llanero (*Crocodylus intermedius*) PROCAIMAN. Informe 1999-2001.
- Ramírez-Perilla, J. A. y C. Urbano (2002). *Crocodylus intermedius* (Caimán Llanero) *ex-situ* en la Estación Biológica Tropical “Roberto Franco” (EBTRF), Colombia.:78-132. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M.Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8.
- Ray, D.A., J.A. Dever, S.G. Platt, T.R. Rainwater, A.G. Finger, S.T. McMurry, M.A. Batzer, B. Barr, P.J. Stafford, J. McKnight, y Ll.D. Densmore (2004). Low levels of nucleotide diversity in *Crocodylus moreletii* and evidence of hybridization with *C. acutus*. *Conservation Genetics* 5: 449-462.

- Read, M.A., C.G. Gordon, S.R. Irwin, D. Shanahan, y C.E. Franklyn (2007). Satellite tracking reveals long distance coastal travel and homing by translocated estuarine crocodiles, *Crocodylus porosus*. *PLoS ONE* 2(9): e949. doi:10.1371/journal.pone.0000949
- Revol, B. (1995). Crocodile farming and conservation, the example of Zimbabwe. *Biodiversity and Conservation* 4: 299-305.
- Rice, K.G., H.F. Percival, A.R. Woodward y M.L. Jennings (1999). Effects of egg and hatchling harvest on American alligators in Florida. *J. Wildlife Manag.* 63(4):1193-1200.
- Richards, P.M. y J. Wasilewski (2003). *Crocodylus acutus* (American crocodile) Cannibalism. *Herp. Review*, 34(4):371.
- Rivas, J.A. y R.Y. Owens (2002). *Crocodylus intermedius* (Orinoco crocodile) Age at first reproduction. *Herp. Review* 33(3):203.
- Rodda, G.H. (1984). Movements of juvenile American crocodiles in Gatun Lake, Panama. *Herpetologica*, 40(4): 444-451.
- Rodríguez, M. (2002). Estado y Distribución de *Crocodylus intermedius* en Colombia. Resumen de censos 1994-1997: 21-29. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M. Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8
- Rodríguez, D. (2007). Crocodylian evolution, systematics and population genetics: recovery and ecological interactions of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). Tesis doctoral. Universidad de Texas. 109 pp.
- Rodríguez, M. y J. Ramírez (2002). *Crocodylus intermedius*: 45-48. En: Castaño-Mora, O. V. (Ed.) *Libro rojo de reptiles de Colombia*. Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Conservación Internacional-Colombia. Bogotá.
- Rodríguez, E. y M. Rodríguez (1989). Evaluación del crecimiento y levante de neonatos y juveniles de *Crocodylus acutus* Cuvier, (Crocodylia: Crocodylidae), durante 1987-1988 en el centro experimental de fauna silvestre de San Marcos (Sucre). *Trianea*, 3: 53-60.
- Ron, S., A. Vallejo y E. Asanza (1998). Human influence on the wariness of *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodilus* in Cuyabeno, Ecuador. *Journal of Herpetology*, 32(3):320-324
- Ron, S. R., J.A. Vallejo, y T. Vries (1999). Influencia de Factores Abióticos en conteos nocturnos del Caimán negro *Melanosuchus niger* y del caimán blanco *Caiman crocodilus* en la Amazonía Ecuatoriana. *Revista Puce*. 64: 95-112.
- Roos, J., R.K. Aggarwal y A. Janke (2007). Extended mitogenomic phylogenetic analyses yield new insight into crocodylian evolution and their survival of the Cretaceous-Tertiary boundary. *Mol. Phylogenet. Evol.* 45(2):663-73.

- Ross, F.D. (1998a). *Crocodylus rhombifer*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 680: 1-18.
- Ross, J.P. (ed.). (1998b). *Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan* [Online]. 2nd Edition. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 167 pp.
- Rootes, W.L. y R.H. Chabreck (1993). Cannibalism in the American alligator. *Herpetologica*, 49(1):99-107.
- Rootes, W.L., R.H. Chabreck, V.L. Wright, B.W. Brown y T.J. Hess (1991). Growth rates of American alligator in estuarine and palustrine wetlands in Louisiana. *Estuaries*, 14 (4):489-494.
- Sadleir, R.W. y P.J. Makovicky (2008). Cranial shape and correlated characters in crocodylian evolution. *J. Evol. Biol.*, 21: 1578-1596.
- Sánchez, J.C. (1984). *Bongos y Canoas. Recuerdos del Viejo Apure*. Publicaciones del Cronista de San Fernando de Apure. Ed. Los Llanos S.R.L. San Juan de Los Morros.
- Sagar, S. y L. Singh (1990). Rehabilitation of Mugger crocodile (*Crocodylus palustris*) in Similipal Tiger Reserve, Orissa, India. 188-200. En *Crocodiles: Proceedings 10th working meeting. GSC/SSG/IUN*. Gainesville, Florida, USA.
- Sarmiento, G. (1983). The savannas of tropical America: 245-288 En: F. Bourliere, F. (Ed): *Ecosystems of the World XIII. Tropical Savannas*, 576 pp. Elsevier, Amsterdam.
- Sarmiento, G. (1994). Sabanas naturales: génesis y ecología: 17-55 En: *Sabanas Naturales de Colombia*, Banco de Occidente, Cali.
- Sarmiento, G y M. Pinillos (2001). Patterns and processes in a seasonally flooded tropical plain: the Apure Llanos, Venezuela. *Journal of Biogeography*, 28: 985-996.
- Saunders III, J. y W. Lewis Jr. (1988). Transport of phosphorus, nitrogen and carbon by the Apure River, Venezuela. *Biogeochemistry*, 5:323-342.
- Schaller, G.B. y P.G. Crawshaw (1982). Fishing behaviour of Paraguayan caiman (*Caiman crocodilus*). *Copeia*, 1982 (2):66-72.
- Schmidt, K.P (1947). On the status and relations of *Crocodylus mindorensis*. *Fieldiana-Zoology*, 33(5):535-539.
- Schmitz, A., P. Mansfeld, E. Hekkala, T. Shine, H. Nickel, G. Amato, G. y W Böhme (2003). Molecular evidence for species level divergence in African Nile Crocodiles *Crocodylus niloticus* (Laurenti, 1786). *C. R. Palevol* 2: 703-712.
- Seebacher, F. (1999). Behavioral postures and the rate of body temperature change in wild freshwater crocodiles, *Crocodylus johnstoni*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(1):57-63.

- Seebacher, F. (2005). A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: what is the role of phenotypic flexibility?. *Journal of Comparative Physiology B*, 175: 453-461.
- Seebacher, F. y C.E. Franklin (2004). Integration of autonomic and local mechanisms in regulating cardiovascular responses to heating and cooling in a reptile (*Crocodylus porosus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 174: 205-210.
- Seebacher, F. y C.E. Franklin (2007). Redistribution of blood within the body is important for thermoregulation in an ectothermic vertebrate (*Crocodylus porosus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 177: 841-848.
- Seebacher, F., C.E. Franklin, y M. Read (2005). Diving behaviour of a reptile (*Crocodylus johnstoni*) in the wild: interactions with heart rate and body temperature. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78: 1-8.
- Seebacher, F. y G.C. Grigg (1997). Patterns of body temperature in wild freshwaters crocodiles, *Crocodylus johnstoni*: Thermoregulation versus thermoconformity, seasonal acclimatization, and the effect of social interactions. *Copeia*, 1977(3):549-557.
- Seebacher, F., G.C. Grigg y L. Beard (1999). Crocodiles as dinosaurs: behavioural thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatures. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 77-86.
- Seebacher, F. y G.C. Grigg (2000). Social interactions compromise thermoregulation in crocodiles, *Crocodylus johnstoni* and *Crocodylus porosus*: 301-316 En G.C. Grigg, F. Seebacher y C.E. Franklin (eds.). *Crocodylian Biology and Evolution* Surrey Beatty & Sons: Chipping Norton. 446 pp.
- Seebacher, F., H. Guderley, R.M. Elsey, y P.L. Trosclair III. (2003a). Seasonal acclimatization of muscle metabolic enzymes in a reptile (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology* 206: 1193-1200.
- Seebacher, F., P.G. Elsworth y C.E. Franklin (2003b). Ontogenetic changes of swimming kinetics in a semi-aquatic reptile (*Crocodylus porosus*). *Australian Journal of Zoology*: 51: 15-24.
- Seebacher, F., R.M. Elsey, y P.L. Trosclair III (2003c). Body temperature null-distributions in large reptiles: seasonal thermoregulation in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 76: 348-359.
- Seebacher, F. y S.A. Murray (2007). Transient receptor potential ion channels control thermoregulatory behaviour in reptiles. *PLoS One*, 3: e281.
- Seijas, A.E. (1984). Situación actual del caimán de la costa (*Crocodylus acutus*) en Venezuela. VII Reunión del Grupo de Especialistas en Cocodrilos de UICN. Caracas. Proc. Comm. Croc. 20pp.
- Seijas, A.E. (1994). Incubación artificial de huevos de caimán del Orinoco. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología* 12(2): 36-41.

- Seijas, A.E. (1995). Captive breeding and rearing as a conservation tool for the Orinoco crocodiles: 596-596 en J.A. Bissonette y P.R. Krausman,(eds.) Integrating People and wildlife for a sustainable future. *Proceedings of the first International Wildlife Management Congress*. The Wildlife Society, Bethesda, Md.
- Seijas, A.E. (1996). Coexistencia de caimanes y babas en la región costera venezolana: 217-253 en: Pefaur, J.E. (Recopilador). *Herpetología Neotropical. Actas del II Congreso Latinoamericano de Herpetología*. II Volumen. Universidad de los Andes. Consejo de Publicaciones, CDCHT. Mérida. Venezuela
- Seijas, A.E. (1998). The Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in the Cojedes river system, Venezuela: Population status and Ecological characteristics. Tesis Doctoral. Universidad de Florida. 192 pp.
- Seijas, A.E. (2001). Presión Humana, Distribución y Abundancia de Caimanes (*Crocodylus intermedius*) en el Sistema del Río Cojedes, Venezuela. *Ecotrópicos* 14(1): 11-18.
- Seijas, A.E. (2007a). Tendencias de las poblaciones del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela: Balance de las investigaciones de los últimos 30 años: 11-21 en: Seijas, A.E. (Ed.). *Conservación del Caimán del Orinoco. Memorias del III Taller para la Conservación del Caimán del Orinoco*. San Carlos (Cojedes, Venezuela), 17 al 19 de enero de 2007.
- Seijas, A.E. (2007b). Heridas y parásitos en cocodrilos del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en un río altamente impactado por actividades humanas. *Interciencia*. Vol. 32. N° 1: 56-60.
- Seijas, A.E., A. Llobet, M. Jiménez, J.M. Mendoza, F.Garavito e Y. Terán (2002). Estado de las poblaciones del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela: 7-15. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M.Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8. Memorias del Taller para la conservación del caimán del Orinoco.
- Seijas, A.E. y C. Chávez (1991). Conservación del caimán de la costa en el río Yaracuy y en el Parque Nacional Laguna de Tacarigua. Informe para FUDENA. 61 p.
- Seijas, A.E. y C. Chávez (2000). Populations status of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in the Cojedes river system, Venezuela. *Biological Conservation* 94: 353-361.
- Seijas, A.E. y C. Chávez (2002). Reproductive Status and nesting Ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in the Cojedes River System, Venezuela. *Vida Silvestre Neotropical* 11(1-2):2002.
- Seijas, A.E., D.G. Cordero y A. Chang (1990). Cría en cautiverio de caimanes de la costa (*Crocodylus acutus*) con fines de repoblamiento. *Biollania* 7:13-27.
- Seijas, A.E., D.G. Cordero y R. Rivero (1985). *Crocodylus acutus* (American crocodile) aggressive behavior. *Herp. Review*. 16 (1):26-27

- Seijas, A.E., H. Cuevas y N. González (2003). Adaptación al medio natural de babas (*Caiman crocodilus*) criadas en cautiverio. *Interciencia*, 28 (6):340-346.
- Seijas, A.E. y P. Meza (1994). El caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el embalse del río Tucupido, Estado Portuguesa, Venezuela. *Biollania* 6:43-51
- Seijas, A.E. y S. Ramos (1980). Características de la dieta de la baba (*Caiman crocodilus*) durante la estación seca en las sabanas moduladas del estado Apure, Venezuela. *Acta. Biol. Venez.* 10(4):373-389.
- Senter, P. (2008). Homology between and antiquity of stereotyped communicatory behaviors of Crocodylians. *Journal of Herpetology*, 42 (2): 354-360.
- Seymour, R.S., A.F. Bennet, A.F. y D.F. Bradford (1985). Blood gas tension and acid-base regulation in the salt water crocodile, *Crocodylus porosus*, at rest and after exhaustive exercise. *J. exp. Biol.* 118: 143-159.
- Seymour, R. S., G.J.W. Webb, A.F. Bennet, y D. F. Bradford (1987). Effect on Capture on the Physiology of *Crocodylus porosus*: 253-57. En Grahame J. Webb, S. Charlie Manolis and Peter J. Whitehead (eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. 551 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Sigler, L. (2007). Experiencias en el mantenimiento y crianza del cocodrilo del Orinoco *Crocodylus intermedius* en el Dallas World Aquarium, Texas, EE.UU: 51-58. En: Seijas, A.E. (Ed.). *Conservación del Caimán del Orinoco. Memorias del III Taller para la Conservación del Caimán del Orinoco*. San Carlos (Cojedes, Venezuela), 17 al 19 de enero de 2007.
- Sioli, H. (1985). The Amazon and its main affluents: Hydrography morphology of the river courses, and river types: 127-165. En Sioli (ed.) *The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster,
- Smith, E.N. (1979). Behavioral and physiological thermoregulation of Crocodylians. *Amer. Zool.* 19: 239-247
- Smith, E.N. y S.R. Adams (1978). Thermoregulation of small American alligators. *Herpetologica*, 34 (4): 406-408.
- Soares, D. (2002). An ancient sensory organ in crocodylians. *Nature* 417: 241-242.
- Soberón, R., M. A. Tabet y V.B. Alvarez (2002). Nidificación del Cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus* Cuvier) en el Refugio de Fauna "Monte Cabaniguan", Cuba: 135-156. En: Verdade, L.M. & A.. Larriera [Eds.]. *La Conservación y el Manejo de Caimanes y Cocodrilos de America Latina*. Vol.2. CN Editoria. Piracicaba, Sao Paulo, Brasil
- Soberón, R., P. Ross y U. Seal (2000). Cocodrilo cubano (*Crocodylus rhombifer*). Análisis de la viabilidad de la Población y del Hábitat: Libro de Resumen. CBSG, Apple Valley, MN.

- Spotila, J.R. (1974). Behavioral thermoregulation of the American alligator: 322-334. En J.W. Gibbons and R.R. Shariyz (eds.). *Thermal ecology*. US. Atomic Energy Comm. Symposium Series (CONF-730505). National Tech. Information Service: Springfield, Virginia.
- Stafford, P.J., S.T. McMurry, T.R. Rainwater, D.A. Ray, L.I.D. Densmore y B. Barr. (2003). Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) in the Macanal river watershed, Maya mountains, Belize. *Herpetological Bulletin*, n°85: 15-23.
- Stanton, M.A. y J.R. Dixon (1975). Studies on the dry season biology of *Caiman crocodilus* from the Venezuelan Llanos. *Memoria S.C.N. La Salle*, XXXV N° 101: 237-265.
- Stanton, M.A. y J.R. Dixon (1977a). Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus*, in the Venezuelan Llanos. Fish and Wildl. Services. Wildlife research. Report 5. Washington D.C.
- Stanton, M. A. y J.R. Dixon (1977b). The herpetofauna of the central Llanos of Venezuela: noteworthy records, a tentative checklist and ecological notes. *J. Herpetology*, 11:17-24.
- Sugimoto, M., J.L. Díaz e Y. Kurata (1990). Phase of Breeding Behavior of *Crocodyus mindorensis*: 221-233. En *Crocodyles. Proceedings of the 9th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. 380 pp. IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland. Volume 2. ISBN 2-8317-0009-4.
- Taplin, L.E., G.C. Grigg y L.A. Beard (1985). Salt gland function in fresh water crocodiles: evidence for a marine phase in eusuchian evolution?: 403-410. En Gordon Grigg, Richard Shine and Harry Ehmann (eds). *Biology of the Australasian frogs and reptiles*. Royal Society of New South Wales.
- Taplin L.E., G.C. Grigg, L.A. Beard y T. Pulsford (1999a). Osmoregulatory mechanisms of the Australian freshwater crocodile, *Crocodylus johnstoni*, in freshwater and estuarine habitats. *J Comp Physiol B*:169:215-233.
- Taplin L.E., G.C. Grigg, L.A. Beard y T Pulsford (1999b). Osmoregulatory mechanisms in an unusual estuarine population of the Australian freshwater crocodile, *Crocodylus johnstoni*. *J Comp Physiol B*:169:215-233.
- Thorbjarnarson, J.B. (1987). Status, Ecology, and Conservation of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. Informe Preliminar. Fundación para la defensa de la Naturaleza. Caracas. 74 pp.
- Thorbjarnarson, J.B. (1988). The status and ecology of the American crocodile in Haiti. *Bulletin Florida State Museum*, vol, 33(1): 1-86.
- Thorbjarnarson, J.B. (1990). Ecology of the American Crocodile, *Crocodylus acutus*: 228-259. En *Crocodyles. Their Ecology Management and Conservation*. A Special Publication of the Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland. 308 p.
- Thorbjarnarson, J.B. (1991). *Crocodylus acutus* (American crocodile). Social behavior. *Herp. Review* 22(4):130.

- Thorbjarnarson, J.B. (1992). Crocodiles: *An Action Plan for their Conservation*. H. Messel, F.W. King and J.P. Ross (eds.). IUCN, Switzerland. 136pp.
- Thorbjarnarson, J.B. (1993). Fishing behaviour of spectacled caiman in the Venezuelan Llanos. *Copeia*, 1993 (4): 1166-1171.
- Thorbjarnarson, J.B. (1994). Reproductive ecology of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the Venezuelan Llanos. *Copeia*, 1994 (4): 907-919.
- Thorbjarnarson, J.B. (1995). Dry season diel activity patterns of spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the Venezuelan llanos. *Amphibia-Reptilia* 16:415-421.
- Thorbjarnarson, J.B. (1996). Reproductive characteristics of the order Crocodylia. *Herpetologica*, 52(1), 1996: 8-24.
- Thorbjarnarson, J.B. (1997). Are Crocodylian Sex Ratios Female Biased? The data are equivocal. *Copeia*, 1997 (2):451-455.
- Thorbjarnarson, J.B., F. Mazotti, E. Sanderson, F. Buitrago, M. Lazcano, K.Minkowski, M. Muñiz, P. Ponce, L. Sigler, R.Soberon, A.M. Trelancia y A. Velasco (2006). Regional habitat conservation priorities for the American Crocodile. *Biological Conservation*, 128: 25-36.
- Thorbjarnarson J.B. y G. Hernández (1992). Recent investigation on the status and distribution of the Orinoco crocodile, *Crocodylus intermedius*, in Venezuela. *Biological Conservation* 62: 179-188.
- Thorbjarnarson, J.B. y Hernández, G. (1993a). Reproductive Ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. I Nesting Ecology and Egg and Clutch Relationships. *Journal of Herpetology*, 27(4):363-370.
- Thorbjarnarson, J.B. y Hernández, G. (1993b). Reproductive Ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. II Reproductive and Social Behavior. *Journal of Herpetology*, 27(4):371-379.
- Thorbjarnarson J.B. y R. Franz (1987). *Crocodylus intermedius*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*. (406):1-2.
- Tucker, A.D. y C.J. Limpus (1997). Assessment of reproductive status in Australian freshwaters crocodiles (*Crocodylus johnstoni*) by ultrasound imaging. *Copeia*, 1997(4): 851-857.
- Tucker, A.D., C.J. Limpus, H.I. McCallum y K. R. McDonald. (1997a). Movements and home ranges of *Crocodylus johnstoni* in the Lynd River, Queensland. *Wildlife Research*, 1997, 24, 379-396.
- Tucker, A.D., H.I. McCallum y C.J. Limpus (1997b). Habitat use by *Crocodylus johnstoni* in the Lynd River, Queensland. *Journal of Herpetology*, 31(1): 114-121.
- Tucker, A.D., C.J. Limpus, H.J. McCallum, K.R. y McDonald (1996). Ontogenic dietary partitioning by *Crocodylus johnstoni*. *Copeia*, 1996(4):978-988.

- Ulloa, G. y C. Sierra (2006). Experimental pilot project for the conservation of *Crocodylus acutus* by local communities in the mangrove of Cispatá Bay, Córdoba, Colombia, South America: 156-164 En: *Crocodyles. Proceedings of the 18th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*, IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge UK.
- Urdaneta, A. y T. Barros (2006). Evaluación poblacional del caimán de la Costa (*Crocodylus acutus*) en el embalse Pueblo Viejo, Estado Zulia, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol*, 40(2):101-119
- Vaca, D. y G. Andrade (2002). Programa Nacional para la Conservación del Caimán Llanero en Colombia, avances y perspectivas: 16-20. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M. Quero (Eds.) *Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en Colombia y Venezuela*. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8
- Vallejo, A. y Ron, S. (1994). Efecto de factores ambientales en conteos nocturnos de caimanes: Implicaciones en el monitoreo de poblaciones: 73-77. En: *Memorias de las XVII jornadas nacionales de Biología*. Universidad técnica de Ambato. Ecuador.
- Valverde, J.A. (1975). Notas sobre vertebrados. V. El cocodrilo enano *Osteolaemus tetraspis* COPE en Guinea y notas sobre *C. cataphractus* Cuvier. *Bol. Real Soc. Española Hist. Nat.* Vol. Extraordinario del 1^{er} centenario, II: 593-618.
- Varona L.S. (1966). Notas sobre los cocodrilos de Cuba y descripción de una nueva especie del Pleistoceno. *Poeyana*, N° 16: 1- 34.
- Varona L.S. (1986). Algunos datos sobre la etología de *Crocodylus rhombifer* (Reptilia: Crocodylidae). *Poeyana*, N° 313: 1-8.
- Varona, L.S. (1987): The status of *Crocodylus acutus* in Cuba. *Carib. J. Sci.* 23: 68-70.
- Velasco, A. (2008). Beneficios económicos del programa de aprovechamiento de la baba (*Caiman crocodilus*) en Venezuela (1983-2007): 1-22. En J. Castroviejo, J. Ayarzagüena y A. Velasco, Eds. *Contribución al conocimiento de los caimanes del género Caiman de Suramérica*, Publ. Asoc Amigos de Doñana, 18, 294 pp.
- Velasco, A. G. Colomine, R. de Sola y G. Villarroel (2002). Effects of sustained cropping on wild population of *Caiman crocodiles* (Baba) in Venezuela: 64-73. En: *Crocodyles. Proceedings of the 16th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*, IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge UK. ISBN 2-8317-0550-9.
- Velasco A. y J. Ayarzagüena (1995). Situación actual de las poblaciones de baba (*Caiman crocodilus*) sometidas a aprovechamiento comercial en los Llanos venezolanos. *Publ. Asoc. Amigos Doñana* 5, 71pp.

- Velasco, A. y M. Denis (2002). Programa de Conservación del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela: Situación de la cría en cautiverio. :68-77. En: Velasco, A., G. Colomine, G. Villarroel & M.Quero (Eds.) Memorias del taller para la Conservación del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Colombia y Venezuela. 330 pp. ISBN 980-07-8409-8.
- Vergne, A.L. y N. Mathevon (2008). Crocodile egg sounds signal hatching time. *Current Biology* 18(2): 513-514.
- Vila, P. (1969). *Geografía de Venezuela*. Cap 1- "El territorio nacional y su ambiente físico". Ministerio de educación, Caracas, 455 p.
- Vliet, K.A. (1986). Social behaviour of the American alligator: 203-211. En *Crocodyles*, IUCN Publ., new ser., Caracas.
- Vliet, K.A. (1989). Social displays of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Amer. Zool.* 29: 1019-1031.
- Waitkuwait, W.E. (1990). Present knowledge on the West African slender-snouted crocodile, *Crocodylus cataphractus* Cuvier 1824 and the West African dwarf crocodile *Osteolaemus tetrapsis*, Cope 1861: 260-75. En *Crocodyles- Their Ecology Management and Conservation*. A Special Publication of the Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland. ISBN-2-88032-9876. iv + 308 p.
- Webb, G.J.W. (1986). The "Status" of Saltwater Crocodiles in Australia. *Search.* 17 (7-9): 192-196.
- Webb, G.J.W. y A.M.A, Smith (1984). Sex ratio and survivorship in the Australian freshwater crocodile, *Crocodylus johnstoni*. *Symp. Zool. Soc. London*, 52: 319-355.
- Webb, G. J. W., A.M. Beal, S.C. Manolis, y K.E. Dempsey (1987). The Effects of incubation temperature on Sex Determination and Embryonic Development Rate in *Crocodylus johnstoni* and *C. porosus*: 507-31. En Grahame J. Webb, S. Charlie Manolis and Peter J. Whitehead (eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. 551 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Webb, G.J.W. y A. Smith (1987). Life history parameters, population dynamics and the management of crocodylians: 199-210. En Grahame J. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead (eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. 551 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Webb, G. J. W. y C. Gans (1982). Galloping in *Crocodylus johnstoni* -a reflection of terrestrial activity? *Rec. Austral. Mus.* 34: 607-618.
- Webb, G.J.W., G.J. Hollins y S.C. Manolis (1991). Feeding, growth, and food conservation rates of wild juvenile saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Journal of Herpetology*, 25 (4):462-473.

- Webb, G.J., G.S. Sack, R. Buckworth y S.C. Manolis (1983a). An examination of *Crocodylus porosus* nest in freshwater swamps, with an analysis of embryo mortality. *Austr. Wildl. Res.*, 10: 571-605.
- Webb, G. J.W. y H. Messel (1978a). Movement and dispersal patterns of *Crocodylus porosus* in some rivers of Arnhem Land, Northern Australia. *Austr. Wildl. Res.*, 5(2): 263-283.
- Webb, G.J.W. y H. Messel (1978b.) Morphometric analysis of *Crocodylus porosus* from the north Coast of Arnhem Land, Northern Australia. *Aust. J. Zool.* 26: 1-27.
- Webb, G.J.W., H. Messel J. Crawford y M.J. Yerbury (1978). Growth rates of *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylia) from Arnhem Land, Northern Australian. *Aus. Wildl. Res.*, 5: 385-399.
- Webb, G.J.W., H. Messel y W. Magnusson (1977). The nesting of *Crocodylus porosus* in Arnhem Land, Northern Australia. *Copeia*, 1977(2): 238-249.
- Webb, G.J.W., R. Buckworth, G.C. Sack, G. C. y S.C. Manolis (1983b). An interim method for estimating the age of *Crocodylus porosus* embryos. *Aust. Wildl. Res.*, 10:563-570
- Webb, G.J., R. Buckworth y S.C. Manolis (1983c). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay river, N. T. VI. Nesting Biology. *Aust. Wildl. Res.*, 10: 607-637.
- Webb, G.J.W., R. Buckworth y S.C. Manolis. (1983d). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area, N.T. III. Growth, movement and the population age structure. *Aust. Wildl. Res.*, 10: 383-401.
- Webb, G.J. W., S.C. Manolis y R. Buckworth (1982). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay river, 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., S.C. Manolis y R. Buckworth (1983e). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay river area, N. T. II. Dry-season habitat selection an estimate of the total population size. *Aust. Wildl. Res.*, 10: 373-382.
- Whitaker, R. (1987). Management of crocodylians in India: 61-72. En Grahame J. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead (eds). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. 551 pp. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- Whitaker, R. y Z. Whitaker (1984). Reproductive biology of the mugger (*Crocodylus palustris*). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 81: 297-316.
- Whitaker, R. y Z. Whitaker (1990). Ecology of the Mugger Crocodile. pp. 276-96. En *Crocodyles Their Ecology Management and Conservation*. A Special Publication of the Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland. ISBN-2-88032-9876. iv + 308 p.
- Woodward, A.R y W.R. Marion (1978). An evaluation of factors affecting night-light counts of alligators. *Proc. Ann. Conf. S.E. Assoc Fish & Wildlife Agencies*, 32: 291-302.

- Woodward, A. R., J.H. Whie y S.B Linda (1995). Maximum size of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Herpetology*, 29(4):507-513.
- Wright, J.C., G.C. Grigg, y C.E. Franklin (1992). Redistribution of air within the lungs may potentiate "fright" bradycardia in submerged crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 102(1):33-36.
- Zilber, A., Yom-Tov, Y. y D.N. Popper (1991). The effect of high temperature and extended day length on growth of captive Nile crocodiles, *Crocodylus niloticus*, During the cold season in Kenya. *Amphibia-Reptilia* 16 (3):346-349.
- Zug, G.R. (1974). Crocodilian galloping: An unique gait for reptiles. *Copeia*, 1974 (2). Pp 550-552

14. ANEXO

Modelo de entrevista realizada

Fecha: Localidad de Trabajo:

1.- DATOS SOCIOECONÓMICOS

Edad: Profesión: ¿Trabaja de forma continua? Sí _ No _

Nivel Educativo:

Básica Incompleta _ Básica completa _ Bachillerato incompleto _ Bachiller _ Universitario

–

Años de residencia en la zona:

Alimentación más frecuente (Dieta):

Nº Hijos:

Ingreso Mensual:

Como obtiene el agua potable: Cañerías _ Pozo _ Río _ Otro _ ¿Cuál? :

Dispone de energía eléctrica:

Tipo de Vivienda:

INAVI*_ Bloque y techos de Zinc_(Elaboración propia) Bahareque y techos de palma_
Rancho_

Si no es pescador, ¿tiene algún tipo contacto con los ríos y caños de la región? No _ Sí _
¿Cuál?

Llanero**_Recreacional_Lavar ropa_Recoger agua_(para uso distinto a consumo)
Otro_¿Cuál?

¿Posee armas de fuego? No _ Sí _ ¿Cuál? Escopeta _ Rifle _ Revolver/pistola _ Otro:

2.- CONOCIMIENTO DE CROCODÍLIDOS

¿Conoce el caimán del Orinoco***? Sí _ No _

¿Ha visto alguna vez alguno? No _ Sí _ ¿Dónde?

¿Cuándo?

¿Tamaño?

¿Sabe distinguirlo de la baba? No _ Sí _ ¿Cómo?

¿Distingue entre macho y hembra de caimán? No _ Sí _ ¿Cómo?

¿Sabe de qué se alimenta el caimán adulto? No _ Sí _ ¿De qué?:

¿Sabe cuánto puede medir un caimán adulto? No _ Sí _ ¿Cuánto?

¿Ha visto nidos de caimán? No _ Sí _ ¿Cuándo?

¿Dónde? ¿Cómo son?

¿Ha visto crías de caimán? No _ Sí _ ¿Cuándo?

¿Dónde?

¿Tamaño?

3.- INCIDENCIA CULTURAL.

¿Le da algún uso al caimán? No _ Sí _ ¿Cuál? Piel _ Colmillos _ Manteca _ Huevos _ Carne _ Crías _ estos últimos para consumo propio (alimentación o mascotas) _ o para la venta _

¿Y a la baba? No _ Sí _ ¿Cuál? Piel _ Colmillos _ Manteca _ Huevos _ Carne _ Crías _ estos últimos para consumo propio (alimentación o mascotas) _ o para la venta _

¿Ha sufrido o conoce algún caso de ataque de caimanes a personas animales o bienes? No _ Sí _ ¿Cómo fue?

¿Sabe como evitar esos ataques? No _ Sí _ ¿Cómo?

¿Sabe como actuar en caso de enfrentamiento? No _ Sí _ ¿Cómo?

¿Sabe cuando son más peligrosos los caimanes? No _ Sí _ ¿Cuándo?

4.- POSTURA ANTE LA CRÍA EN CAUTIVIDAD Y SUELTA

¿Sabe de algún sitio donde se críen caimanes? No _ Sí _ ¿Dónde?

¿Sabe de algún sitio donde se liberen caimanes? No _ Sí _ ¿Dónde?

¿Qué opinión tiene sobre la liberación de caimanes?

A favor _ ¿Por qué? Conservación _ Turismo _ Posible fuente de trabajo _ (aprovechamiento)
_ Otros:

En contra _ ¿Por qué? Miedo ataque _ Competencia pesca _ Otro:

¿Sabe que es posible obtener ingresos mostrando caimanes a turistas nacionales y extranjeros? No _ Sí _

¿Qué le parecería que vinieran turistas a su población a ver caimanes?

Mal _ ¿Por qué?

Bien _ ¿Por qué?

¿Sabe si en el pasado hubo negocio con los caimanes? No _ Sí _ ¿Cuál fue?

¿Qué le parecería explotar comercialmente el caimán?

Mal _ ¿Por qué?

Bien _ ¿Por qué?

¿Cree que la presencia de caimanes en los caños y ríos de los hatos podría impedir o disminuir la entrada de carañeros****? Sí _ No _

¿Sabe de algún caso en que se hayan matado o molestado caimanes? No _ Sí _ ¿Por qué?

Si es usted dueño de una finca/hato. ¿Liberaría caimanes en sus tierras? No _ Sí _ ¿Por qué?

* Viviendas INAVI: Construidas por el gobierno y entregadas a la población, que deben pagarlas en plazos, aunque generalmente nunca se terminan de pagar y siguen viviendo allí.

** Referido a las personas que trabajan el ganado a caballo

*** En Venezuela al Cocodrilo del Orinoco se le conoce con el nombre común de caimán.

**** Ladrones de ganado.

15. GLOSARIO DE NOMBRES VERNÁCULOS Y OTROS

Aboyar. Flotar en el agua.

Arrau. Tortuga de agua dulce más grande de Suramérica (*Podocnemis expansa*)

Baba/o. Nombre común de *Caiman crocodilus*.

Bagre. Incluye varias especies de peces de la familia Pimelodidae.

Baquiano. Práctico en los caminos, trochas y atajos.

Bancos. Zonas más elevadas de la sabana, se presentan asociadas a cuerpos de agua y no llegan a anegarse durante la estación de lluvias.

Bajío. Área de la sabana de altitud intermedia a la de *bancos* y *esteros*. Se inunda en la estación de lluvias y se vacía durante la estación seca.

Bongo. Embarcación grande, pudiendo alcanzar los 20 m, de fondo plano que se utiliza para el transporte fluvial.

Bora. Nombre común de varias especies de plantas acuáticas del género *Eichhornia*. La acumulación de ejemplares forman los denominados *borales*.

Brisa de verano. Viento que sopla desde el NE-E durante la estación seca, también conocido como *Barinés*.

Bruscal. Comunidad vegetal de nitrófilas característica de *bancos* frecuentados por el ganado, ha sido descrita como *Sido (glomeratae)- Cassietum torae*.

Cajón. Franja de terreno ubicada entre dos ríos principales.

Caño. Curso de agua característico de las grandes llanuras cuyo caudal estacional canaliza las aguas de desborde de ríos, lagunas u otros caños.

Cañito. *Caño* de poca entidad, sin bosque de galería que lo flanquee.

Charco. Secciones de ríos, *caños* o *cañitos* donde el cauce se alcanza mayor profundidad. Generalmente se localizan en las curvas pronunciadas del cauce.

Chiricoca. Nombre común de *Aramides cajanea*.

- Chorro. Sector de la sabana por donde el agua circula en forma abundante e impetuosa. Se forman cuando los *terraplenes* se rompen por la presión del agua o porque son desbordados. Durante la estación de lluvias y en la *compuertas* también se producen *chorros*.
- Caimán. Nombre común de *Crocodylus intermedius*.
- Caimanero. Dícese de la persona que cazaba caimanes durante la explotación comercial de *Crocodylus intermedius*. En la actualidad también se utiliza para referirse a las personas que estudian a esta especie.
- Caribe. Pirañas de los géneros *Pygocentrus*, *Serrasalmus* y *Prystobrycon*.
- Caricare. Falcónido oportunista (*Caracara plancus*).
- Carrao. Ave acuática (*Aramus guarauna*) que se alimenta casi exclusivamente de *guaruras*.
- Chigiüire. Roedor más grande del mundo (*Hidrochoerus hydrochaeris*).
- Chinchorro. Red de pesca de arrastre, puede utilizarse desde tierra o desde una embarcación. Hamaca ligera, tejida de cordeles o fibra.
- Chiriguare. Falcónido oportunista (*Milvago chimachima*).
- Compuerta. Construidas sobre las *tapas*, su función es regular el flujo de agua de los *caños* o *cañitos* sobre los que se ubican.
- Culebra de agua. Anaconda (*Eunectes murinus*).
- Curiara. Embarcación de madera de 3-4 de longitud.
- Danta. Tapir (*Tapirus terrestris*).
- Espinito. Leñosa de escaso porte (*Chomelia venezuelensis*).
- Fisga o fija caimanera. Arpón que se utilizaba para capturar cocodrilos.
- Fundación. Puesto ganadero dentro de un *hato*. Consta de una vivienda y *potreros* para el ganado.
- Gabán huesito. Cicónido que forma colonias reproductivas (*Mycteria americana*).
- Gabán peonío. Cigüeña americana (*Euxenura maguari*).
- Garcero. Colonia reproductiva de garzas (*Casmerodius albus* y *Ardea cocoi*), Cicónidos (*Ciconia maguari*) y cormoranes o cotúas (*Phalacrocorax olivaceus* y *Anhinga anhinga*) que se forman sobre la vegetación arbórea de determinados cuerpos de agua.
- Garza paleta. Ave acuática (*Ajaia ajaja*).
- Gavilán caracolero. Ave de presa (*Rostrhamus sociabilis*).
- Guarura. Caracol del género *Pomacea*, abundante en los cuerpos de agua de la EBF.
- Guácimo. Leñosa de escaso porte (*Guazuma ulmifolia*).

- Estero. Zona más baja de la sabana, mantiene agua durante gran parte de la estación seca.
- Fundo. Finca ganadera de superficie comprendida entre 3.500 y 12.500 ha.
- Hato: Finca ganadera de extensión superior a las 12.500 ha.
- Invierno. Estación de lluvias comprendida entre los meses de mayo a octubre. No se corresponde con la estación astronómica de invierno del hemisferio norte.
- Laurel de agua. Árbol típico (*Nectandra pichurini*) del bosque de galería.
- Mangle llanero. Arbusto ribereño (*Coccoloba obtusifolia*).
- Manirito. Árbol de poco porte (*Annona jahnii*).
- Mata. Parche de vegetación leñosa, excluyendo las formados por palmeras que se denominan *palmar*.
- Matapalo. Árboles del género *Ficus* que se desarrollan sobre otros árboles a los que terminan secando.
- Mato de agua o pollero. Saurio de hasta 1 m de longitud (*Tupinambis nigropunctatus*).
- Maute. Cría de la vaca, de hasta 2 años de edad.
- Mecate. Cuerda hecha de fibra vegetal, sintética o crin de caballo.
- Oso palmero. Oso hormiguero gigante (*Myrmecophaga tridactyla*).
- Oso melero. Oso hormiguero arborícola (*Tamandua tetradactyla*)
- Pata e' vaco. Árbol de escaso porte (*Bauhinia benthamiana*) cuyas hojas se asemejan a la pezuña de una vaca.
- Pajonal. Comunidad vegetal de gramíneas característica de los límites del *banco* que ha sido descrita como *Cassio-Elionuretum tripsacoidis*.
- Parar. Estar o poner de pie.
- Perro de agua. Nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*)
- Potrero. Sitio destinado a la cría y pasto de ganado caballar.
- Pozo. Ver *Charco*.
- Rancho/Ranchería. Modestas construcciones que levantan con palos los pescadores cuando tienen que pernoctar a la intemperie.
- Solapa. Cueva.
- Tanquilla. Piscina que se utiliza en los centros de cría en cautividad para que los cocodrilos dispongan de un ambiente acuático en sus encierros.
- Tapa. Dique de tierra levantado sobre el cauce de *caños* y *cañitos* que impide el discurrir de sus aguas.
- Temblador. Anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*)

Terecay. Nombre común del galápago *Podocnemis unifilis*.

Terraplén. Macizo de tierra que se levanta por encima del nivel de la sabana para alterar detener o desviar el flujo de agua y servir de camino. Su altura varía entre 1 y 4 m aproximadamente.

Tigre. Jaguar (*Panthera onca*).

Tonina. Delfín de agua dulce (*Inia geoffrensis*).

Topial. Superficie característica del *bajío*, de relieve irregular debido a la masiva presencia de pequeños montículos que son fruto del pisoteo del ganado y la acción de lombrices y termitas.

Verano. Estación de sequía, comprendida entre diciembre y mayo

Viborera. Comunidad vegetal de gramíneas característica de los límites del *banco* que ha sido descrita como *Panico-Imperatum contracti*.

Zamuro. Buitre del Nuevo Mundo, género *Cathartes*.

