



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACIÓN ONTOGÉNICA DE LA DIETA DE *Caiman
crocodilus chiapasius* (CROCODYLIA: ALLIGATORIDAE) EN EL
ESTERO HUEYATE, LA ENCRUCIJADA CHIAPAS, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

GERARDO JESÚS SORIA ORTIZ



DIRECTOR DE TESIS:

DR. PIERRE ALEXANDRE RÉMY ROBERT
HENRI CHARRUAU

2016

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos de Jurado

1. Datos del alumno

Soria
Ortiz
Gerardo Jesús
63661508
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de ciencias
308207109

2. Datos del tutor

Dr
Pierre Alexandre Rémy Robert Henri
Charruau

3. Datos del sinodal 1

Dr
Gustavo
Casas
Andreu

4. Datos del sinodal 2

Dr
Reynoso
Rosales
Victor Hugo

5. Datos del sinodal 3

Dr
Villegas
Castillo
Alejandro

6. Datos del sinodal 4

M en C
Cruz
Silva
José Alberto

7. Datos del trabajo escrito

Variación ontogénica de la dieta de *Caiman crocodilus chiapasius* (Crocodylia: Alligatoridae) en el estero Hueyate, La Encrucijada Chiapas, México
68 pág.
2016

ÍNDICE

1. AGRADECIMIENTOS.....	1
2. RESUMEN.....	3
3. INTRODUCCIÓN.....	5
4. OBJETIVO GENERAL.....	9
4.1 Objetivos particulares.....	9
5. JUSTIFICACIÓN.....	10
6. HIPÓTESIS.....	11
7. ANTECEDENTES.....	12
8. MATERIAL Y MÉTODO.....	16
8.1 Especie de estudio.....	16
8.2 Área de estudio.....	19
8.3 Trabajo de campo.....	21
8.4 Trabajo de laboratorio.....	25
8.5 Análisis estadístico.....	25
9. RESULTADOS.....	29
10. DISCUSIÓN.....	38
10.1 Análisis de dieta.....	39
10.2 Amplitud de nicho alimentario (H´).....	46
10.3 Solapamiento de la dieta.....	47
10.4 Tendencias ontogénicas.....	49
10.6 Otros contenidos estomacales.....	51
11. CONCLUSIÓN.....	55
12. BIBLIOGRAFÍA.....	57

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Pierre Charruau, por apoyar y mostrar interés por el proyecto académicamente. También por ayudarme a buscar fuentes de ingreso para realizar el proyecto exitosamente. Por las revisiones constantes y orientación en la realización del trabajo, por darse el tiempo de tomarme como su alumno, ser mi tutor de tesis y parte fundamental en la realización de este trabajo. Gracias.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por sus sabios consejos que me permitieron entender cómo se hace la ciencia. Agradezco además el apoyo en el proceso de la realización de la tesis, fungir como sinodal y sus comentarios en el escrito, sobre todo en la molesta etapa final, cuando uno cree que todo está listo. Por el préstamo de material de campo y de las instalaciones del la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM para realizar el trabajo de laboratorio. Por facilitarme los permisos especiales de colecta.

Al Dr. Gustavo Casas Andreu, al Dr. Alejandro Villegas Castillo y al M. en C. José Alberto Cruz Silva por fungir como sinodales en este trabajo y por sus revisiones.

Al M. en C. Marco López Luna y José G. Reyes Trinidad del cocodrilario de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco por el préstamo de las instalaciones para la enseñanza y práctica de la captura y manejo de cocodrilos. Además por la enseñanza del proceso de lavado de estómago en cocodrilos.

A Mónica Salmerón del Herpetario de la Facultad de Ciencias, UNAM, que me permitió realizar prácticas de lavado de estómago de los cocodrilos, vitales para tener éxito en el campo.

Al "tío Abel" por la su ayuda en los recorridos y capturas de los caimanes por el estero Hueyate.

A Didier Labarre y Fernando Soria por su ayuda indispensable en mi trabajo de campo en el estero Hueyate. Sin su ayuda no hubiera sido posible la realización de este trabajo.

A la M. en C. Alicia Rojas por su ayuda en la identificación de insectos acuáticos y crustáceos del contenido estomacal los caimanes, y por su sincera amistad.

A la Biól. Elizabeth Mejorada Gómez, experta en coleópteros acuáticos, por su ayuda en la identificación y confirmación de restos de coleópteros encontradas en contenido estomacal de los caimanes.

Al Dr. Leonardo Osvaldo Alvarado Cárdenas por la identificación de las semillas encontradas en el contenido estomacal de los caimanes.

Al mejor taller de la Facultad de Ciencias: Ecología y Evolución de Anfibios y Reptiles generación integrada por Paulina Fernández, Dulce Moro, Corina Rodríguez, Isela Quintero, Hugo Salinas, Misael Garrido, quienes en todo momento mostraron su apoyo en cualquier situación... ¡son los mejores!

Al M. en C. Alberto Cruz Silva y a la Biól. Adriana González Hernández, por sus enseñanzas y ayuda en revisiones y orientación en la realización de esta tesis.

A mis padres, Gil Soria Benítez y Ma. del Pilar Ortiz Camacho y hermanos, Gil Eduardo Soria Ortiz y Fernando Soria Ortiz, por su apoyo incondicional en toda mi vida; siempre me apoyaron y alentaron en mis estudios. Gracias por todo.

Este proyecto fue financiado por el Programa de Apoyo de Investigación para Estudiantes del *Crocodile Specialist Group* (CSG), a Gerardo Jesús Soria Ortiz.

Los ejemplares y muestras fueron capturados con el permiso especial de colecta SGPA/DGV/S/01558/15, otorgado por el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales.

RESUMEN

El estudio de la dieta es fundamental para comprender la ecología de cualquier organismo. Puede afectar directamente el comportamiento, el desarrollo y la reproducción. En México, no existen estudios sobre la dieta del caimán de anteojos, *Caiman crocodilus chiapasius*. Este trabajo pretendió estudiar la variación de la dieta del caimán en función de su estadio ontogénico en el estero Hueyate, Reserva de la Biósfera La Encrucijada, Chiapas.

Del 8 al 28 de marzo de 2015 se capturaron 50 caimanes en la isla La Concepción, en la Reserva de la Biósfera La Encrucijada, Chiapas. Se tomaron datos de vegetación en cada sitio de captura. Se determinó el sexo, datos merísticos como la longitud hocico-cloaca y se realizó un lavado de estómago para recuperar su contenido. Los restos obtenidos se clasificaron en cinco categorías: insectos, crustáceos, arácnidos, peces y aves, y se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible. Restos no considerados como alimento se clasificaron como gastrolitos, semillas, vegetación, algas, parásitos o basura. Se calculó el porcentaje de ocurrencia de cada presa por categoría de tamaño y el índice de diversidad de Shannon-Wiener para saber la amplitud de nicho alimenticio. Además, se utilizó la prueba de Friedman para saber si hay diferencia en la abundancia de la alimentación entre las clases de tamaño. Se analizaron tendencias ontogénicas estimando el solapamiento del nicho alimenticio entre clases de tamaño y se realizó el análisis de Cochran para saber si hay diferencia en la composición de la dieta. Por último, se buscaron relaciones entre las clases de tamaño y el porcentaje de ocurrencia de cada tipo de presa.

De los 50 individuos capturados (16 neonatos, 30 juveniles, tres subadultos y un adulto; 17 hembras y 33 machos), sólo 44 presentaron contenido estomacal (16 neonatos, 25 juveniles y tres subadultos). Se encontró que los neonatos se alimentaron principalmente de insectos y de arácnidos, en especial de coleópteros y hemípteros acuáticos, y consumieron peces y

crustáceos en menor cantidad. Los juveniles se alimentaron principalmente de crustáceos e insectos, el consumo de arácnidos disminuye a comparación de los neonatos, y el de peces sigue siendo bajo. Los subadultos se alimentan principalmente de crustáceos y peces, y en menor cantidad, de insectos y aves.

La proporción de insectos y arácnidos disminuye al aumentar al talla de los caimanes, y de manera inversa, la proporción de peces y de crustáceos aumenta al aumentar la talla de los caimanes. Encontramos que no hay diferencia significativa en la amplitud de nicho entre los neonatos y subadultos (45 g.l., $t = -0.9000$, $p = 0.7572$), entre neonatos y juveniles (44 g.l., $t = 0.2138$, $p = 0.3757$) y entre juveniles y subadultos (185 g.l., $t = -0.5006$, $p = 0.4292$). El solapamiento de dieta es mayor en las clases de tamaño adyacentes (neonatos y juveniles: 79.99 %, juveniles y subadultos: 81.68 %), y menor en las clases de tamaño más distantes (subadultos y neonatos: 75.68 %). La prueba de Cochran indicó que la composición de la dieta es la misma ($Q = 2.0$, 2 g.l., $p = 0.3678$) en las tres categorías de tamaño. La prueba de Friedman indicó que la abundancia de la dieta entre las tres clases de tamaño no es significativamente diferente ($X^2 = 1.9756$, 2 g. l., $p = 0.3759$), pero las relaciones entre tamaño y porcentaje de ocurrencia indican que la ingesta de insectos y arácnidos disminuye conforme aumenta la talla del caimán, mientras que la ingesta de peces y crustáceos es mayor conforme aumenta la talla del caimán.

INTRODUCCIÓN

Un concepto fundamental en la comprensión de la ecología de un animal es el de sus hábitos alimentarios (Wallace y Leslie, 2008). El conocimiento de la alimentación permite adentrarse en las cadenas tróficas y en el impacto de cada organismo o población en el ambiente (Casas y Barrios, 2003). En los cocodrilos, la alimentación afecta la condición corporal, el crecimiento, comportamiento y la reproducción (Platt *et al.*, 2013).

Según la teoría de forrajeo óptimo, un animal debe minimizar el tiempo de forrajeo y maximizar las calorías consumidas. Así, los depredadores deben discriminar entre dos o más tipos de presa para maximizar la energía neta adquirida (Nitecki y Kitchell, 1986). La elección de la presa adecuada, debe estar sesgada a la abundancia absoluta de ciertos tipos de alimentos de alto valor (Pyke, 1984); es decir, el depredador se alimentará solamente de las presas con un valor energético alto, sin importar la abundancia de otras presas. La elección de una presa también es determinada por el tiempo de búsqueda, requerimientos nutricionales, la tasa de encuentro con las presas, entre otros factores (Pyke, 1984).

El análisis de la dieta es fundamental para conocer más acerca del nicho ecológico que ocupa una especie (Krebs, 1989). Esto implica la diversidad de los recursos que puede utilizar un organismo; en este caso el recurso alimentario, que se puede definir como una entidad taxonómica de alimento que puede ser usado como recurso por otra especie (Krebs, 1989). Entonces, la amplitud de nicho alimentario se define como el grado de diversidad que una especie puede emplear en su dieta (Krebs, 1989). Una especie con amplitud de nicho alimentario pequeño tiende a consumir pocos recursos alimentarios, o dicho de otra forma, consume un menor número de taxones, siendo más especializado en su dieta. De manera contraria, un animal con amplio nicho alimentario consume varios tipos de alimento (Krebs, 1989; Platt *et al.*, 2006, 2013).

La elección de una presa depende de varios factores. El uso de recursos alimenticios por diferentes especies varía considerablemente en función del hábitat, temporada del año, disponibilidad de las presas, competencia inter e intra-específica, edad y talla de los individuos (Magnusson *et al.*, 1987; Gutiérrez, 1998; Casas y Barrios, 2003).

En algunos casos, la elección de una presa está determinada por la evaluación de la misma en base a la experiencia individual del depredador, en otros casos la elección de la presa puede ser al azar sin importar la evaluación de las presas (Nitecki y Kitchell, 1986). Sin embargo, cualquier amenaza a los recursos alimentarios disponibles en el medio pone en peligro a las especies que son depredadores estereotipados (organismos que explotan el mismo rango de recursos alimentarios), por lo que la adopción de un repertorio más elástico de presas puede favorecer la supervivencia de los individuos de una especie (Gutiérrez, 1998).

En general, a los crocodilianos se les considera como depredadores indiscriminados que incluyen cualquier tipo de proteína animal en su dieta. Se alimentan de cualquier animal que son capaces de consumir, desde insectos, moluscos, crustáceos, peces, aves, murciélagos, hasta los grandes ungulados y otros reptiles, incluso otros cocodrilos (Álvarez del Toro, 1974; Platt, 2013). Algunos crocodilianos, como el gavial (*Gavialis gangeticus*) o el cocodrilo de agua dulce de Australia (*Crocodylus johnsoni*) tienen especializaciones morfológicas para la captura de presas acuáticas (Thorbjarnarson, 1990; Marioni *et al.*, 2008). Un estudio en la conducta de la alimentación de *Caiman crocodilus* en Costa Rica indicó técnicas únicas de caza, y que la cantidad de presas atrapadas varía de acuerdo la época del año, el sexo y tamaño de los individuos (Allsteadt y Vaughan, 1994). Aunque los crocodilianos son fundamentalmente carnívoros, se ha reportado consumo accidental de frutos (Brito *et al.*, 2002; Platt *et al.*, 2013), e incluso canibalismo (Antelo *et al.*, 2008; Delany *et al.*, 2011;

Saalfeld *et al.*, 2011), siendo este último mayor en las tallas más pequeñas, ya sean neonatos o juveniles, pero sin reportes en tallas adultas.

La capacidad de los individuos de mayor tamaño para capturar presas más grandes afecta directamente su dieta (Webb *et al.*, 1991), ya que puede ampliar la variedad y tamaño de presas. Se ha encontrado que los depredadores son generalmente tamaño-selectivos y eligen un tamaño de presa correspondiente al tamaño del depredador, ignorando presas muy pequeñas o muy grandes (Abrams, 2000). La variación en la dieta, ya sea el tipo de presa o tamaño de la misma, tiene una relación directa con la ontogenia de un organismo, como lo reportan Magnusson *et al.* (1987) con *Caiman crocodilus*, *Melanosuchus niger* y *Paleosuchus palpebrosus* en Brasil, Tucker *et al.* (1996) con *Crocodylus johnstoni* en Australia, Silvera y Magnusson (1999) con *Caiman crocodilus* y *Melanosuchus niger* en Brasil, Scharf y Schlight (2000) con *Sciaenops ocellatus* en Texas, Rychlika y Jancewicz (2002) con diferentes musarañas en Polonia, Jackson *et al.* (2004) con *Pomatoschistus microps* en Reino Unido, Whitfield y Donnelly (2006) con varias especies de ranas y lagartijas, Platt *et al.* (2006, 2013) con *Crocodylus moreletii* y *Crocodylus acutus* en Belice, Wallace y Leslie (2008) con *Crocodylus niloticus* en Botswana, Villegas y Schmitter-Soto (2008) con *Crocodylus acutus* en México, Borteiro *et al.* (2009) con *Caiman latirostris* en Uruguay, Cardoza *et al.* (2011) con *Ictalurus punctatus* en México y Saalfeld *et al.* (2011) con *Alligator mississippiensis* en Texas. Los cambios en la elección de una presa ocurren como respuesta a los requerimientos energéticos y nutricionales específicos a la etapa de crecimiento en la que se encuentre (Cardoza *et al.*, 2011). El incremento en la talla de los organismos permite la depredación más exitosa de presas de mayor tamaño (Nitecki y Kitchell, 1986).

Los cambios en la dieta por etapas de desarrollo, la variación de la dieta por temporadas anuales, el análisis de la dieta en diferentes regiones geográficas y conductas de cacería están bien documentados para muchas especies de cocodrilos (Gorzula, 1978; Schaller y Crawshaw, 1982; Magnusson *et al.*, 1987; Webb *et al.*, 1991; Thorbjarnarson, 1993; Tucker *et al.*, 1996; Silvera y Magnusson, 1999; Bondavalli y Ulanowicz, 1999; Casas-Andreu y Barrios-Quiroz, 2003; Platt *et al.*, 2006, 2013; Borteiro *et al.*, 2009; Wallace y Leslie, 2008; Marioni *et al.*, 2008; Villegas y Schmitter-Soto, 2008; Cupul-Magaña *et al.*, 2008; Saalfeld *et al.*, 2011; Gabrey, 2011; Laverty y Dobson, 2013). En estos trabajos se reporta que hay una mayor tasa de crecimiento en la época de lluvias y menor en secas, y que el tipo de presas consumidas es diferente dependiendo de la época del año y el tipo de cuerpo de agua. También reportan métodos de cacería usando su cola y su cuerpo para acorralar a los peces. En cuanto a la variación de la dieta, reportan una disminución en el consumo de invertebrados al aumentar la talla de los ejemplares, y al mismo tiempo aumenta el tamaño de las presas al aumentar el tamaño de los crocodilianos.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la composición y variación de la dieta del caimán de anteojos (*Caiman crocodilus chiapasius*) en su desarrollo ontogénico en el estero Hueyate, en la Reserva de la Biósfera La Encrucijada, Chiapas.

Objetivos particulares

1. Caracterizar y analizar el tipo de presa presentes en los contenidos estomacales por clases de tamaño de *C. c. chiapasius*
2. Determinar la amplitud de nicho alimentario que presenta cada categoría de tamaño de *C. c. chiapasius*.
3. Cuantificar el solapamiento del nicho alimentario entre las clases de tamaño de *C. c. chiapasius*.
4. Determinar las tendencias alimentarias en el desarrollo de *C. c. chiapasius*.

JUSTIFICACIÓN

En México, existe solamente un representante de la familia Alligatoridae, el caimán de anteojos (*Caiman crocodilus chiapasius*). Éste se encuentra protegido por la NOM-059-SEMARNAT 2010 bajo la categoría de "sujeto a protección especial" (Pr) (Diario Oficial de la Federación, 2010) ya que es de gran importancia económica, ecológica y biológica. Los estudios sobre la alimentación de los crocodilianos realizados en México se han enfocado sólo en cocodrilos (*i.e.*, *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*), permitiendo conocer más de su biología y con esto planificar de una manera adecuada su conservación. Actualmente no hay ningún estudio acerca de la dieta de *Caiman crocodilus chiapasius* en México. La dieta es importante para entender de mejor manera el papel ecológico de la especie, ya que el caimán es un depredador secundario, y puede influir directamente en la regulación de poblaciones locales de otras especies. El conocimiento de la dieta del caimán es importante para saber el estado de salud en la que se encuentra la especie. Desde una perspectiva poblacional, la competencia intra-específica depende del espacio, la oportunidad de reproducirse y la territorialidad, pero vinculado de una manera muy importante con la disponibilidad de alimento, e influye en los parámetros que determinan la estructura poblacional (natalidad, mortalidad, crecimiento). Este estudio aportará información que ayudará a tomar mejores decisiones por parte de las autoridades gubernamentales para la conservación de esta especie.

HIPÓTESIS

- Hipótesis 1: La amplitud de nicho alimentario varía de acuerdo a la etapa del desarrollo del caimán.

Predicción uno. La clase de tamaño neonato de *C. c. chiapasius* tendrá una amplitud de nicho alimentario bajo.

Predicción dos. Las clases de tamaño juveniles y subadultas de *C. c. chiapasius* presentarán una amplitud de nicho mayor.

- Hipótesis 2: Hay variación en la dieta de *C. c. chiapasius* a lo largo del desarrollo.

Predicción uno. Los caimanes más grandes tendrán una dita diferente a la de los caimanes más pequeños.

- Hipótesis 3: El solapamiento de dieta cambiará entre las clases de tamaño de *C. c. chiapasius*.

Predicción uno. Las clases de tamaño adyacentes tendrán mayor porcentaje de solapamiento que las clases de tamaño distantes.

ANTECEDENTES

Son muy pocos los trabajos que se han realizado para describir la biología del caimán de anteojos en Chiapas (*C. c. chiapasius*). García y López-Luna (2010) mencionan en una revisión literaria que las especies de crocodylianos más estudiadas en México son *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* con 249 trabajos de 282 recopilados (88.2 %), mientras que para el *Caiman crocodilus chiapasius* solamente se han registrado nueve trabajos (3.1 %).

El primer estudio para conocer la biología del *C. c. chiapasius* fue realizado por Álvarez del Toro (1974) describiendo aspectos morfológicos, distribución, alimentación, hábitat, reproducción y conducta, entre otros. Sin embargo, estos aportes bibliográficos los realizó a partir de observaciones de campo y no fueron de carácter científico.

Flores (2005) caracterizó una población de *C. c. chiapasius* en El Castaño, Reserva de la Biósfera La Encrucijada, Chiapas. Determinó densidades poblacionales de 111.7 caimanes/km en primavera y de 16.5 caimanes/km en verano del 2002.

La Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2010) realizó un monitoreo poblacional de *Crocodylus acutus* y de *Caiman crocodilus fuscus* en Reserva de la Biósfera La Encrucijada. Se registraron 609 individuos, de los cuales 64 eran caimanes, y un índice de abundancia máximo de 2.14 individuos/km.

Flores (2010) estudió la estructura poblacional de *C. c. chiapasius* y los factores ambientales que podrían determinar esa estructura en dos sitios de muestreo. Se contabilizaron 499 caimanes para un sitio y 130 para el otro, e indicó que utilizan los pantanos para el cuidado, construcción, incubación y protección de nidos. Flores (2010) mencionó que la temperatura ambiental, la temperatura del agua, el pH, la profundidad de los cuerpos de agua y, en menor medida, la salinidad, son factores que pueden influir directamente en la estructura poblacional de los caimanes. La vegetación asociada a los cuerpos de agua donde habitan los

caimanes presenta cambios en las diferentes épocas del año y está relacionada con la estructura poblacional, y a su vez sirven como refugio para los caimanes y otros animales que en época de secas representan una posible presa para el caimán (Flores, 2010).

Romero (2011) describió la estructura poblacional y distribución de *Caiman crocodilus chiapasius* en la Reserva de la Biósfera La Encrucijada. Tuvo un total de 277 avistamientos, con un estimado poblacional de 72 caimanes y una densidad de 1.92 individuos/km, encontrando más machos que hembras (2.4♂:1♀). Reportó también que entre más altas eran las cantidades de salinidad menos caimanes se avistaban, indicando que los caimanes buscan cuerpos de agua con influencia directa de agua dulce. Los caimanes frecuentan más el mangle rojo (*Rhizophora mangle*) y la vegetación flotante.

Fernández (2011) realizó un estudio sobre las fluctuaciones y tamaño de población en *Caiman crocodilus chiapasius* en Pijijiapan, Reserva de la Biósfera La Encrucijada. Encontró 54 caimanes con una mayor abundancia de machos (70.0 %), obteniendo un total de 29 individuos/km, población dominada por ejemplares adultos. Por último, mencionó que la salinidad es un factor que afecta la abundancia de los caimanes (Fernández, 2011).

Escobedo-Galván *et al.* (2011), utilizando ADN mitocondrial, confirmó que *Caiman crocodilus chiapasius* es una subespecie de *Caiman crocodilus* y clarificó la distribución de la misma. Escobedo-Galván *et al.* (2015) limitaron la distribución de *C. c. chiapasius* en México a toda la costa de Chiapas.

No hay investigaciones acerca de la interacción depredador-presa del caimán en México desde las notas escritas por Álvarez del Toro (1974). Sin embargo, se han realizado estudios de dieta de *Caiman crocodilus* en otros países. Seijas y Ramos (1980) describieron la dieta del *Caiman crocodilus* en Venezuela. Gorzula (1978) realizó un estudio de la ecología de *C. crocodilus* en Venezuela incluyendo información de su dieta. Magnusson *et al.* (1987)

compararon la dieta de *C. crocodilus* con dos especies más de cocodrilos en Brasil. Silveria y Magnusson (1999) realizaron un estudio en el Amazonas en Brasil con *C. crocodilus* y *Melanosuchus niger*. Thorbjarnarson (1993) describió la dieta de *C. crocodilus* en Venezuela analizando un gran número de muestra ($n = 274$). Allsteadt y Vaughan (1994) analizaron los hábitos alimenticios del *C. c. fuscus* en Caño Negro, Costa Rica.

En base a estos estudios, se ha reportado que los caimanes se alimentan de peces, arácnidos, insectos, mamíferos, aves, crustáceos, gasterópodos, anfibios y reptiles. El consumo de arácnidos, gasterópodos, anfibios, reptiles, mamíferos y aves no es reportado en todos los trabajos realizados y se menciona que su consumo puede variar según la época del año o por la zona. Las presas que son constantes en todos los reportes son insectos, crustáceos y peces, que son los más importantes en la dieta del caimán de acuerdo a la cantidad o porcentaje de ocurrencia de estos tres tipos de presa. Dentro de los insectos, los coleópteros son la presa más representativa, y de igual manera, los cangrejos son la presa más importante dentro de los crustáceos.

Los reportes indican que los neonatos se alimentan principalmente de artrópodos, insectos, arácnidos y algunos crustáceos. El consumo de artrópodos, excepto el de los crustáceos, disminuye al aumentar la talla de los caimanes. Los juveniles aumentan la diversidad de su dieta, al consumir gasterópodos, y algunos vertebrados como anfibios, reptiles y peces; sin embargo, el consumo de los vertebrados es bajo y se mantiene alto el consumo de invertebrados. Los caimanes adultos pueden comer presas como mamíferos y aves, además de crustáceos y peces. El consumo de invertebrados se vuelve mínimo, a excepción de los crustáceos, que aún representan una presa importante. En los adultos el consumo de peces es de vital importancia, siendo la presa principal en su dieta, y el consumo de aves y mamíferos también representa un alimento de importancia.

MATERIAL Y MÉTODO

Especie de estudio

Caiman crocodilus chiapasius. Los nombres comunes de esta especie son: caimán común, caimán de anteojos, babilla, ocoroche, cascarudo, cachirre, pululo (Velasco y Ayarzagüena, 2010).

Validez de la subespecie: Casas y Guzmán (1970) mencionaron que la subespecie *C. c. chiapasius* debe considerarse como válida, teniendo como localidad típica la región de Tonalá, Chiapas. Análisis recientes con ADN mitocondrial muestran una divergencia de linajes entre *C. c. chiapasius* y *C. c. fuscus* en un tiempo entre 2.5 y 2.9 millones de años, suficiente para considerar a *C. c. chiapasius* una subespecie válida (Venegas-Anaya *et al.*, 2008; Escobedo *et al.*, 2011).

Distribución. Según Álvarez del Toro (1974), la distribución del caimán va desde el sur de Oaxaca hasta Paraguay en América del Sur. *Caiman crocodilus chiapasius* se distribuye en la planicie costera del Océano Pacífico sobre una franja formada por la Sierra Madre de Chiapas y parte de la Sierra Madre del Sur. Venegas-Anaya *et al.* (2008) y Escobedo-Galván *et al.* (2011) limitan su distribución en la costa del Pacífico de Oaxaca y Chiapas en México hasta el Salvador. Su localidad más norteña fue dada en Tehuantepec en Oaxaca (Casas y Guzmán, 1970); sin embargo, un estudio reciente invalida el registro de *C. c. chiapasius* en Oaxaca, limitando su distribución mexicana a la costa de Chiapas (Escobedo-Galván *et al.*, 2015) (Figura 1). Se puede encontrar en toda la zona costera de 0 a 50 m de altitud, restringido a las cercanías del litoral. Es más común en los esteros y pantanos cercanos, así como en la parte final de los ríos y marismas de la costa (Álvarez del Toro, 1974).

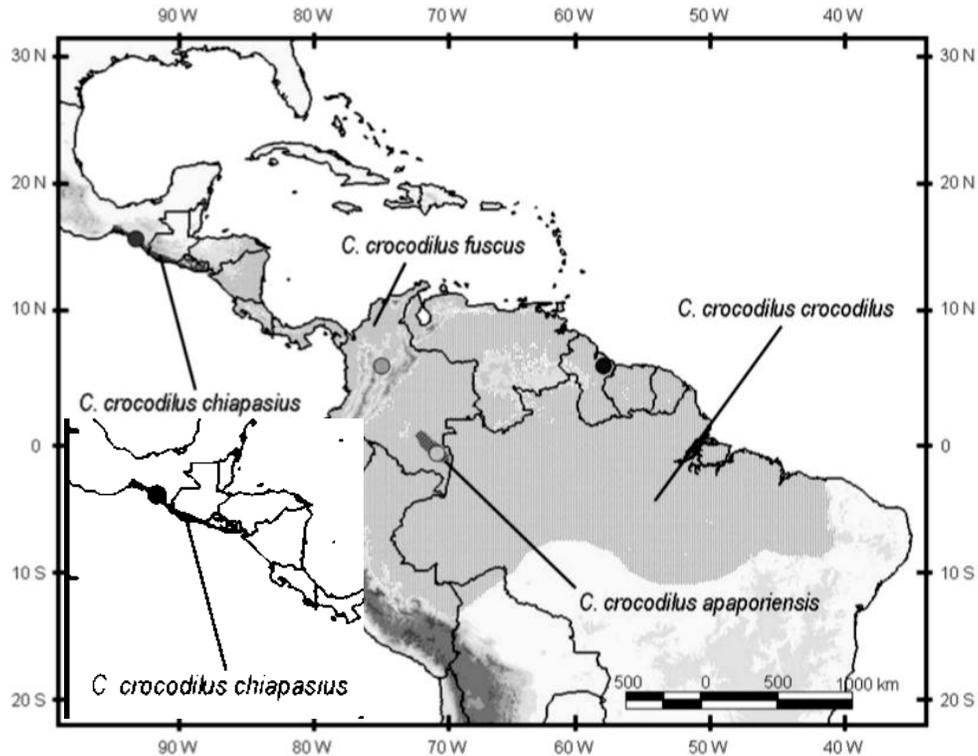


FIGURA 1. Mapa de distribución de *Caiman crocodilus chiapasius* en México (mapa tomado de Escobedo *et al.*, 2011).

Morfología. *Caiman crocodilus chiapasius* presenta un hocico corto y ancho con un tabique óseo curvo transversal frente a los ojos. En la parte superior de los párpados presenta una protuberancia dérmica semejante a un “cuernesillo” (Álvarez del Toro, 1974; Casas y Guzmán, 1970; Hernández *et al.*, 2006), siendo ésta la característica morfológica más importante para su reconocimiento en campo. Los dientes de la mandíbula encajan en cavidades entre los dientes de la maxila y no se encuentran expuestos. Los adultos presentan dientes expuestos (Álvarez del Toro, 1974) (Figura 2).



FIGURA 2. *Caiman crocodilus chiapasius*, morfología externa de la cabeza.

Presenta escudos (osteodermos) dorsales planos y algunas filas latero-dorsales tienen crestas o quillas bajas. La piel es muy dura, incluso la del vientre. Tiene dimorfismo sexual: los machos pueden llegar a medir 2.5 m, y las hembras, 1.2 m (Álvarez del Toro, 1974). Según Álvarez del Toro (1974) los caimanes se alimentan preferentemente durante las primeras horas de la noche, en el crepúsculo.

Los adultos tienen una coloración parda negruzca por encima y blanco amarillento por abajo. Los neonatos y jóvenes tienen los lados de la cabeza, cuerpo y cola amarillentos ocre con numerosas manchas negras. En la mandíbula presentan cinco a seis manchas negras redondas; mientras más joven es el individuo, las manchas son más marcadas. También es característico el color rosado en el interior de la boca (Álvarez del Toro, 1974).

Área de estudio

El estudio se realizó en el estero Hueyate, cerca de la isla La Concepción, en la zona núcleo de la Reserva de la Biósfera La Encrucijada, municipio de Acapetahua, Chiapas, México ($15^{\circ} 04' 05.8'' - 15^{\circ} 02' 08''.0$ N; $92^{\circ} 45' 18.8'' - 92^{\circ} 41' 38.2''$) (Figura 3).

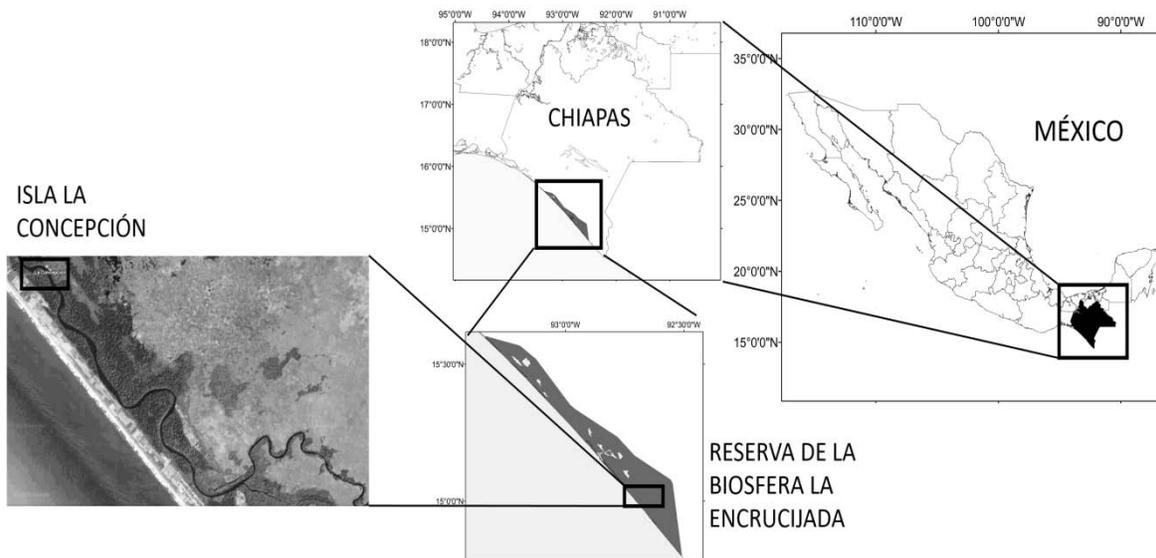


FIGURA 3. Área de estudio, Estero Hueyate, Reserva de la Biósfera La Encrucijada Chiapas, México.

Los ecosistemas costeros de La Reserva de la Biósfera La Encrucijada ofrecen un hábitat único para animales y plantas, muchas de las cuales no se distribuyen en otra entidad (Carabias *et al.*, 1999). Cuenta con una superficie de 144,868 hectáreas: 36,216 ha de zona núcleo y 108,651 ha de zona de amortiguamiento.

Fisiografía. La Reserva de la Biósfera La Encrucijada cuenta con una planicie costera de 260 km. Existe una gran cantidad de ríos y arroyos que desembocan en el mar, lagunas y esteros (Carabias *et al.*, 1999). Uno de estos esteros es el estero Hueyate.

Hidrografía. En la Reserva de la Biósfera La Encrucijada los ríos se encuentran influenciados por la temporada de lluvias con una precipitación de 1200 mm a 3000 mm cambiando el volumen de agua en temporada de secas con un precipitación de 75 mm a 800

mm (Carabias *et al.*, 1999). El río Huixtla abastece de agua dulce al estero Hueyate, aunque también confluyen los ríos Cacaluta, Jalapa y Vado Ancho. El estero Hueyate es un cuerpo de agua perene y la salinidad del agua genera un entorno hidrológico idóneo para el desarrollo de organismos estuarinos (Carabias *et al.*, 1999).

Clima. El clima es de tipo Am(w), tropical con lluvias monzónicas en verano. La temporada de lluvias comienza en mayo y termina hasta octubre; el resto del año es seco con lluvias ocasionales en febrero y marzo. La temperatura media anual es de 28 °C (Carabias *et al.*, 1999).

Vegetación. El estero Hueyate se rodea de vegetación tipo manglar, zapotonal y acuática. Los manglares son los más extensos y grandes de México, haciendo de éste un hábitat único. Los manglares son importantes para aportar la alimentación de una gran variedad de aves migratorias, albergar especies y proporcionar condiciones para el desarrollo de estadios juveniles de varias especies acuáticas (Carabias *et al.*, 1999).

El zapotonal ocupa terrenos pantanosos con mayor influencia de agua dulce. El zapotonal se distribuye en densas agrupaciones a orillas de la desembocadura del río Huixtla. En el estero Hueyate se forma una asociación de manglar-zapotón debido a la mezcla de agua dulce con agua de mar (Carabias *et al.*, 1999).

Fauna. En la R. de la B. La Encrucijada se encuentra una riqueza faunística única, además de albergar especies amenazadas y especies en peligro de extinción como la *Panthera onca* (jaguar) o aves endémicas como *Campylorhynchus chiapensis*. Entre los crustáceos registrados destacan camarones, cangrejos, jaibas y langostinos. Dentro de los peces, destaca el pejelagarto (*Lepisosteus tropicus*), varias especies de mojarra (*Cichlasoma* sp.), la lisa (*Mugil mcephalus*), los pargos (*Lutjanus* sp.), entre muchos otros (Carabias *et al.*, 1999). Todos ellos son posibles presas para *Caiman crocodilus chiapasius*.

En La Encrucijada hay registradas 15 especies de anfibios y 45 de reptiles. Los sapos *Rhinella marina*, *Incilus mamoreus* e *I. coccifer*, y las ranas arbóreas *Dendropsophus robertmertensi*, *D. ebraccata* y *Smilisca baudinii* podrían ser presas para *C. c. chiapasius*. En el estero Hueyate se registra al caimán (*Caiman crocodilus chiapasius*), el cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y las tortugas crucilla (*Staurotypus salvinii*) y casquito amarillo (*Kinosternon scorpioides*). Además, encontramos la iguana verde (*Iguana iguana*), iguana rayada (*Ctenosaura similis*), la mazacuata (*Boa constrictor*) y diversos colúbridos como *Oxybelis fulgidus*, *O. aeneus*, *Imantodes gemmistratus* e *I. cenchoa* (Carabias *et al.*, 1999), todas ellas posibles presas para el *C. c. chiapasius*.

De las aves registradas en La Encrucijada, algunas posibles presas para *C. c. chiapasius* son el águila pescadora (*Pandion haliaetus*), el cigüeñón (*Mycteria americana*), el ibis blanco (*Eudocimus albus*), la garza estilete (*Agamia agamia*), el pijiji (*Dendrocygna autumnalis*), la jacana (*Jacana spinosa*), la garceta azul (*Anas discors*), el pelicano blanco (*Pelecanus erythrorhynchos*), varias gaviotas y otras aves playeras.

La Reserva de la Biósfera La Encrucijada cuenta con 73 especies de mamíferos, entre ellos encontramos al jaguar (*Panthera onca*), al mono araña (*Ateles geoffroyi vellerosus*), al venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), al ocelote (*Leopardus pardelis*), al tepezcuintle (*Agouti paca*), una gran variedad de murciélagos, el coatí (*Nasua nasua*) y el oso hormiguero (*Tamandua mexicana*) por mencionar a los más importantes (Carabias *et al.*, 1999).

Trabajo de campo

Se muestreó durante 20 días, del 8 al 28 de marzo de 2015 en época de secas. Se realizaron capturas nocturnas de lunes a viernes, de las 21:00 hrs hasta las 04:00 o 05:00 hrs del día posterior en una lancha con motor fuera de borda. La visualización de los caimanes se realizó

con la ayuda de una linterna de largo alcance cuya luz se refleja en los ojos de los caimanes. Los organismos menores a 100 cm de longitud total (LT) se capturaron a mano y los mayores a 100 cm se capturaron con un lazo montado en una pértiga de acero (Platt *et al.*, 2006, 2013; Wallace y Leslie, 2008; Borteiro *et al.*, 2009). A todos los ejemplares capturados se les tomó la LT y la longitud hocico-cloaca (LHC), terminando la medición de la LHC después de la cloaca.

Debido a que algunos caimanes presentaban mutilación de la cola, se utilizaron categorías de tamaño basadas en la LHC y no en la LT. En este estudio se utilizó la clasificación de Seijas (1983): neonatos (LHC < 19 cm), juveniles (19 < LHC < 59 cm), subadultos (59 < LHC < 89 cm) y adultos (LHC > 89 cm), para distinguir categorías de tamaño. Tanto hembras como machos fueron categorizados bajo el mismo criterio de clases de tamaño mencionadas.

Adicionalmente, se tomaron datos de hora de la captura, referencia geográfica con un sistema de posicionamiento global (GPS), profundidad (cm) del cuerpo de agua donde se realizó la captura y tipo de vegetación.

Los ejemplares capturados se sexaron por tacto cloacal. A los organismos de más de 59 cm de LHC se les insertó el dedo meñique en la cloaca hasta sentir o no la presencia del pene. En cuanto a los ejemplares pequeños (< 59 cm LHC) se utilizó unas pinzas para abrir la cloaca y visualizar el aparato reproductor del caimán. El tamaño del aparato reproductor es el indicador del sexo; en las hembras, el aparato reproductor está ligeramente levantado, mientras que en los machos, el aparato reproductor está muy levantado (Sánchez *et al.*, 2011) (Figura 4). Los caimanes capturados se marcaron utilizando el método de corte de quillas caudales simples y dobles. En la cresta caudal doble derecha se asignaron valores numéricos de unidades (1,2,3,...,9), en la cresta caudal doble izquierda se asignaron valores numéricos

de decenas (10, 20, 30,..., 90) y en la cresta caudal simple se asignaron valores numéricos de centenas (100, 200, 300,..., 900) (Figura 5).

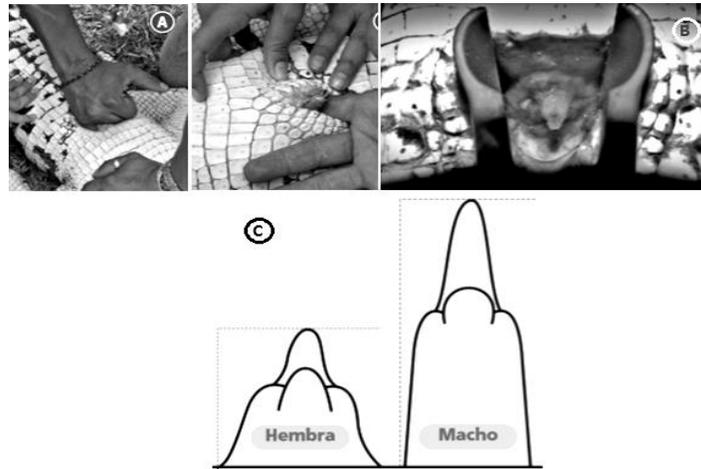


FIGURA 4. A) Sexado por tacto cloacal, se observa el pene saliendo de la cloaca, B) Sexado utilizando el rinoscopio, C) Diferencias de tamaño en la protuberancia del aparato reproductor (imagen de Sánchez *et al.*, 2011).

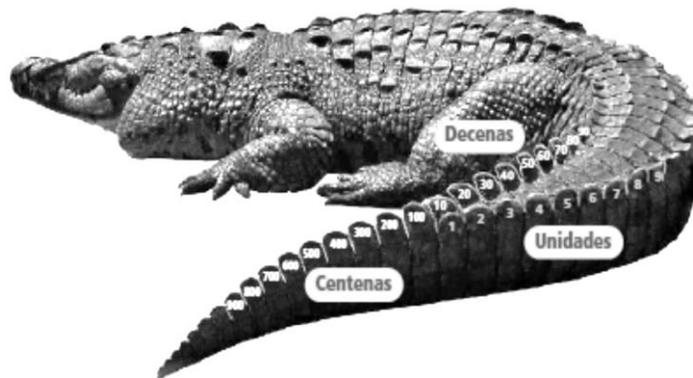


FIGURA 5. Descripción del código para el corte de quillas caudales de los caimanes capturados.

El contenido estomacal se obtuvo por la técnica de lavado de estómago descrita por Taylor *et al.* (1978) con ciertas modificaciones. Después de colocar el tubo de PVC que mantiene abierto el hocico del caimán, se introdujo una manguera de plástico flexible de tamaño adecuado al tamaño del caimán. Un extremo de la manguera lubricada con aceite vegetal se introdujo por un lado del tubo de PVC (entre el hocico y el tubo) llegando hasta el inicio de la garganta. El otro extremo de la manguera estaba unido un aspersor de agua Flow Master®

de cuatro litros. Cuando el extremo de la manguera lubricada se encontraba próxima a la garganta, se introdujo en ella haciendo un poco de presión sobre la manguera, al mismo tiempo haciendo que el agua fluyera a chorritos. La manguera entonces se introdujo hasta llegar al estómago. Para evitar que se introdujera más de lo necesario se hizo una marca previa en la manguera de acuerdo con la longitud del ejemplar, desde el hocico hasta la 11va hilera de escamas ventrales. Cuando la manguera se encontraba en el estómago del caimán, se dejó fluir el agua del aspersor a toda su potencia hasta llenar el estómago con agua mientras el estómago se distiende. Posteriormente, se procedió a inclinar el cuerpo del caimán en un ángulo de 90° respecto al suelo, quedando el hocico hacia abajo. Con las manos se presionó el estómago del caimán para provocar la regurgitación. El vómito se recuperó en una cubeta colocada en el suelo cerca del hocico. El contenido estomacal recuperado en la cubeta se filtró utilizando una coladera de 20 cm de diámetro de tela con poros de 0.5 mm y se separaron los restos de alimento. Los restos de organismos recuperados en el contenido estomacal se fijaron colocándolos en un frasco con formol al 10.0 % (Borteri *et al.*, 2009) para su almacenamiento en campo y posteriormente su traslado al laboratorio de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Los parásitos encontrados en el contenido estomacal se fijaron inmediatamente a una solución de formol al 4.0 %, previamente calentado por una lámpara de alcohol hasta la ebullición. Posteriormente se colocaron en un frasco con alcohol diluido al 70.0 % (Salgado, 2009).

Trabajo de laboratorio

Utilizando un microscopio estereoscópico y las claves de identificación taxonómicas (Arce-Pérez y Morón, 2011; Arce-Pérez y Roughley, 1999; Braolovvsky y Márquez, 1974; Merritt *et al.*, 2008; Johnson y Triplehorn, 2005), los restos recuperados en el contenido estomacal se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible. El contenido identificado fue asignado a categorías mayores de presas: insecto, arácnido, crustáceo, pez y ave. El contenido estomacal no considerado como alimento se clasificó en gastrolitos, semillas, vegetación, algas, parásitos y basura.

Análisis estadístico

Se realizó una prueba de X^2 para saber si hay diferencias significativas en la proporción de sexos encontrada.

Se calculó el porcentaje de ocurrencia para cada categoría de presa en cada clase de tamaño. El porcentaje de ocurrencia según Platt *et al.* (2006, 2013) se define como el número de ejemplares en el cual una presa en particular se presenta, entre el tamaño de la muestra para cada clase de tamaño de cocodrilo. El porcentaje de ocurrencia es apropiado cuando las presas individuales no pueden ser cuantificadas (Platt *et al.* 2006; 2013) debido a la fragmentación de la presa. Antes de realizar los análisis para buscar relaciones, los datos de porcentaje de ocurrencia se transformaron utilizando la transformación del arcoseno de la raíz cuadrada, con la finalidad de linealizar los datos (Zar, 1984; Platt *et al.*, 2006; 2013). Debido a que hay diferencias en la tasa de digestión de las presas, es común que haya un sesgo en los restos recuperados en estudios con crocodilianos (Jackson *et al.*, 1974; Garnett, 1985). Para reducir el sesgo debida a la digestión diferencial, se analizaron las tendencias ontogenéticas, bajo el supuesto de que los restos de las diferentes presas dentro de cualquier categoría de tamaño han persistido en el estómago por períodos similares (Magnusson *et al.*, 1987; Thorbjarnarson, 1993; Tucker *et al.*, 1996).

Se utilizó el índice de diversidad de Shanon-Wiener (H') para estimar la amplitud del nicho alimentario y determinar el grado de especialización de la dieta en cada clase de tamaño (Schoener, 1968). El índice de diversidad de Shanon-Wiener se calculó de la siguiente manera:

$$H' = - \sum p_j \log p_j$$

Donde p_j es la proporción de individuos usando el recurso j (categoría de presa). Debido a que H' tiene un rango de 0 a infinito, se estandarizó el índice en una escala de 0 a 1 usando la unidad de medida J' :

$$J' = H' (\log n)^{-1}$$

donde n es el número de categorías de presas. Valores cercanos a $J' = 0$ indican una menor diversidad de presas consumidas de una clase de tamaño particular (Krebs, 1989; Schoener, 1968; Platt *et al.*, 2006, 2013).

Se utilizó una prueba de t de Student para comparar dos índices de diversidad de Shanon-Wiener y encontrar diferencias significativas entre ellos (Zar, 1984). Se calcula de la siguiente manera:

$$t = \frac{H'1 - H'2}{SDH'1 - H'2}$$

Donde $SDH'1 - H'2 = \sqrt{SDH'1^2 + SDH'2^2}$, y SDH' es la desviación estándar de los índices de diversidad (Zar, 1984). El cálculo de los grados de libertad para esta prueba es la siguiente manera:

$$v = \frac{(SDH'1 + SDH'2)^2}{\frac{(SDH'1)^2}{n1} + \frac{(SDH'2)^2}{n2}}$$

El solapamiento de nichos alimentarios entre clases de tamaño se determinó usando el porcentaje de solapamiento (P), que mide el área de solapamiento de las curvas de usos de recursos de las clases de tamaño j y k . P es estimada por:

$$\sum (\text{mínimo } pij, pik) * 100$$

donde pij y pik son la proporción de presas (i) usadas por la clase de tamaño j y k respectivamente. Los valores de P tienen un rango desde 0 (no hay solapamiento) a 1 (solapamiento completo) (Krebs, 1989; Platt *et al.*, 2006, 2013).

Se utilizó una prueba de Q de Cochran para determinar si la composición de la dieta de las tres clases de tamaño son iguales. La prueba de Cochran se calcula de la siguiente manera:

$$Q = \frac{(k - 1)(k \sum_{j=1}^k x_j^2 - N^2)}{kN - \sum_{i=1}^n x_i^2}$$

donde k = al número de tratamientos (columnas), en este caso las categoría de tamaño; N = a la sumatoria de la sumatoria de las pruebas (en este caso la presencia o ausencia de las presas).

Se utilizó la prueba de Friedman para saber si las clases de tamaño de los caimanes (neonatos, juveniles y subadultos) tienen una abundancia de alimentación similar, o si alguna clase de tamaño difiere de las otras dos. La prueba de Friedman es una prueba no paramétrica y se calcula por:

$$X_r^2 = \frac{12}{nJ(J+1)} * \sum_i Ri^2 - 3n(J+1)$$

Donde los valores de n y J corresponden al número de tratamientos (columnas) y número de bloques independientes entre sí y entre tratamientos (filas) respectivamente. En este caso, los tratamientos son las clases de tamaños (neonatos, juveniles y subadultos) y los bloques independientes son los tipos de alimento (insectos, arácnidos, crustáceos, peces y aves). El

valor de Ri^2 está dado por la sumatoria de los rangos asignados a las n observaciones de la muestra J (Zar, 1984).

Por último, se buscaron relaciones entre las categorías de tamaño (LHC) y el tipo de presa (categoría taxonómica mayor), para buscar tendencias alimentarias de las diferentes categorías de tamaño.

RESULTADOS

Se capturaron 50 ejemplares de *C.c. chiapasius* con valores de LHC entre 159 mm y 960 mm y de LT desde 325 mm hasta 1540 mm. Todos los caimanes se capturaron en un recorrido de 10 km (Figura 6). Se encontraron ejemplares de todas las clases de tamaño: 16 neonatos, 30 juveniles, tres subadultos y un adulto (Figura 7). Después de ser capturados, fueron trasladados a la Isla La Concepción (la localidad de estancia) y se dejaron en un lugar seguro para que unas horas después se tomaran datos merísticos y se extrajera el contenido estomacal. Posteriormente, los ejemplares fueron liberados al siguiente en el mismo lugar de su captura.



FIGURA 6. Distribución geográfica de los caimanes capturados.

Se capturaron 17 hembras y 33 machos (Figura 7), registrándose una relación de sexos de 1.9 machos por una hembra, significativamente diferente de una relación 1:1 ($X^2 = 5.1$, $P = 0.02$).

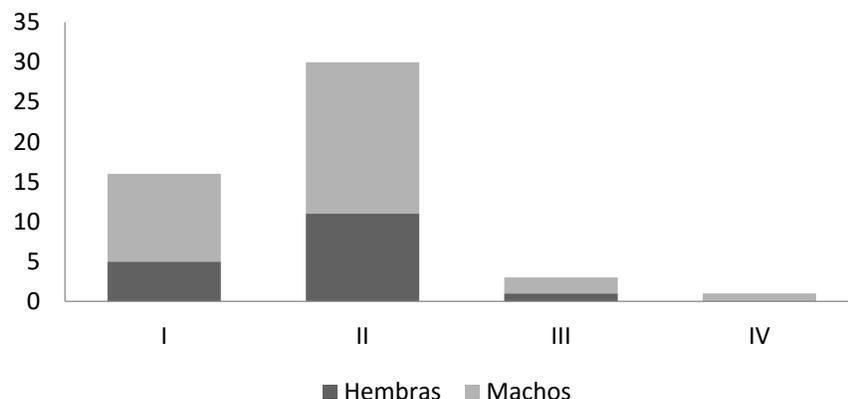


FIGURA 7. Número de caimanes capturados por sexo y clase de tamaño.

Los caimanes se encontraron en tres principales tipos de vegetación: lirio acuático, raíz de zapotón y raíces del manglar. Tanto en el lirio acuático como en las raíces del manglar se encontraron 22 individuos, y los seis restantes se encontraron en el zapotón. La mayoría de los neonatos se encontraron en el lirio acuático y en menor proporción en las raíces del manglar (Cuadro 1). Los juveniles se encontraron en los tres tipos de vegetación, con mayor presencia en las raíces del manglar. Los subadultos se encontraron en el zapotón y en las raíces del manglar, pero no en el lirio acuático. El único adulto se encontró en raíces de zapotón.

Cuadro 1. Distribución de *Caiman crocodilus chiapasius* por tipo de vegetación, profundidad ($\bar{X} \pm DE$) y clase de tamaño.

Vegetación	Profundidad (cm)	Neonatos	Juveniles	Subadultos	Adultos	Total
Raíz del manglar	216.68 ± 147.76	6 (37.5 %)	14 (46.6 %)	2 (66.6 %)	0 (0.0 %)	22 (44.0 %)
Raíz del zapotón	136.81 ± 169.41	0 (0.0 %)	4 (13.3 %)	1 (33.3 %)	1 (100 %)	6 (12.0 %)
Lirio acuático	30.66 ± 18.99	10 (62.5 %)	12 (40.0 %)	0 (0.0 %)	0 (0.0 %)	22 (44.0 %)
Total		16 (100 %)	30 (100 %)	3 (100 %)	1 (100 %)	50 (100 %)

Contenido estomacal. A seis de los 50 ejemplares capturados fue imposible la identificación de restos alimenticios, debido a que estaban muy digeridos o no tenían restos de alimento. Estos seis caimanes fueron excluidos de los análisis de la dieta. Por lo que se utilizaron un total de 44 ejemplares para este análisis.

Se reconocieron 1,294 partes consideradas como alimento, clasificados en cinco tipos de alimento: insectos, arácnidos, crustáceos, peces y aves. Los insectos fueron el tipo de alimento más abundante en los contenidos estomacales con presencia en 75.0 % de los 44 caimanes, seguido por los crustáceos (57.0 %), los arácnidos (27.0 %), los peces (18.0 %) y las aves (2.2 %) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de partes recuperadas, porcentaje de ocurrencia (número de individuos con restos de la presa *i*) y número de restos recuperados por categoría mayor de presa de toda la muestra en el contenido estomacal de *Caiman crocodilus chiapasius*.

	Porcentaje de ocurrencia	Número de ejemplares	Porcentaje de restos recuperados	Número de restos recuperados
Insectos	75.0 % (33)	33	53.5 %	693
Arácnidas	27.2 % (12)	12	10.6 %	183
Crustáceos	57.0 % (25)	25	24.7 %	320
Peces	18.0 % (8)	8	6.4 %	83
Aves	2.2 % (1)	1	4.5 %	60
Total		44	100 %	1694

Los juveniles presentaron más restos de invertebrados ($n = 697$), seguido por los neonatos ($n = 393$) y los subadultos ($n = 50$). Se encontraron más restos de vertebrados en el contenido estomacal de los subadultos ($n = 138$), que en los neonatos y juveniles, que tenían seis restos cada uno (Cuadro 3).

Cuadro 3. Número y porcentajes, en paréntesis, de restos recuperados en el contenido estomacal y porcentaje de ocurrencia de los tipos de presa en cada clase de edad de 44 caimanes.

<i>N</i>	Porcentaje de restos			Porcentaje de ocurrencia		
	Neonato	Juvenil	Subadulto	Neonato	Juvenil	Subadulto
	16	25	3	16	25	3
INVERTEBRADOS	393 (100)	697 (100)	50 (100)	16 (100)	25 (100)	3 (100)
Insecta	217 (55.2)	462 (66.2)	2 (4.0)	13 (81.0)	18 (72.0)	2 (66.6)
Coleoptera	94 (23.9)	146 (21.0)	0 (0)	4 (40.0)	8 (32.0)	0 (0)
Hydropilinae						
<i>Hydrophilus sp.</i>						
Dysticidae						
<i>Megadytes sp.</i>						
Noteridae						
Curculionidae						
Hemiptera	106 (26.9)	130 (18.6)	0 (0)	5 (33.3)	5 (20.0)	0 (0)
Belostomatidea						
<i>Lethocerus sp.</i>						
Gerridae						
Ortóptera	0 (0)	24 (3.4)	0 (0)	0 (0)	4 (16.0)	0 (0)
Acrididea						
Diptera	7 (1.7)	0 (0)	0 (0)	2 (12.5)	0 (0)	0 (0)
Hymenoptera	0 (0)	3 (0.5)	0 (0)	0 (0)	1 (4.0)	0 (0)
Formicidae						
Insectos no identificados	49 (12.4)	158 (22.6)	2 (4.0)	12 (73.0)	13 (52.0)	2 (66.6)
Aracnidae	117 (29.7)	21 (3.0)	1 (2.0)	9 (56.2)	4 (16.0)	1 (33.3)
Araneae	113 (28.7)	17 (2.4)	0 (0)	8 (50.0)	3 (12.0)	0 (0)
Lycosidae						
Acaria	0 (0)	2 (0.2)	0 (0)	0 (0)	2 (8.0)	0 (0)
Arácnidos no identificados	4 (1.0)	2 (0.2)	1 (2.0)	1 (6.2)	1 (4.0)	1 (33.3)
Crustaceae	59 (15.0)	214 (30.7)	47 (94.0)	7 (46.0)	15 (60.0)	3 (100)
Decapoda	41 (10.4)	153 (22.0)	38 (76.0)	4 (26.6)	9 (36.0)	2 (66.6)
Brachyura						
Grapsidae						
Crustaceos no identificados	18 (4.5)	61 (6.5)	9 (18.0)	3 (20.0)	6 (24.0)	1 (33.3)
VERTEBRADOS	6 (100)	6 (100)	138 (100)	3 (18.7)	3 (12.0)	2 (66.6)
Peces	6 (100)	6 (100)	78 (56.5)	3 (18.7)	3 (12.0)	2 (66.6)
Osteichthyes	100	100	78 (56.5)	3 (18.7)	3 (12.0)	2 (66.6)
Aves	0 (0)	0 (0)	60 (43.4)	0 (0)	0 (0)	1 (33.3)
Jacanidae	0 (0)	0 (0)	60 (43.4)	0 (0)	0 (0)	1 (33.3)
Jacana sp.						
OTROS	20 (100)	108 (100)	32 (100)	7 (46.0)	21 (84.0)	3 (100)
Basura	0 (0)	1 (1.0)	1 (3.1)	0 (0)	1 (4.0)	1 (33.3)
Parásitos	0 (0)	6 (5.5)	0 (0)	0 (0)	8 (32.0)	0 (0)
Vegetación (pedazos de hojas y trozos de madera)	20 (100)	67 (62.0)	31 (96.8)	7 (46.0)	18 (72.0)	3 (100)
Semillas	0 (0)	30 (27.7)	0 (0)	0 (0)	2 (8.0)	0 (0)
Poaceae						
Algas	0 (0)	4 (3.7)	0 (0)	0 (0)	3 (12.0)	0 (0)

Se encontraron restos de invertebrados en todos los individuos de las tres clases de tamaño (100 % de ocurrencia), mientras que el porcentaje de ocurrencia de los vertebrados fue variable. Para los subadultos, el porcentaje de ocurrencia de restos de vertebrados fue de 66.6 %, mucho mayor que en las dos clases de tamaño restantes (18.7 %) .

En los neonatos, la mayoría de restos fueron de insectos ($n = 217$, coleópteros y hemípteros), seguido de restos de arácnidos ($n = 117$, principalmente arañas), crustáceos ($n = 59$, grápsidos) y en menor proporción peces ($n = 6$). También se encontraron restos de vegetación (trozos de hojas y madera, $n = 20$).

En los juveniles, se encontraron principalmente restos de insectos ($n = 462$), seguido por restos de crustáceos ($n = 214$), de arácnidos ($n = 21$) y de peces ($n = 6$). Se encontró un resto de basura ($n = 1$, trozo de plástico), vegetación ($n = 67$), semillas ($n = 30$) y algas ($n = 4$). Además, fue la única clase de tamaño que presentó parásitos gastrointestinales ($n = 6$).

En los subadultos, se encontraron mayormente restos de vertebrados ($n = 138$), correspondiendo a peces ($n = 78$) y aves ($n = 60$), seguido por crustáceos ($n = 47$), insectos ($n = 2$) y arácnidos ($n = 1$). Esta clase de tamaño también presentó restos de basura ($n = 1$, pedazo de red de pesca) y vegetación ($n = 31$).

Amplitud de nicho

Los valores del índice de diversidad (H') estandarizado de 0 a 1, fueron muy similares para las tres clases de tamaño (Cuadro 4). Los subadultos tuvieron el índice más alto ($J' = 0.5793$), los juveniles el más bajo ($J' = 0.4787$) y los neonatos un índice intermedio ($J' = 0.5315$). No hubo diferencias significativas entre la amplitud de nicho alimentario de las tres clases de tamaño. Entre neonatos y juveniles: 44 g.l., $t = 0.2138$, $p = 0.3757$. Entre neonatos y

subadultos: 45 g.l., $t = -0.9000$, $p = 0.7572$. Entre juveniles y subadultos: 185 g.l., $t = -0.5006$, $p = 0.4292$.

Cuadro 4. Índice de diversidad de Shannon-Wiener entre las tres clases de tamaño de *Caiman crocodilus chiapasius*. No se encontraron diferencias significativas entre índices ($p = 0.05$).

Índice de diversidad	Neonatos	Juveniles	Subadultos
$H'(0 \text{ a } \infty)$	0.50720	0.4568	0.5528
$J'(0 \text{ a } 1)$	0.5315	0.4787	0.5793

Porcentaje de solapamiento de nicho. La información sobre el solapamiento de nicho alimentario entre las tres clases de tamaño de los caimanes se resume en la cuadro 5. El solapamiento obtenido entre las tres clases fue alto, ya que todas fueron mayores a un 70.0 %. El solapamiento fue mayor entre clases de tamaño adyacentes (*i.e.*, entre juveniles y subadultos y entre neonatos y juveniles) y menor entre clases alejadas (*i.e.*, entre neonatos y subadultos). El mayor solapamiento fue entre los juveniles y subadultos (81.7%).

Cuadro 5. Porcentaje de solapamiento entre clases de tamaño de *Caiman crocodilus chiapasius*.

Clase de tamaño	Neonatos	Juveniles	Subadultos
Neonatos		-	-
Juveniles	79.99		-
Subadultos	75.68	81.68	

La prueba Q de Cochran indica que no hay diferencia significativa en la composición de la dieta entre neonatos, juveniles y subadultos ($Q = 2.0$, 2 g.l., $p = 0.3678$). Esto quiere decir, que el numero de taxones consumidos por las tres categorías de tamaño son prácticamente los mismos, y no difieren en la dieta.

Tendencias ontogénicas. La prueba de Friedman indicó que la abundancia de la dieta entre las tres clases de tamaño no son significativamente diferentes ($X^2 = 1.9756$, 2 g.l., $p = 0.3759$).

Esto quiere decir, que no hay diferencia en la abundancia de alimento que ingieren los neonatos, juveniles y subadultos.

Los insectos se encontraron en todas las clases de tamaño, se encontró una relación lineal negativa ($R^2 = -0.9691$) entre el porcentaje de ocurrencia y las clases de tamaño. Esta tendencia, indica que entre más grande es el caimán menos incidencia de insectos hay en el contenido estomacal (Figura 8).

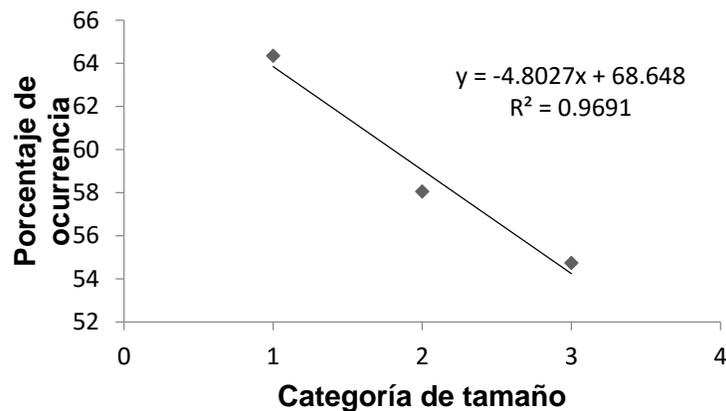


FIGURA 8. Relación entre las clases de tamaño y el porcentaje de ocurrencia de insectos.

Los crustáceos también se encontraron en todas las clases de tamaño, el porcentaje de ocurrencia presentó una relación lineal positiva ($R^2 = 0.8881$) con las clases de tamaño. Se observa una tendencia indicando que a un mayor tamaño de los caimanes, la ocurrencia de crustáceos en la dieta es mayor (Figura 9).

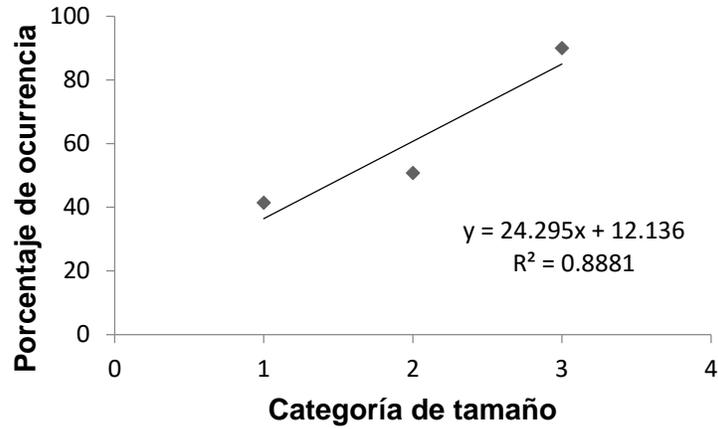


FIGURA 9. Relación entre las clases de tamaño y el porcentaje de ocurrencia de crustáceos.

Los peces se encontraron en todas las clases de tamaño. Se encontró una relación polinómica ($R^2 = 1$), indicando que el consumo de peces en los neonatos es mayor que en los juveniles, y aumenta el consumo en los subadultos. (Figura 10).

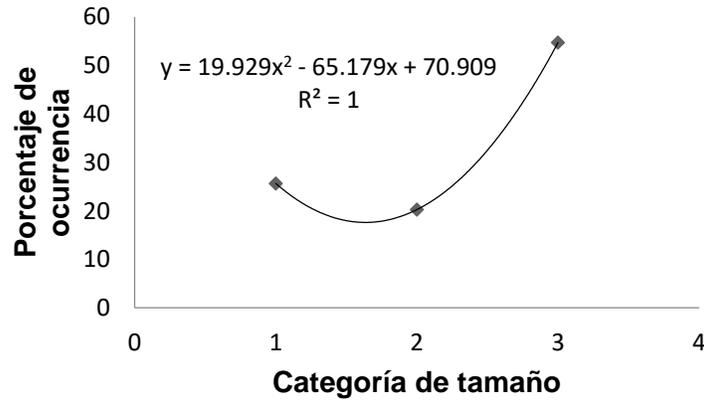


FIGURA 10. Relación entre las clases de tamaño y el porcentaje de ocurrencia de peces.

Se encontró una relación polinómica, ($R^2 = 1$) con los arácnidos, indicando que los neonatos consumen gran cantidad de arácnidos, disminuye su consumo en los juveniles, y aumenta un poco en subadultos (Figura 11).

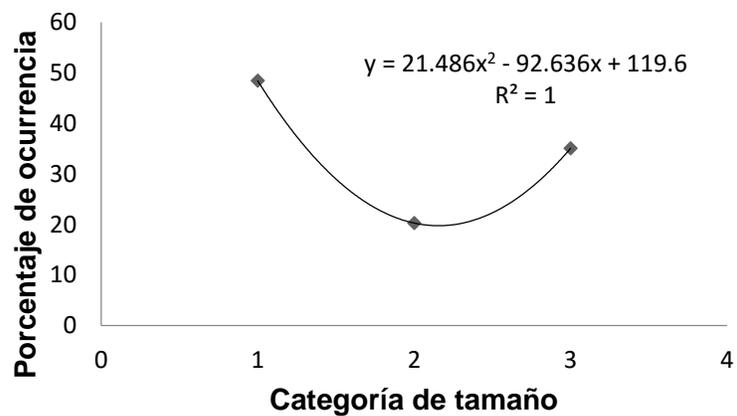


FIGURA 11. Relación entre las clases de tamaño y el porcentaje de ocurrencia de arácnidos.

Como resultado general, la ingesta de insectos y arácnidos, disminuye al aumentar la talla del caimán, mientras que la ingesta de peces y crustáceos, es mayor al aumentar la talla del caimán.

DISCUSIÓN

Este estudio constituye el primer trabajo sobre la dieta de *Caiman crocodilus chiapasius* en México. El trabajo pretende entender cómo es que la dieta cambia bajo factores intrínsecos a la especie (su desarrollo), y no de como afectarían los factores extrínsecos, como: tipo de hábitat, temporalidad anual o disponibilidad de presas. Debido a que reflejaría cambios por requerimientos energéticos al crecimiento del individuo y la habilidad de capturar presas mas grandes por depredadores mas grandes (Webb *et al.*, 1991).

En los análisis de dieta con la recuperación de alimento del estómago, es importante resaltar ciertos factores que influyen en el contenido estomacal recuperado. La tasa de retención de restos en los Crocodylia (Garnett, 1985; Janes y Gutkze, 2002; Nifong *et al.*, 2012) está en función de la dureza de las presas. Restos duros como escamas, huesos y queratina, tardarán más tiempo en digerirse, por lo que permanecen más tiempo en el estómago, y los restos blandos se digieren más rápido, permaneciendo menos tiempo en el estómago (Garnett, 1985; Janes y Gutkze, 2002; Nifong *et al.*, 2012). De esta manera, es probable que los resultados obtenidos en este estudio, estén sesgados por las diferentes tasas de digestión de las presas. Por otro lado, un análisis cuantitativo de restos puede no ser totalmente confiable, debido a que las partes encontradas de cierta presa, no son coincidentes con el número de animales que se encuentran en el estómago. Para resolver parcialmente este problema, se utilizó el porcentaje de ocurrencia (Platt *et al.*, 2006, 2013), el cual, toma en cuenta la presencia o ausencia de las presas en cada individuo analizado, y el número de partes recuperadas no es la materia de análisis. Debido a que se buscan cambios ontogénicos en la alimentación (Magnusson *et al.*, 1987; Thorbjarnarson, 1993; Platt *et al.*, 2006, 2013), los sesgos por el efecto de retención y número de restos encontrados, son mínimos al utilizar el porcentaje de ocurrencia.

En este trabajo desechamos la posible ingesta secundaria (accidental) de algunos artrópodos (insectos o arácnidos). Jackson *et al.* (1974) mencionan que los artrópodos pueden encontrarse o ser ingeridos de manera secundaria por la ingesta primaria de vertebrados, como lo son los anuros, peces e incluso aves. En los contenidos estomacales analizados en este estudio, no se encontró ningún resto de anuro, y la ocurrencia de peces y aves fue sumamente baja. La presencia de insectos (75.0 %), arácnidos (27.2 %) y crustáceos (57.0 %) fue muy alta, por lo que es muy seguro, que todos los artrópodos encontrados en el contenido estomacal, no hayan sido consumidos secundariamente como algunos autores sugieren (Jackson *et al.*, 1974).

El lavado estomacal, es la técnica más efectiva para recuperar restos de alimento del estómago, permitiendo obtener hasta un 99.0 % del contenido en el estómago, y los daños internos que pueden haber por la técnica son mínimos (Fitzgerald, 1989). Gracias a esta técnica, podemos obtener restos duros y blandos, siendo esta una de las mejores técnicas para el estudio del análisis de la dieta, permitiéndonos obtener una muestra más representativa que con otros métodos como el análisis de excretas.

Análisis de la dieta. Los restos de alimento encontrados en el contenido estomacal de los caimanes en el estero Hueyate, incluyeron cinco categorías: insectos, arácnidos, crustáceos, peces y aves. Son más categorías, que las cuatro encontradas por Seijas y Ramos (1980) y Magnusson *et al.* (1987), quienes encontraron insectos, moluscos, peces y crustáceos en Venezuela y Brasil respectivamente. Pero son menos categorías, comparadas con las nueve encontradas en otros trabajos realizados con caimanes, incluyendo gasterópodos, anfibios, reptiles y mamíferos, además de los ya mencionados (Thorbjarnarson, 1993; Silveria y Magnusson, 1999; Laverty y Dobson, 2013) y de otros crocodilianos como: *Crocodylus*

johnston en Australia (Tucker *et al.*, 1996), *Crocodylus acutus* y *Crocodylus moreletii* ambos en Belice (Platt *et al.*, 2006, 2013) y *Crocodylus niloticus* en Botswana (Wallace y Leslie, 2008). No haber encontrado anfibios, reptiles, mamíferos y gasterópodos es interesante, porque puede mostrar una diferencia en la dieta de *C. c. chiapasius* con respecto a otros crocodilianos (Tucker *et al.*, 1996; Silveria y Magnusson, 1999; Platt *et al.*, 2006, 2013; Wallace y Leslie, 2008; Laverty y Dobson, 2013), o que existan factores ambientales como el tipo del cuerpo (Silveria y Magnusson, 1999) y factores antropogénicos que impidan la ingesta de estas presas.

Los resultados indican, que los insectos son la presa con mayor ocurrencia para neonatos y juveniles en *C. c. chiapasius* en el estero Hueyate, principalmente, coleópteros acuáticos (Hidrophilinae, Dyticidae y Noteridae) y chinches gigantes acuáticas (Belastomatidae). Los insectos además, se siguen consumido pero en menor cantidad en las tallas mayores. Este resultado coincide con otros trabajos realizados con diferentes crocodilianos (Álvarez del Toro, 1974; Seijas y Ramos, 1980; Thorbjarnarson, 1993; Platt *et al.*, 2006; 2013; Wallace y Leslie, 2008; Borteiro *et al.*, 2009; Saalfeld *et al.*, 2011; Laverty y Dobson, 2013), donde encontraron, para las clases de tamaño menores a 60 cm de LHC que un 33.0 a 87.7 % de estómagos tenían restos de insectos. Esta variación, puede deberse al tamaño de muestra que se analizó en los diferentes trabajos, que va desde 33 (Laverty y Dobson, 2013) hasta 274 (Thorbjarnarson, 1993) individuos. En los tamaños de muestra más pequeños puede sobrerrepresentar el porcentaje de ocurrencia de los insectos. Hay análisis en el que los insectos no forman parte de la dieta de *Caiman crocodilus* y *C. c. crocodilus* en Brasil y Venezuela respectivamente (Magnusson *et al.*, 1987; Gorzula, 1987), y puede estar relacionado con el número de contenidos estomacales analizados. También puede deberse al

tipo de habita donde se realizó el estudio como lo son lagunas y ríos (Magnusson *et al.*, 1987; Gorzula, 1987), a diferencia de nuestro trabajo que se llevo a cabo en un estero.

En el estero Hueyate, el consumo de insectos se observó en el 81.0 % de los ejemplares analizados, y los coleópteros fueron el tipo de presa más importante de los insectos. Esto concuerda con los trabajos realizados por Thorbjarnarson (1993) y Seijas y Ramos (1980) con *Caiman crocodilus* en Venezuela, Platt *et al.* (2006, 2013) con *Crocodylus moreletii* y *Crocodylus acutus* en Belice, Wallace y Leslie (2008) con *Crocodylus niloticus* en Botswana y Borteiro *et al.* (2009) con *Caiman latirostris* en Uruguay, todos ellos encontraron, que los insectos son de gran importancia para las clases de tamaño más chicas, y que también puede representar un tipo de presa alternativa o complementaria para los subadultos y adultos (LHC > 60 cm), incluso, siendo un consumo accidental representaría una ganancia energética.

En el estero Hueyate, la ocurrencia de crustáceos fue importante, y estaban presentes en todas las clases de tamaño, siendo la segunda tipo de presa con mayor representación (57.0 % de ocurrencia). Otros estudios, reportan dos tendencias del consumo de crustáceos en la dieta del caimán. Una de estas, es un nulo o bajo consumo de crustáceos, encontrado por Gorzula (1978) y por Seijas y Ramos (1980) en Venezuela. La ausencia de crustáceos en los trabajos de Gorzula (1978) y Seijas y Ramos (1980) con caimán en Venezuela, podrían deberse a causas extrínsecas al caimán, como la ausencia o baja presencia de este tipo de presa en el sitio de estudio o el tipo de ambiente donde se realizaron los trabajos.

La otra tendencia, es un alto consumo de crustáceos, como ocurrió en el estero Hueyate, ya que más de la mitad de la muestra ($n = 25$) y todas las clases de tamaño tenían algún resto de crustáceo en el contenido estomacal. Este resultado, es consistente con otros análisis como el de Thorbjarnarson (1993) con *Caiman crocodilus* en Venezuela, donde el 23.7 % de 65 caimanes analizados, presentaban crustáceos en su estómago, siendo el segundo tipo de presa

con mayor importancia. También, Magnusson *et al.* (1987) y Silveria y Magnusson (1999) reportaron una alta presencia de crustáceos en el contenido estomacal de *Caiman crocodilus*. El consumo de crustáceos fue amplio en la época de secas en este trabajo, contrario a lo reportado por Laverty y Dobson (2013) en Perú, quienes mencionan que el 25.0 % de los caimanes consumían crustáceos en época de lluvias y el consumo de estos disminuyó hasta un 6.0 % en la época de secas, es probable que, como el estero Hueyate es un cuerpo de agua perene (Carabias *et al.*, 1999), no afectó la disponibilidad de esta presa. De la misma manera, Laverty y Dobson (2013) reportan el consumo de los crustáceos en todas las categorías de tamaño. Aunque haya variación en la ingesta de crustáceos por temporadas o por el tipo del cuerpo de agua, al haber consumo de crustáceos en todas las clases de tamaño, indica que son un alimento de gran importancia para la dieta del caimán, al igual que en el estero Hueyate.

Los arácnidos, son el tercer tipo de presa con mayor ocurrencia en los caimanes examinados del estero Hueyate (27.0 %). La ocurrencia es similar a lo reportado en el trabajo de Borteiro *et al.* (2009) con *Caiman latirostris* (27.9 %). En otros trabajos realizados con *Caiman crocodilus*, la presencia de arácnidos en su dieta varía del 0.0 al 3.0 % (Gorzula, 1978; Seijas y Ramos, 1980; Magnusson *et al.*, 1987; Thorbjarnarson, 1993; Silveria y Magnusson, 1999; Laverty y Dobson, 2013), lo que sugiere, poca relevancia de esa presa en su dieta, diferenciándose considerablemente con nuestros resultados.

En estudios de dieta con *Crocodylus moreletii* y *Crocodylus acutus* reportan baja presencia (14.5 %) en Belice (Platt *et al.*, 2013), o ausencia de arácnidos en el contenido estomacal (Platt *et al.*, 2006). Al contrario, en el estero Hueyate los arácnidos representan una fuente de alimento relevante para los caimanes, con gran importancia para los neonatos. Es muy

probable que los restos encontrados en subadultos hayan sido por ingesta accidental o secundaria.

La ausencia de vertebrados en el estero Hueyate llama la atención, dada la importancia como recurso alimentario (energéticamente hablando) para los crocodilianos en ambientes salinos y salobres (Dunson, 1982). El bajo consumo de vertebrados, en especial de peces, se entiende debido a la ausencia de representantes de la clase adulta (LHC > 90 cm), y el bajo número de subadultos ($n = 3$) en nuestra muestra. Otros estudios reportan para el caimán la ingesta de vertebrados marinos y terrestres en las clases de tamaño más grandes (LHC \geq 60 cm), siendo los peces el tipo de vertebrado más importante en la dieta (Seijas y Ramos, 1980; Thorbjarnarson, 1993; Allsteadt y Vaughan, 1994; Silveria y Magnusson, 1999). Incluso, estudios con otros crocodilianos (Platt *et al.*, 2006, 2013; Villegas y Schmitter-Soto, 2008; Wallace y Leslie, 2008; Borteiro *et al.*, 2009) reportan que los peces y vertebrados terrestres, son presas de gran importancia en la dieta de estas especies, y su consumo aumenta mientras más grandes sean los individuos, además, se reporta que hay un aumento en el consumo de vertebrados en época de bajo nivel de agua o de estación de secas (Silveria y Magnusson, 1999).

El consumo de peces de los caimanes en el estero Hueyate fue bajo, solo el 18.0 % de los caimanes lo consumían. El consumo de peces en el estero Hueyate, fue en todas las categorías de tamaño, esto difiere con lo reportado por Seijas y Ramos (1980) y Silveira y Magnusson (1999), quienes no encontraron restos de pescados en las clases de tamaño más pequeñas. En general, los caimanes y cocodrilos pueden tener una dieta mayoritariamente piscívora, principalmente en adultos (Seijas y Ramos, 1980; Magnusson *et al.*, 1987; Tucker *et al.*, 1996; Thorbjarnarson, 1993; Silveria y Magnusson, 1999; Platt *et al.*, 2006, 2013; Villegas y Schmitter-Soto, 2008; Borteiro *et al.*, 2009; Laverty y Dobson, 2013). El consumo de peces

en los subadultos, aumentó considerablemente (66.6 %), pero hay que tener en cuenta que en nuestra muestra solamente analizamos tres contenidos de ejemplares subadultos, y los adultos están ausentes en este trabajo, por lo tanto, no se puede concluir objetivamente.

El bajo consumo de peces reportado en el estero Hueyate se puede deber a varios factores. La competencia inter-específica es uno de los principales posibles factores, ya que en la misma área donde se realizó el muestro hay presencia de otro gran depredador, (*Crocodylus acutus*). Algunos caimanes capturados, presentaban marcas de ataques (e.g., cola mocha, cicatrices en el dorso, mordidas recientes en el cráneo y vientre), que pudieron ser causadas por los cocodrilos o caimanes más grandes. Es posible que el cocodrilo americano tengan una influencia en la disponibilidad de peces para los caimanes; sin embargo, se requiere un estudio específico para poder concluir sobre este asunto.

La pesca por los humanos en el estero Hueyate, es otro factor que puede limitar la cantidad de peces que hay en el sitio de estudio, ya que las comunidades que viven a los alrededores del estero, pescan de manera comercial y para el consumo propio. De hecho, en este estudio se obtuvo una prueba de efecto de la pesca sobre los caimanes, ya que en uno de los contenidos estomacales se recuperó un trozo de red de pesca. Esto quiere decir, que los caimanes podrían aprovechar las trampas para peces colocadas por los humanos, sin embargo, podría ser perjudicial por los riesgos que representa consumir trozos de redes de pesca, así como la posibilidad de un ahogamiento. La época cuando se realizó el muestreo, en época de secas, es cuando el agua de mar tenía más presencia que el agua dulce en ciertas zonas del estero Hueyate, lo que permite un aumento de la entrada de peces de agua salada al estero, y al mismo tiempo, mayor presencia de peces en general. Aun con la posible abundancia de peces en la época de secas, el consumo fue bajo, contrario de lo reportado por Thorbjarnarson (1993), Silveria y Magnusson (1999) y Laverty y Dobson (2013).

El consumo de vertebrados terrestres (*i.e.*, mamíferos, anfibios, reptiles, aves) en el estero Hueyate, fue muy bajo. No se encontró la presencia de mamíferos, anfibios y reptiles en los contenidos estomacales analizados, sólo se encontró la presencia de un ave en un ejemplar subadulto, y representa el 2.2 % de ocurrencia en la muestra. El bajo consumo de vertebrados terrestres reportado en el estero Hueyate difiere de lo reportado por Magnusson *et al.*, (1987), Thorbjarnarson (1993), Casas y Barrios, (2003), Saalfeld *et al.*, (2011), Horna *et al.*, (2003), Platt *et al.*, (2006), Villegas y Schmitter-Soto, (2008) y Borteiro *et al.*, (2009), ya que tanto los caimanes y cocodrilos incluían a su dieta vertebrados en un porcentaje que varía del 3.5 a 51.7 %. Los autores mencionados anteriormente concuerdan en que las aves y los mamíferos representan el tipo de presa más importante entre los vertebrados terrestre. En este estudio no hay presencia de anfibios en la dieta del caimán. La tasa de digestión de los diferentes tipos de presas pueden repercutir en la presencia de estos (Jackson *et al.*, 1974; Garnett, 1985), debido a que los anfibios son muy fáciles de digerir y no permanecen mucho tiempo en el estómago de los cocodrilos. La época en la que se realizó el muestreo (época de secas) es otra probable razón por la que no se encontraron anfibios, ya que los niveles de salinidad aumentan en época de secas (Platt *et al.*, 2013), y tales niveles de salinidad no son adecuados para la presencia de anfibios. Sin embargo, no se puede descartar una ingesta de anfibios por *C. c. chiapasius* en el estero Hueyate en el periodo de lluvias.

Los mamíferos y reptiles son otros dos tipos de presa que no fueron reportados para el estero Hueyate. En otros estudios con caimán, reportan el consumo de mamíferos y reptiles en bajas cantidades, de 3.0 a 11.0 % en Venezuela y Brasil (Thorbjarnarson, 1993; Silveira y Magnusson, 1999), y hasta un 60.0 % con en *Crocodylus acutus* en México (Casas-Andreu y Barrios, 2003) representando un tipo de presa importante. Estos tipos de presa presentan partes de lenta digestión como son las escamas, e incluso partes que no se pueden digerir

como el pelo (Casas-Andreu y Barrios, 2003). Si hubiera existido algún consumo de mamíferos o reptiles por parte del caimán, hubiera sido probable encontrar la presencia de algún resto en los contenidos estomacales. De esta manera, se puede suponer que los mamíferos y reptiles no son un tipo de presa relevante en la dieta del caimán en el estero Hueyate.

Amplitud de nicho alimentario (H'). Se obtuvieron valores de diversidad parecidos para las tres clases de tamaño. Los neonatos y subadultos presentan mayor grado de amplitud de nicho alimentario que la clase de tamaño juvenil. Según Tucker *et al.*, (1996) y Platt *et al.*, (2013), los juveniles y subadultos deberían tener mayor amplitud de nicho alimentario, y los neonatos y adultos menor amplitud. Las pruebas estadísticas no encontraron diferencias significativas entre los índices de las tres clases de tamaño. Esto indica, que no hay cambio en la amplitud de nicho alimentario de las tres clases de tamaño del *C. c. chiapasius* en el estero Hueyate. Nuestros resultados son similares a lo reportado por Wallace y Leslie (2008) con *Crocodylus niloticus* en Botswana y Laverty y Dobson (2013) con *Caiman crocodilus* en Perú, ya que encontraron que no hay cambio considerable en la amplitud de nicho alimentario de los neonatos, juveniles, subadultos y adultos.

De manera contraria, otros análisis con *Crocodylus johnstoni* en Australia (Tucker *et al.*, 1996), *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* en Belice (Platt *et al.*, 2006, 2013) reportan que los valores de amplitud de nicho alimentario varían considerablemente entre las clases de tamaño analizadas, que va desde 0.9 a 0.7, o de 0.3 a 0.7, aunque no hay análisis de prueba de hipótesis (*t* de student), los valores de J' presentan un mayor rango.

En este estudio, el consumo de presas de los juveniles y neonatos del caimán en el estero Hueyate es el mismo y la diferencia está en la ocurrencia de insectos y arácnidos en los

neonatos, lo que hace que el valor de diversidad de los juveniles sea un poco más bajo. En este estudio tampoco hay reportes de presas como gasterópodos, anfibios y reptiles, quienes en otros trabajos, estas presas permiten a los juveniles tener una dieta más amplia (Silveria y Magnusson, 1999; Platt *et al.*, 2006, 2013; Laverty y Dobson, 2013). Seijas y Ramos, (1980), Laverty y Dobson, (2013), Silveria y Magnusson, (1999) y Platt *et al.*, (2006, 2013), reportaron que el repertorio de alimento que se supone puede ingerir un neonato es muy limitado, como son los insectos, arácnidos y algunos crustáceos, incluso algunos peces en muy baja frecuencia. Los juveniles, pueden presentar una dieta más amplia, al empezar a consumir otros tipos de presas como gasterópodos, peces, incluso algunos vertebrados terrestres, como reptiles y anfibios. Es probable, que por la disponibilidad de diferentes tipos de presas en el sistema salobre del estero Hueyate, los juveniles no puedan consumir más diversidad de presas. También puede indicar, que hay una fuerte competencia intra-específica en la dieta que presentan los caimanes neonatos y juveniles en el estero Hueyate, y no podemos descartar una competencia inter-específica por el alimento con *Crocodylus acutus*, limitando los recursos alimentarios para el caimán.

Solapamiento de dieta. Hay un alto solapamiento de dieta entre las tres clases de tamaño del caimán en el estero Hueyate, similar a lo reportado con *Crocodylus johnstoni* en Australia y *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* en Belice (Tucker *et al.*, 1996; Platt *et al.*, 2006, 2013). En este estudio, las clases de tamaño adyacentes presentan mayor solapamiento de la dieta, y las clases de tamaño más distantes tienen un menor solapamiento. El solapamiento de la dieta entre los neonatos y los juveniles es menor (79.9 %) que el solapamiento entre los juveniles y subadultos (84.1 %), al igual que lo reportado por Tucker *et al.* (1996) con *Crocodylus johnstoni*, pero contrarios con lo reportado por Platt *et al.* (2006, 2013), donde

las clases de tamaño más pequeñas tienen mayor solapamiento que las clases de tamaño más grandes.

El solapamiento de la dieta entre los neonatos y subadultos, es el más bajo (75.6 %), como se esperaba por el cambio en la dieta debido al desarrollo de los organismos. Este resultado coincide con los reportes de *Crocodylus johnstoni* en Australia y *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* en Belice (Tucker *et al.*, 1996; Platt *et al.*, 2006, 2013); sin embargo, el solapamiento presentado en este estudio es bastante alto, comparado con lo reportado por Tucker *et al.* (1996) y Platt *et al.*, (2006, 2013), quienes encontraron un 64.0 % de solapamiento entre ejemplares de 10 a 20 cm y 60 a 70 cm LHC, y 41.6 % y 45.7 % de solapamiento entre ejemplares 15 a 20 cm y 60 a 90 cm de LHC, respectivamente. El alto solapamiento indica que hay una fuerte competencia entre las clases de tamaño de *C. c. chiapasius* por los recursos alimentarios en el estero Hueyate.

La prueba Q de Cochran, confirma la suposición de que hay una alta competencia por los recursos alimentarios entre las clases de tamaño del caimán en el estero Hueyate. Este análisis demuestra, que la composición de la dieta del caimán en las tres clases de tamaño es estadísticamente la misma, es decir, no hay diferencia entre lo que comen los caimanes. En estudios con caimanes (Seijas y Ramos, 1980; Magnusson y Silva, 1987; Thorbjarnarson, 1993; Borteiro *et al.*, 2009), también reportan que las presas que consumen las diferentes clases de tamaño, son prácticamente las mismas. Entonces, el caimán no cambia la composición de su dieta, como lo hacen los cocodrilos (Tucker *et al.*, 2006; Platt *et al.*, 2006, 2013;), y esto, puede ser una característica única del caimán. Sería muy interesante agregar a la clase de tamaño de los adultos, quienes posiblemente puedan diferir de la composición de la dieta.

Tendencias ontogénicas. La prueba de Friedman no encontró diferencias estadísticamente entre la abundancia de las dietas de las tres clases de tamaño de *C. c. chiapasius*. Este es un resultado que no concuerda con lo reportado por Thorbjarnarson (1993) y Seijas y Ramos (1980), con *Caiman crocodilus* en Venezuela, *Crocodylus johnstoni* en Australia (Tucker *et al.*, 1996), *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* en Belice (Platt *et al.*, 2006, 2013) y *Caiman crocodilus* en Perú (Lavery y Dobson, 2013), ya que mencionan que la abundancia de la dieta difiere de una clase de tamaño a otra. Sin embargo, estos autores no aplicaron una prueba de hipótesis para sustentar lo que mencionan a diferencia de lo que se realizó en este trabajo. Aunque se vea una diferencia a simple vista en la abundancia de las dietas de las diferentes clases de tamaño de los crocodilianos antes mencionados, estadísticamente puede ser no significativa. Tomando en cuenta que no hay trabajos de dieta que incluyan este análisis, no podemos comparar objetivamente con otros trabajos, pero se abre la posibilidad de analizar la dieta de esta manera. Sería interesante ampliar el análisis con *C. c. chiapasius* y aplicar la prueba de Friedman en otros crocodilianos para hacer mejores comparaciones.

C. c. chiapasius sigue un patrón general de los cambios en la dieta según en la etapa de desarrollo en la que se encuentra. Los neonatos y los juveniles se alimentan principalmente de insectos, arácnidos y crustáceos, mientras que en los subadultos aumenta y agregan a la dieta vertebrados (*i.e.*, peces y aves). Lo anterior concuerda con los cambios ontogénicos en la dieta que han sido bien documentados para caimanes (Thorbjarnarson, 1993; Silveria y Magnusson *et al.*, 1999; Horna *et al.*, 2003; Lavery y Dobson, 2013), y para algunos crocodilianos (Tucker *et al.*, 1996; Wallace y Leslie, 2008; Platt *et al.*, 2006, 2013; Borteiro *et al.*, 2009), esto a su vez refleja cambios de requerimientos energéticos al igual que la capacidad de capturar presas de mayor tamaño (Webb *et al.*, 1991).

C. c. chiapasius presenta una disminución en la ingesta de insectos y de arácnidos al aumentar la talla de los individuos, igual a lo reportado para *Caiman crocodilus* por Thorbjarnarson (1993), en Venezuela, Silveria y Magnusson (1999), en Brasil, Horna *et al.* (2003), en Perú, Borteiro *et al.* (2009), en Uruguay y Laverty y Dobson (2013), en Perú y otros cocodrilianos (Tucker *et al.*, 1996; Platt *et al.*, 2006, 2013; Wallace y Leslie, 2008; Saalfeld *et al.*, 2011). Esta disminución difiere con lo reportado por Seijas y Ramos, (1980) con *Caiman crocodilus* en Venezuela, donde el consumo de insectos disminuye hasta cero en los adultos. En este estudio, aunque hubo disminución en la ingesta de insectos, se encontraron insectos en 66.6 % de los caimanes subadultos y se ve un aumento en el consumo de arácnidos en los subadulto, pero esta abundancia de insectos y arácnidos en los subadultos tiene que ser tomado con reservas. Es probable que la aparición de arácnidos y de insectos en los subadultos se deba a un consumo accidental, ya que el número de partes recuperadas de insectos y arácnidos es muy bajo (tres partes). Por el bajo tamaño de muestra de los subadultos no podemos concluir de forma adecuada.

De manera inversa el consumo de los crustáceos aumento considerablemente al aumentar el tamaño de los caimanes. El aumento de la ocurrencia de los crustáceos fue muy grande, hasta un 100 % de ocurrencia en los subadultos y el consumo de los crustáceos en todas las clases de edad fue muy alto (> 45.0 % de los individuos), coincidente con lo reportado por Platt *et al.* (2013) en su trabajo con *Crocodylus acutus* en Belice. La tendencia del aumento del consumo de crustáceos en otros estudios con caimanes en Venezuela, Brasil, Perú y Uruguay no es tanto (Gorzula, 1978; Magnusson *et al.*, 1987; Thorbjarnarson, 1993; Silveira y Magnusson, 1999; Borteiro *et al.*, 2009; Laverty y Dobson, 2013) y de otros cocodrilos como *Crocodylus johnstoni* en Australia (Tucker *et al.*, 1996), *Crocodylus moreletti* en Belice (Platt *et al.*, 2006), sin embargo el consumo de crustáceos en estas especies es consistente,

ya sea alto o bajo se sigue consumiendo en todas las clases de tamaño. Esto quiere decir que los crustáceos son una presa importante en la dieta del *C. c. chiapasius* en el estero Hueyate al igual que para otros crocodilianos.

Los peces presentan un aumento en la ocurrencia de los contenidos estomacales analizados al aumentar la talla de los caimanes. Este resultado concuerda con lo reportado en otros estudios (Seijas y Ramos, 1980; Thorbjarnarson, 1993; Silveira y Magnusson, 1999; Platt *et al.*, 2006; Villegas y Schmitter, 2008) donde mencionan que tanto los caimanes como los cocodrilos tienen un consumo alto de peces en tallas de juveniles y subadultos. Aunque aumento el consumo de los peces en los subadultos, la ocurrencia de los peces es relativamente bajo en toda la muestra, posiblemente se deba a la competencia interespecífica, principalmente con *Crocodylus acutus* y pescadores locales como se menciona anteriormente.

En *C. c. chiapasius* el consumo de vertebrados terrestres no fue tan grande como se esperaba por lo reportado por Thorbjarnarson (1993) con *Caiman crocodilus* en Venezuela, Silveira y Magnusson (1999) con *Caiman crocodilus* en Brasil y Platt *et al.*, (2013) con *Crocodylus acutus* en Belice, ya que la ingesta fue muy baja. Este resultado puede estar sesgado por el número de ejemplares de tallas pequeñas que se analizó y no es posible concluir de manera puntal.

Otros contenidos estomacales. Los restos estomacales no considerados como alimento, son principalmente materia vegetal (44.0 % a 100 %, en las diferentes clases de tamaño) entre los cuales encontramos una buena proporción de restos de hojas, madera y algunas semillas. Como mencionan otros reportes (Seijas y Ramos, 1980; Thorbjarnarson, 1993; Casas y Barrios, 2003), la aparición de restos vegetales en el contenido estomacal de los cocodrilos

se debe principalmente a la ingesta accidental de los mismo durante el forrajeo (Webb *et al.*, 1991; Wallace y Leslie, 2008; Platt *et al.*, 2013). También se reporta que la ganancia energética por la ingesta de materia vegetal puede ser nula, ya que esta es indigerible, aunque en algunos casos pueda haber una pequeña ganancia energética (Platt *et al.*, 2013). En este trabajo la ocurrencia de materia vegetal fue alta y es probable que la ingesta de estos restos se deba a una ingesta accidental por la zona en la que se encontraban los ejemplares capturados, como lo es el lirio acuático, las raíces del manglar o la raíz del zapotón. Todo esto bajo el supuesto de que el sitio donde los ejemplares fueron capturados también sean posibles sitios donde el caimán se pueda alimentar, hablándonos de modos de forrajeo en zonas con vegetación (Borteiro *et al.*, 2009).

Casas y Barrios (2003) y Platt *et al.* (2013) mencionan que puede haber una posibilidad de que los crocodilianos pueden actuar como dispersores de semillas secundarios, y que la ingesta de frutos o semillas sea accidental. En este trabajo solamente se encontraron semillas en dos ejemplares y no hay restos de algún fruto, lo más probable es que la ingesta de estas haya sido accidental. Rosenblatt *et al.* (2014), realizaron un sencillo experimento, en el que ponen a prueba la viabilidad de semillas ingeridas por *Alligator mississippiensis* contra semillas recogidas directamente de los frutos, demostrando que las semillas encontradas en el estómago de *Alligator mississippiensis* no son viables. Rosenblatt *et al.* (2014) sólo pone a prueba una especie de planta sin poder generalizar que esto ocurre en todas las semillas que se han reportado en los estómagos de los crocodilianos. Se necesitarían hacer más experimentos al respecto con otras especies vegetales y de crocodilianos para aclarar esta duda (Rosenblatt *et al.*, 2014).

Se menciona la posibilidad de que los crocodilianos complementen su dieta carnívora con un poco de materia vegetal como los frutos (Platt *et al.*, 2013). sin embargo este mismo autor

menciona que la ganancia energética es mínima o nula, y ya que no se encontró ningún resto de frutos en el caimán es probable que la frugívora y dispersión de las semillas en estero Hueyate no sea de relevancia.

La nula ocurrencia de gastrolitos en la muestra es un resultado muy extraño, debido a que en otros estudios se reporta la existencia de gastrolitos en el contenido estomacal de los crocodilianos (Seijas y Ramos, 1980; Webb *et al.*, 1991; Thorbjarnarson, 1993; Tucker *et al.*, 1996; Platt *et al.*, 2006, 2013; Wallace y Leslie, 2008; Borteiro *et al.*, 2009). Los gastrolitos tienen una función que ayuda a la trituración y digestión del alimento ingerido por los cocodrilos (Platt *et al.*, 2006). Tienen mayor frecuencia en tallas juveniles, subadultos y adultos de *Crocodylus niloticus* (Wallace y Leslie, 2008). En este estudio hay una gran proporción (30.0 %) de neonatos y se entiende la ausencia de gastrolitos en esta clase de tamaño. Sin embargo, esto no explica la ausencia de gastrolitos en tallas juveniles y subadultas en este estudio. Es probable que la ausencia de gastrolitos se deba a la geología del área (Wallace y Leslie, 2008) y que otros restos (*e.g.*, vegetación) ayuden al proceso de digestión (Garnett, 1985) de los caimanes del estero Hueyate.

En este trabajo se registró una baja cantidad de basura en los caimanes. Uno de los restos de basura que se encontró, fue restos de una red de pesca. Como ya se había mencionado, en el estero Hueyate hay práctica de pesca, y se colocan redes de pesca en puntos estratégicos en el estero. El caimán pudo haberse alimentado de un pescado atrapado en la red de pesca y de esta manera haya arrancado un trozo de la red. Esta observación, nos habla de las probables estrategias de caza que puede adquirir un animal al convivir con humanos en la misma área y que los caimanes también se comportan como consumidores oportunistas. El estero Hueyate a simple vista no tenía restos de basura como plásticos, aluminio, etc., por lo que es importante mencionar el cuidado que se le ha dado al estero Hueyate por la población local.

CONCLUSIONES

Este trabajo representa el primer esfuerzo por conocer la dieta del *Caiman crocodilus chiapasius* en México. *C. c. chiapasius* presenta un cambio en la alimentación por la etapa de desarrollo en la que se encuentra. Los tipos de presas encontrados fueron: Insectos, arácnidos, crustáceos, peces y aves.

Los neonatos se alimentan mayoritariamente de artrópodos, siendo los insectos acuáticos los más abundantes, seguido por los arácnidos y los crustáceos. La ingesta de peces es poca.

Los caimanes juveniles aumentan el consumo de crustáceos, siendo el principal tipo de presa. El consumo de insectos y arácnidos disminuye y el de peces es bajo.

Los subadultos se alimentan principalmente de peces y crustáceos. El consumo de insectos y arácnidos disminuye, y probablemente sea consumo accidental. En esta clase de tamaño hay ingesta de aves. El tamaño de muestra no permite una conclusión objetiva para esta clase de tamaño.

La amplitud de nicho alimentario en las tres clases de tamaño, es muy similar, ligeramente mayor en neonatos y subadultos, y menor en juveniles. Los caimanes se alimentan de los mismos tipos de presas en las mismas proporciones.

Hay un alto solapamiento de dieta, y no hay diferencia en la composición de la dieta entre las tres clases de tamaño. El solapamiento es mayor en las clases de tamaño adyacentes y menor en las clases distantes.

No hay diferencia en la abundancia de presas consumidas por las tres clases de tamaño del caimán. Sin embargo, el consumo de insectos y arácnidos disminuye al aumentar la talla de los caimanes, y el consumo de crustáceos y peces es mayor en los ejemplares grandes. Se brindan datos importantes para la toma de decisiones sobre la conservación del caimán en la Reserva de la Biósfera, La Encrucijada.

Se recomienda realizar análisis complementarios para poder generalizar a cerca de la dieta del *C. c. chiapasius*. Estos trabajos deben analizar la variación de la dieta por diferentes factores, como: época del año, variación por diferentes hábitats, aumentar la muestra de tallas adultas y hacer una comparación de la dieta de *Crocodylus acutus* y *C. c. chiapasius*. Además, complementar con trabajos que reflejen el estado de salud (directa o indirectamente) de los caimanes.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrams, P. 2000. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31: 79-115.
- Antelo, R., Ayarzagüena, J. y J. Castroviejo. 2008. Mortalidad. Pags. 99-112 en *Biología del cocodrilo o caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius) en la Estación Biológica El Frío, Estado Apure (Venezuela)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. España.
- Allsteadt, J. y C. Vaughan. 1994. Food habits of *Caiman crocodilus* in Caño Negro, Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical*, 3: 24-29.
- Álvarez del Toro. 1974. Los Crocodylia de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales A. C., México D. F., 70 pp.
- Arce-Pérez, R y M. A. Morón. 2011. Sinopsis de los Hydrophiloidea de México (Coleoptera: Hydrophilidae, Helophoridae, Epimetopidae, Georissidae e Hydrochidae), con una clave para la identificación de los géneros. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 491-514.
- Arce-Pérez R y E. R. Roughley. 1999. Lista anotada y claves para los Hydradephaga (Coleoptera: Adepaga: Dytiscidae, Nortoridae, Halilidae, Gyrinidae) de México. *Dugesiana*, 6: 69-104.
- Braolovvsky, A. H. y M. C. Márquez. 1974. Contribución al estudio de los Hemiptera-Heteroptera de México II. Género *Lethocerus* Mayr, 1853. *Serie Zoología*, 1: 95-98.
- Bondavalli, C. y R. E. Ulanowicz. 1999. Unexpected effects of predators upon their prey: the case of the american alligator. *Ecosystems*, 2:49–63.

- Borteiro, C., Gutierrez, F., Tedros, M. y F. Kolenc. 2009. Food habits of the Broad-snouted Caiman (*Caiman latirostris*: Crocodylia, Alligatoridae) in northwestern Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 44: 31-36.
- Brito, P. S., Andrade, D. V. y A. S. Abe. 2002. Do caimans eat fruit? *Herpetological Natural History*, 9: 95-96.
- Carabias, L. J., Provencio, E., de la Maza, E. J. y G. F. Jimenés. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera La Encicijada. Editorial Instituto Nacional de Ecología, México D.F. 184 pp.
- Cardoza, M. G., Estrada J. L., Rojo F. A., Mar C. L. y F. Gelwick. 2011. Espectro trófico del bagre *Ictalurus punctatus* (Siluriformes: Ictaluridae), en la presa Lázaro Cárdenas, Indé, Durango, México. *Hidrobiológica*, 21: 210-216.
- Casas, A. G. y M. A. Guzmán. 1970. Estudio actual sobre las investigaciones de cocodrilos mexicanos. Instituto Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueros, Serie Divulgación Boletín, 3: 43-52.
- Casas, A. G. y Q. G. Barrios. 2003. Hábitos alimenticios de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) determinados por el análisis de sus excretas en la costa de Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 74: 35-42.
- Cupul-Magaña. F., Rubio, D. A., Molano, R. F. y A. J. Reyes. 2008. Contenido estomacal de neonatos de *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) en Boca Negra, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 16:41-45.
- Delany, M. F., Woodward, A. R., Kiltie, R. A. y C. T. Moore. 2011. Mortality of american alligators attributed to cannibalism. *Herpetologica*, 67:174-185.

- Dunson, W. A. 1982. Salinity relations of crocodiles in Florida Bay. *Copeia*, 1982:374–385
- Escobedo, G. A., Cupul-Magaña. F. y J. A. Velasco. 2011. Misconceptions about the taxonomy and distribution of *Caiman crocodilus chiapasius* and *C. crocodilus fuscus* (Reptilia: Crocodylia: Alligatoridae). *Zootaxa*, 3015:66-68.
- Escobedo-Galván A. H., G. Casas-Andreu y G. Barrios-Quiroz. 2015. On the occurrence of *Caiman crocodilus* in Oaxaca, Mexico: a misunderstanding for over 140 years. *Mesoamerican Herpetology*, 2:220-223
- Fernández A. J. 2011. Fluctuación y tamaño de una población de *Caiman crocodilus* (Reptilia: Alligatoridae) en la Reserva de la Biósfera la Encrucijada, Pijijiapan, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México D. F. 63 pp.
- Flores, O. G. 2005. Caracterización de una población del *Caiman cocodrilus chiapasius* en El Castaño, en La Reserva de la Biósfera La Encrucijada, Chiapas México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F. 82 pp.
- Flores, O. G. 2010. Influencia de algunos factores ambientales en la estructura poblacional y abundancia del *Caiman crocodilus chispasius* en la reserva de la Biósfera "La Encrucijada". Tesis de Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural, ECOSUR, México. 97 pp.
- Fitzgerald, I. A. 1989. An evaluation of stomach-flushing techniques for crocodylians. *Journal of Herpetology*, 23:170–172.

- Gabrey, S. W. 2011. Demographic and geographic variation in food habits of American alligators (*Alligator mississippiensis*) in Louisiana. *Herpetological Conservation and Biology*, 5:241-250.
- Garnett, S. T. 1985. The consequences of slow chitin digestion on crocodilian diet analyses. *Journal of Herpetology*, 19:303–304.
- García, G. J. y M. A. López-Luna. 2010. Análisis bibliográfico del conocimiento de los crocodilianos en México. *Revista Latinoamericana de Conservación*, 1:25-31.
- García, A y A Cabrera-Reyes. 2008. Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 24:91-115.
- Gorzula, S. J. 1978. An ecological study of *Caiman crocodilus crocodilus* inhabiting Savanna Lagoons in the Venezuelan Guayana. *Oecologia*, 35:21-34.
- Gutiérrez, G. 1998. Estrategias de forrajeo. Pgs. 359-381 en (R. Ardila, W. López, A.M. Pérez, R. Quiñones y F. Reyes, eds). *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento*, Librería Nueva, Madrid.
- Hernández, H. H., De Quevedo, M. R. y H. P. Hernández. 2006. Los cocodrilos de la costa Pacífico occidental (Michoacán, Colima y Jalisco) de México. Págs. 375-389 en (Jiménez Q y B. Espino, eds.) *Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*, SEGARPA, Instituto Nacional de la Pesca, México D. F.
- Jackson, A. D., Rundle, D. S., Attrill, M. J y P. A. Cotton. 2004. Ontogenetic changes in metabolism may determine diet shifts for a sit-and-wait predator. *Journal of Animal Ecology*, 73:536-545.

- Jackson, J. F., Campbell, H. W. y K. E. Campbell, Jr. 1974. The feeding habits of Crocodilians: validity of the evidence from stomach contents. *Journal of Herpetology*, 8:378-381.
- Janes, D. y W. H. Gutzke. 2002. Factors affecting retention time of turtle scutes in stomachs of American Alligators, *Alligator mississippiensis*. *American Midland Naturalist*, 148:115–119.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins, New York. 654 pp.
- Laverty, M. T. y A. P. Dobson. 2013. Dietary overlap between Black caimans and Spectacled caimans in the Peruvian Amazon. *Herpetologica*, 69:91-101.
- Magnusson, W. E., Silva, E. V. y A. P. Lima. 1987. Diets of amazonian crocodilians. *Journal of Herpetology*, 21:85–95.
- Marioni, B., Silveria, R., Magnusson, W. y J. Thorbjarnarson. 2008. Feeding behavior of two sympatric caiman species, *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodilus*, in the Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology*, 42:768-772.
- Merritt, R. W., Cummins, K.W. y M. B. Berg. 2008. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Editorial Kendall Hunt publishing company, United States of America, 1158 pp.
- Nifong, C. J., Rosenblatt, E. A., Johnson, A. N., Barichivich, W., Silliman, R. B. y M. R. Heithaus. 2012. American Alligator Digestion Rate of Blue Crabs and Its Implications for Stomach Contents Analysis. *Copeia*, 3:419-423.
- Nitecki, H. M. y A. J. Kitchell. 1986. The evolution of predator-prey behavior naticid gastropods and their molluscan prey. Págs. 88- 110 en *Evolution of Animal Behavior*

Paleontological and Field Approaches. Oxford University Press, Oxford Science Publications, Estados Unidos New York.

- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 15: 523-575.
- Platt, S. G., Rainwater R. T., Finger G. A., Thorbjarnarson, J. B., Anderson A. T. y T. S. McMurry. 2006. Food habits, ontogenetic dietary partitioning and observations of foraging behavior of morelet's Crocodile (*Crocodylus moreletii*) in northern Belize. *Herpetological Journal*, 16: 281-290.
- Platt, S. G., Thorbjarnarson J. B., Rainwater T. R. y D. R. Martin. 2013. Diet of the American Crocodile (*Crocodylus acutus*) in marine environments of coastal Belize. *Journal of Herpetology*, 47:1-10.
- Reserva de la Biósfera La Encrucijada. 2010. Monitoreo Poblacional de Cocodrilianos (*Crocodylus acutus* y *Caiman crocodilus fuscus*) en la Reserva de la Biósfera La Encrucijada. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Rychlika, L. y E. Jancewicz. 2002. Prey size, prey nutrition, and food handling by shrews of different body sizes. *Behavioral Ecology*, 13:216-223.
- Romero T. R. 2011. Estructura poblacional y distribución de *Caiman crocodilus* en la Reserva "La Encrucijada". Tesis de Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural, ECOSUR, México, 35 pp.
- Sánchez, H.O, López S. G., Naranjo O. A. y D. H. Benítez. 2011. Programa de monitoreo del cocodrilo del pantano (*Crocodylus moreletii*), México-Belice-Guatemala. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 270 pp.

- Saalfeld, T.F., Conway, C.W. y E. G. Calkins. 2011. Food habits of American Alligators (*Alligator mississippiensis*) in east Texas. *Southeastern Naturalist*, 10:659-672.
- Schaller, G. J. y P. G. Crawshaw, Jr. 1982. Fishing behavior of paraguayan Caiman (*Caiman crocodilus*). *Copeia*, 1:66-72.
- Scharf, F. S. y K. K. Schlicht. 2000. Feeding habits of red drum (*Sciaenops ocellatus*) in Galveston Bay, Texas: seasonal diet variation and predator-prey size relationships. *Estuaries*, 23:128-139.
- Schoener, W. T. 1968. The anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex Fauna. *Ecology*, 49:704-726.
- Seijas, A. 1983. Estimaciones poblacionales de babas (*Caiman crocodilus*) en los llanos occidentales de Venezuela. *Vida Silvestre Neotropical*, 1:24-30
- Seijas, A. 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 Biologica Venezuelica*, 10: 373-389.
- Silveira, R. D. y W. E. Magnusson. 1999. Diets of spectacled and black caiman in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 33:181-192.
- Taylor, A. J., Webb, G. J. y W. E. Magnusson. 1978. Methods of obtaining stomach contents from live crocodylians (Reptilia, Crocodylidae). *Journal of Herpetology*, 12: 415-417.
- Thorbjarnarson, J. B. 1993. Diet of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the Venezuelan Llanos. *Herpetologica*, 49:108–117.

- Thorbjarnarson, J. B. 1993. Fishing behavior of spectacled caiman in the Venezuelan Llanos. *Copeia*, 4:1166-1171.
- Thorbjarnarson, J. B. 1990. Notes on the feeding behavior of the Gharial (*Gavialis gangeticus*) under semi natural conditions. *Journal of Herpetology*, 24:99–100.
- Triplehorn, A. C. y F. N. Johnson. 2005. Borror and DeLong's introduction to the study of insects. Editorial Thomson, United States of America, 864 pp.
- Tucker, A. D., Limpus, C. J., McCallum, I. H. y K. R. McDonald. 1996. Ontogenetic dietary partitioning by *Crocodylus johnstoni* during the dry season. *Copeia*, 1996:978–988.
- Velasco, A. y J. Ayarzagüena. 2010. Spectacled *Caiman crocodylus*. Págs. 10-15 en (S.C. Manolis y C. Stevenson, eds.) *Crocodyles. Status survey and conservation action plan*. Third Edition, Crocodile Specialist Group: Darwin.
- Villegas, A y J. J. Schmitter Soto. 2008. Feeding habits of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) (Reptilia: Crocodylidae) in the Southern coast of Quintana Roo, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 3:117-124.
- Wallace, M. y L. Leslie. 2008. Diet of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in the Okavango Delta, Botswana. *Journal of Herpetology*, 42:361-368.
- Webb, G. J., Hollis G. J. y S. C. Manolis. 1991. Feeding, growth, and food conversion rates of wild juvenile saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Journal of Herpetology*, 25:462–473.
- Whitfield S. M. y M. A. Donnelly. 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rica leaf litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology*, 22:409-417.

- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Saddle River, New Jersey: Prentice Hall. 718 pp.