

Los Crocodylia de México: caracterización acústica espectro-temporal de los llamados de alarma

The Crocodylia of Mexico: spectro-temporal acoustic characterization of distress calls

Hernán Mandujano-Camacho^{1, 4}, Fernando González-García², Yann Lucien Hénaut³, Griselda Escalona-Segura⁴, Jerónimo Domínguez-Lazo⁵ y Benigno Ruiz-Sesma¹

RESUMEN

El sonido más conspicuo emitido por crías y juveniles de los Crocodylia, es el llamado de alarma. Este llamado es producido en situaciones de peligro o cuando son capturados y solicitan auxilio. En Chiapas, México, confluye la distribución natural de tres especies de Crocodylia. La especie de más amplia distribución es *Crocodylus acutus* y vive en simpatria con *Crocodylus moreletii* en la zona norte del estado, y con *Caiman crocodilus* en la zona costa, mientras que en la meseta central es alopatrica. La especie *C. acutus* ocupa sitios abiertos, en tanto que las otras dos especies son restringidas a sitios pantanosos con mayor presencia de vegetación. Esto hace suponer que la vocalización de *C. acutus* sea diferente al de las otras dos especies. Para conocer si existen diferencias espectro-temporales interespecíficas en las vocalizaciones de los Crocodylia de México, fueron grabados los llamados de alarma de individuos de tres especies bajo condiciones de cautiverio. Se compararon las características espectro-temporales de los llamados de alarma y se observó que algunas características son diferentes y otras son compartidas, como por ejemplo la duración del llamado. Las características espectrales de los llamados de alarma de *C. acutus* son de frecuencias más altas (agudos), los cuales viajan mejor en zonas abiertas típicas de los sitios que ocupa la especie; mientras que los emitidos por *C. moreletii* y *C. crocodilus* son de frecuencias más bajas (graves), que viajan mejor en presencia de vegetación.

Palabras clave: bioacústica, grabaciones, sonidos, vocalizaciones, cocodrilianos

ABSTRACT

The most conspicuous sound produced by hatchlings and juveniles of Crocodylia, is the distress call. This call is sent in situations of danger or when they are caught and request assistance. In Chiapas, Mexico, we find the natural distribution of three species of Crocodylia. The species most widely distributed is *Crocodylus acutus*, which is sympatric with *Crocodylus moreletii* in the northern part of the state, and with *Caiman crocodilus* in the coastal zone; in the central plateau it is allopatric. The species *C. acutus* occupies open spaces, while the other two species are restricted to areas with greater presence of wetland vegetation. This suggests that the vocalizations of *C. acutus* are different from the other two species. In order to determine whether there are spectrum-temporal interspecific differences in the vocalizations of the Crocodylia of Mexico, distress calls of captive individuals of three species were recorded. The spectrum-time characteristics of distress calls were compared and we found that although some features are different, others are shared, such as the duration of the call. The spectral characteristics of distress calls indicate that *C. acutus* produces higher frequencies, which make the calls travel better in open areas typical to the sites occupied by the species. Those produced by *C. moreletii* and *C. crocodilus* have lower frequencies and they travel better in the presence of vegetation.

Key words: bioacoustics, recordings, sounds, vocalizations, crocodilians

INTRODUCCIÓN

La comunicación es el proceso de transferencia de información de un organismo a otro; el que envía la señal es denominado "emisor" y el que la recibe, "receptor" (Smith, 1982; Bradbury y Vehrencamp, 1998). La transferencia de información puede ser por vía acústica, visual, táctil, mecánica, química y/o eléctrica (Mannig, 1985; Redondo, 1994). La comunicación acústica implica la producción y emisión de sonidos a través de diferentes estructuras del organismo, típicamente la laringe en mamíferos y la siringe en

aves (Suthers, 2004), taxones destacados por su desarrollada comunicación vocal (Bradbury y Vehrencamp, 1998; Britton, 2000). Los Crocodylia no tienen un órgano vocal especializado; por tanto, es posible que el paso del aire por la glotis sea forzado por músculos para producir sonidos (Britton, 2000). Las aves y los Crocodylia provienen de un ancestro en común, los Archosaurios, razón por la cual podría esperarse que compartan algunas características conductuales o fisiológicas como, por ejemplo, la comunicación acústica, la eclosión y el cuidado parental (Burghardt, 1977; Astheimer et al., 1989).

¹ Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Chiapas. Rancho San Francisco Km 8, Carretera Ejido Emiliano Zapata. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Correo-e: hcamacho@unach.mx

² Instituto de Ecología, A.C., Red Biología y Conservación de Vertebrados. Xalapa, Veracruz, México

³ El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. Chetumal, Quintana Roo, México.

⁴ El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche. Lerma, Campeche, México.

⁵ Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Zoológico "Miguel Álvarez del Toro". Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

La comunicación acústica en los *Crocodylia* ha sido poco estudiada, sin embargo, han sido descritos cinco tipos de llamados: llamados de eclosión (*Hatching calls*), llamados de contacto o gruñidos (*Contact calls* o *grunts*), llamados de advertencia (*Threat calls*), llamados de molestia (*Annoyance calls*) y llamados de alarma (*Distress calls*) (Britton, 2000). Los llamados de alarma son emitidos por los *Crocodylia* en diferentes contextos conductuales, por ejemplo, cuando son capturados y solicitan auxilio (Álvarez del Toro, 1974; Gorzula, 1978; Romero, 1983), para establecer contacto con otro conespecífico, alertar sobre la presencia de algún depredador o marcar su territorio (Staton, 1978; Gorzula, 1985; Allstead y Vaughan, 1988; Britton, 2000). De tal forma, los llamados de alarma de los *Crocodylia* son más conspicuos en las crías y juveniles que en los adultos; cuanto más edad alcanzan los individuos, menos vocales son, posiblemente por la autonomía adquirida para defenderse por sí mismos (Vergne, Pritz y Mathevon, 2009).

El estudio de las vocalizaciones está ampliamente extendido en las aves, a través de las cuales se infieren las relaciones inter e intraespecíficas, se clasifican taxones con precisión y se estudian sus relaciones filogenéticas (Alström, 2001). El estudio de los repertorios vocales en las aves ha permitido conocer los límites de distribución entre una especie y otra (Chilton y Lein, 1996; Tubaro, 1999); así también, se ha estudiado que el tamaño corporal de las aves se correlaciona negativamente con el tono de las señales acústicas (Martin et al., 2011). Los *Crocodylia* de México están representados por tres especies, cuya distribución natural converge en el estado de Chiapas (Álvarez del Toro, 1974). Dos especies pertenecen a la familia *Crocodylidae*, *Crocodylus acutus* y *Crocodylus moreletii*, y otra pertenece a la familia *Alligatoridae*, *Caiman crocodilus* (Ross y Magnusson, 1989). La especie *C. acutus* ocupa cuerpos de agua en zonas abiertas e incursiona en el mar y se distribuye ampliamente en América; en Chiapas es alopátrica en la meseta central, mientras que en la zona norte del estado cohabita con *C. moreletii* y en la zona costera con *C. crocodilus*, restringiendo a ambas especies a lugares pantanosos y con más vegetación (Álvarez del Toro, 1974), posiblemente donde el contacto visual es reducido o nulo y se requiere una comunicación acústica más eficiente (Lang, 1989).

La comunicación acústica está ampliamente extendida en diversas especies de animales,

unas suelen habitar en áreas abiertas, donde la vegetación es poca o inexistente, de tal forma que emiten vocalizaciones de tonos agudos o de alta frecuencia, sonidos de modulación de frecuencia más rápida que se propagan mejor en ese ambiente (Morton, 1975; Catchpole y Slater 1995; Bradbury y Vehrencamp, 1998; Redondo, 2010). Otras especies de aves suelen habitar en el interior del bosque donde hay mayor presencia de vegetación y por ello emplean sonidos de tonos puros, es decir sonidos graves o de baja frecuencia, los cuales se propagan mejor en ese medio (Morton, 1975; Catchpole y Slater, 1995; Bradbury y Vehrencamp, 1998; Brumm y Naguib, 2009).

Debido a los diferentes tipos de hábitat que ocupan los *Crocodylia* de México, es posible que sus características acústicas varíen interespecíficamente. Se distinguen dos especies (*C. moreletii* y *C. crocodilus*) que ocupan sitios pantanosos con presencia de vegetación, donde la emisión de los llamados pueden ser de características graves, mientras que la especie simpátrica (*C. acutus*) que ocupa las zonas abiertas, se podría distinguir por la emisión de llamados agudos. El objetivo del trabajo de investigación fue describir y comparar las características espectro-temporales de los llamados de alarma en las tres especies de *Crocodylia* de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las grabaciones se realizaron durante el mes de enero de 2010, entre las 1200 y 1400 horas, a temperatura ambiente promedio de 25.6 °C en las instalaciones que ocupa el Museo Cocodrilo del Zoológico Regional Miguel Álvarez del Toro (ZOOMAT) (N 14°43'53" W 93°05'59", 638.5 msnm, temperatura ambiente promedio anual = 24.0 °C), ubicado en la periferia de la zona suroriente a 3 km de la ciudad de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

Se grabaron los llamados de alarma de 5 individuos de *C. acutus* de un año de edad (grupo A), 5 individuos de *C. acutus* de tres años de edad (grupo B). También fueron grabados 7 individuos de *C. moreletii* de cuatro años de edad (grupo C), todos nacidos en cautiverio. Así como 4 individuos de *C. crocodilus* (grupo D) de edad desconocida y con dos años bajo condiciones de cautiverio, provenientes de la costa de Chiapas. Para cada grupo se grabaron 50 llamados de alarma. En el Cuadro 1 se reporta la longitud

total y peso promedio de los individuos. La formación de los grupos por especie obedeció a la disponibilidad de individuos cautivos en el ZOO-MAT y no a una selección sistemática o por azar de individuos para integrar dichos grupos.

Los llamados de alarma fueron grabados usando un micrófono Sennheiser ME67, con respuesta de frecuencia de 20 Hz a 20 kHz y conectado a una grabadora digital marca TASCAM, modelo H2P2. Los sonidos fueron grabados en formato WAV, usando una tasa de muestreo de 44.1 kHz, y 16 bits de resolución. El micrófono se ubicó a 1.0 m de distancia del ejemplar y se dirigió frontalmente hacia las fauces. Cada ejemplar se contuvo físicamente por dos personas, una sujetó las extremidades anteriores, evitando oprimir la garganta pero procurando que el ejemplar mantuviera las fauces abiertas; otra sujetó las extremidades posteriores proporcionando eventualmente una gentil opresión con los dedos índice y pulgar en la base de la región caudal, cerca de las extremidades posteriores, como estímulo para la acción vocal del ejemplar (Britton, 2001; Vergne, Avril, Martin y Mathevon, 2007).

Los llamados de alarma grabados fueron visualizados y analizados a través de espectrogramas y oscilogramas, empleando el tamaño de ventana de 512, en Raven Pro versión 1.3 (Cornell University) (Figura 1). Las variables medidas para cada llamado de alarma fueron: frecuencia mínima (Fm), frecuencia máxima (FMx), ancho de banda (AB), frecuencia central (FC), frecuencia de máxima amplitud (FMA), ancho de banda intercuartiles (ABIC), duración total (Dt), duración máxima (DMx), potencia promedio (PP) y número de armónicos (NA). Las variables fueron correlacionadas a través de una prueba de

Spearman, para saber si alguna variable influyó sobre las otras. Los grupos fueron comparados a través de una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, para conocer la igualdad entre grupos por cada variable. Para destacar el grupo diferente, se empleó una prueba de Dunn. Todas las pruebas estadísticas se realizaron en el programa de cómputo SAS versión 8.0.

RESULTADOS

En la comparación de la longitud total y peso entre los 4 grupos, la prueba de Kruskal-Wallis indicó diferencias estadísticas; mientras que la prueba de Dunn reveló que, tanto la longitud total de los individuos como el peso de los grupos A, B y D, estadísticamente son iguales, al igual que los grupos B y C (Cuadro 1).

En la Figura 1 se puede observar a simple vista que la estructura de los llamados de alarma es evidentemente similar entre los grupos A, B y C, siendo el grupo D visualmente diferente a los otros, incluso con mayor cantidad de armónicos. Por simple observación directa de cómo se dibuja la amplitud de los sonidos en los oscilogramas, se puede notar que los grupos A, B y C son semejantes por sus mayores picos de amplitud, mientras que el oscilograma del grupo D es diferente por tener menor amplitud (Figura 1).

Según la correlación de Spearman entre las variables espectro-temporales de los llamados de alarma, las variables AB y FMx, así como la FMA y la FC poseen valores que están estrechamente correlacionados (Cuadro 2). La prueba de Kruskal-Wallis mostró que existen diferencias estadísticas entre las variables espectro-temporales de los llamados de alarma entre los cuatro grupos de cocodrilianos (Cuadro 3).

Cuadro 1. Total de ejemplares grabados, valores promedio de longitud total y peso para cada grupo de los Crocodylia de México. Estadísticos según prueba de Kruskal-Wallis y de Dunn

Grupo	N	Longitud total (mm)	PD	Peso (g)	PD
A	5	663.33	a	1091.67	a
B	5	711.85	ab	1585.71	ab
C	7	1115.29	b	5571.43	b
D	4	655.25	a	1037.50	a
Prueba de Kruskal-Wallis (Nivel de significancia para cada variable)		$\chi^2 = 15.33$, gl = 3, P < 0.001		$\chi^2 = 17.47$, gl = 3, P < 0.001	

PD = Prueba de Dunn. Valores con la misma letra en la misma columna, son estadísticamente iguales para P < 0.05

A = *Crocodylus acutus* (1 año)

B = *Crocodylus acutus* (3 años)

C = *Crocodylus moreletii* (4 años)

D = *Caiman crocodilus* (edad desconocida, 2 años de cautiverio)

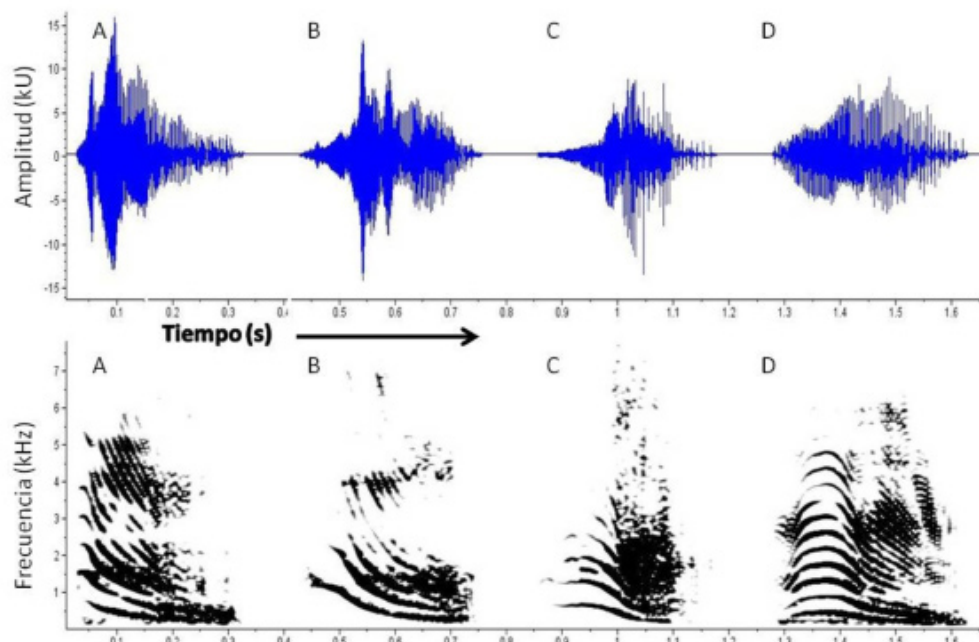


Figura 1. Oscilograma (arriba) y espectrograma (abajo) de los llamados de alarma. Tamaño de ventana = 1024, Sobrelapamiento 90%. A.- *Crocodylus acutus* (1 año), B.- *C. acutus* (3 años), C.- *C. moreletii* (4 años), D.- *Caiman crocodilus* (edad desconocida, 2 años cautivos).

Respecto a las variables de frecuencia AB, FMx, ABIC, Fm y NA, los resultados de la prueba de Dunn revelan que existen diferencias estadísticas entre las tres especies de cocodrilianos, dado que los grupos A y B son iguales, pero diferentes con los grupos C y D que son iguales (Cuadro 3). La FC, FMA y PP de los grupos A y C son similares, mientras que difieren entre los grupos B y D, según la prueba de Dunn (Cuadro 3). La Fm es similar entre los grupos A, B y D, pero también entre los grupos A, B y C, según estadístico de Dunn (Cuadro 3).

La prueba de Kruskal-Wallis señala diferencias estadísticas entre los 4 grupos para las variables de tiempo de los llamados de alarma, Dt y DMx (Cuadro 3). Mientras que la prueba de Dunn revela que la Dt de los llamados de alarma es igual estadísticamente entre los grupos A y B, pero también entre los grupos B, C y D (Cuadro 3). La misma prueba señala que la DMx es estadísticamente igual entre los grupos A, B y C, pero también igual entre los grupos B, C y D (Cuadro 3).

Cuadro 2. Correlación de Spearman entre las variables acústicas espectro-temporales medidas en las vocalizaciones de alarma de los Crocodylia de México (n = 200). Valores subrayados = Principales correlaciones ($\geq 0,70$)

	Fm	FMx	AB	FC	FMA	ABIC	Dt	DMx	PP	NA
Fm	1.00									
FMx	0.04	1.00								
AB	0.03	0.99	1.00							
FC	0.07	0.37	0.37	1.00						
FMA	0.04	0.35	0.35	0.94	1.00					
ABIC	0.17	-0.38	-0.35	-0.21	-0.29	1.00				
Dt	0.05	0.19	0.19	0.01	0.03	-0.18	1.00			
DMx	-0.09	0.14	0.14	0.16	0.14	-0.24	0.17	1.00		
PP	0.02	-0.26	-0.26	0.07	0.06	-0.11	-0.23	-0.06	1.00	
NA	0.19	0.49	0.49	-0.06	-0.05	0.07	0.15	-0.04	-0.38	1.00

Fm = Frecuencia Mínima, **FMx** = Frecuencia Máxima, **AB** = Ancho de Banda, **FC** = Frecuencia Central, **FMA** = Frecuencia de Máxima Amplitud, **ABIC** = Ancho de Banda Intercuartiles, **Dt** = Duración del llamado de alarma, **DMx** = Duración Máxima del llamado de alarma, **PP** = Potencia Promedio y **NA** = número de Armónicos.

Cuadro 3. Comparación entre los valores medianos de las variables acústicas espectro-temporales de las vocalizaciones de alarma de los *Crocodylia* de México bajo condiciones de cautiverio. Estadísticos según prueba de Kruskal-Wallis y de Dunn

Variable	Grupo									ANDEVA de Kruskal-Wallis (Nivel de significancia)
	N	A	PD	B	PD	C	PD	D	PD	
Frecuencia Mínima (Hz)	50	93.4	ab	90.8	ab	84.5	b	106.9	a	$\chi^2= 13.94$, gl = 3, P = 0.003
Frecuencia Máxima (Hz)	50	9934.1	a	10250.8	a	4573.3	b	6332.6	c	$\chi^2= 64.48$, gl = 3, 0.0001
Ancho de Banda (Hz)	50	9840.7	a	10159.9	a	4490.4	b	6226.4	c	$\chi^2= 64.48$, gl = 3, P = 0.0001
Frecuencia Central (Hz)	50	1481.4	c	1767.4	a	1488.3	c	850.9	b	$\chi^2= 48.50$, gl = 3, P = 0.0001
Frecuencia de Máxima Amplitud (Hz)	50	1469.4	c	1777.7	a	1447.0	c	806.2	b	$\chi^2= 43.68$, gl = 3, P = 0.0001
Ancho de Banda Intercuartiles (Hz)	50	308.3	b	268.7	b	432.3	c	861.3	a	$\chi^2= 31.92$, gl = 3, P = 0.0001
Duración del llamado (s)	50	0.35	a	0.30	ab	0.29	b	0.30	b	$\chi^2= 8.80$, gl = 3, P = 0.03
Duración máxima (s)	50	29.4	a	23.0	ab	23.6	ab	16.5	b	$\chi^2= 8.32$, gl = 3, P = 0.03
Potencia promedio (dB)	50	83.0	a	77.9	b	81.5	a	76.8	b	$\chi^2= 42.72$, gl = 3, P = 0.0001
Armónicos (Valor discreto)	50	12.8	c	10.4	c	5.5	b	18.2	a	$\chi^2= 87.57$, gl = 3, P = 0.0001

N = Número de llamados

PD = Prueba de Dunn. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales para $P < 0.05$

A = *Crocodylus acutus* (1 año)

B = *Crocodylus acutus* (3 años)

C = *Crocodylus moreletii* (4 años)

D = *Caiman crocodilus* (edad desconocida, 2 años de cautiverio)

DISCUSIÓN

El llamado de alarma en los *Crocodylia* ha sido nombrado como gruñido, gemido, chillido, chirrido y/o ladrado; así como descritos fonéticamente usando palabras "ehh" y "eeao" (Britton, 2000). Sin embargo, al oído de los autores la fonación de los *Crocodylia* suena como un "graznido", el cual puede ser imitado haciendo un sonido gutural, iniciando el sonido con la boca cerrada y abriendo los labios súbitamente para dejarlo salir, haciéndolo sonar fonéticamente como "muua", con tono grave o agudo.

Es posible que los resultados en este trabajo hayan sido afectados por el tamaño de los individuos grabados, como ocurre en ranas, en las que se ha observado que el incremento en su tamaño hace que produzcan vocalizaciones con frecuencias más bajas (Ryan, 1988), o en aves, donde la relación alométrica entre el tamaño corporal y las vocalizaciones, también está ne-

gativamente correlacionado con la frecuencia de las señales acústicas (Martin et al., 2011). El vacío existente en el conocimiento de la comunicación acústica de los *Crocodylia*, limita las inferencias que se pueden realizar al respecto.

Los resultados sugieren que las diferencias interespecíficas detectadas en los individuos cautivos en el ZOOMAT están dadas con base en las características espectro-temporales. Los patrones espectrales de los llamados de alarma analizados muestran diferencias entre especies y similitud entre géneros. Los sonidos del género *Crocodylus* se parecen más entre sí, mientras que los de *Caiman* se diferencian claramente (Figura 1), posiblemente por las adaptaciones específicas a las características del hábitat, evidentes por el tipo de sonido emitido (Nottebohm, 1969).

Los grupos de *C. acutus* tienen valores de frecuencias más altos que los grupos de *C. moreletii* y *C. crocodilus*, quizá porque ocupan hábitats abiertos y están sometidas a mayor riesgo

de depredación en los primeros años de vida y por eso emplean, en conjunto, llamadas más agudas (Pooley y Ross, 1989; Redondo, 2010). Aunque las tres especies podrían combinar diferentes estrategias de comunicación, como por ejemplo la visual durante el día y la acústica por la noche (Lang, 1989; Vliet, 1989). Cada tipo de señal se adecua mejor a un ambiente determinado y posee propiedades diferentes, las cuales determinarán los costos y beneficios de cada una de ellas de acuerdo con el gasto energético que requiere producirlas y el tipo de receptores que pueden recibirlas (Redondo, 2010), así como la distancia entre el emisor y el receptor.

Los llamados de alarma desencadenan la defensa intraespecífica en crías y juveniles de *Crocodylia*, los cuales típicamente se mantienen en grupos donde se encuentra a corta distancia un individuo de mayor talla (Lang, 1989). Las vocalizaciones por peligro en varias especies conllevan información emocional y desencadenan la reacción de emisión de un sonido (llamado de alarma o auxilio), el cual se caracteriza por ser de fácil localización, sin importar los costos energéticos en los que deban incurrir (Ryan, 1988; Litvin et al., 2010). Esto ofrece ventajas, porque a mayor tamaño de grupo, mayor vigilancia, y porque la vocalización de varios individuos en el mismo sitio puede generar confusión en el depredador y esto puede ayudar a reducir la tasa de depredación (Senar, 2010). De tal forma, la comunicación intraespecífica debe guardar congruencia para que los individuos comprendan las señales, pero los llamados de alarma por tratarse de una solicitud de ayuda puede no representar una señal intraespecífica, sino una señal universal de auxilio que procure atraer la atención de cualquier individuo conespecífico o de aquellos que vivan en simpatria (Ryan, 1988), como en el caso de *C. acutus* y *C. moreletii*, así como de *C. acutus* y *C. crocodilus*.

Las señales que se emplean en la comunicación para transmitir cierta información, deben ser emitidas con una intensidad similar (Redondo, 2010). De esta forma, la potencia promedio o intensidad del sonido emitido fue estadísticamente significativa, sugiriendo que las señales acústicas son específicas. En el mismo sentido, los animales no responden a todos los estímulos presentes en su entorno, muestran selectividad hacia ciertas señales procedentes del medio exterior, como por ejemplo de sus conespecíficos y/o depredadores (Gómez y Colmenares, 2010). Así, la Dt y DMx de los llamados de alarma también indica

especificidad. Sin embargo, estas diferencias de las variables PP, Dt y DMx deben ser exploradas y analizadas más a detalle.

Los llamados de alarma en las tres especies de *Crocodylia* de México muestran ser diferentes en sus características espectro-temporales. En términos generales, los llamados de alarma de *C. acutus* son de frecuencias más altas (agudos), que los de *C. moreletii* y *C. crocodilus*. Sin embargo, los llamados de *C. moreletii* son más graves que los de *C. crocodilus*. Los sitios que ocupa *C. acutus* son aguas claras de ríos, lagunas y esteros, incursionando eventualmente en el mar (Álvarez del Toro, 1974) y las características de los sonidos que emite sugieren que funcionan mejor en esos ambientes. Los sitios que ocupan *C. moreletii* y *C. crocodilus* son pantanosos y con presencia de vegetación (Álvarez del Toro, 1974; Platt y Thobjarnarson, 2000), de tal forma que los sonidos de tono grave que producen podrían funcionar mejor en esos ambientes.

Los resultados de este trabajo abren un nuevo escenario de investigación, como por ejemplo explorar la diferencia interespecífica con diferentes tipos de llamados que los *Crocodylia* de México emiten, bajo contextos conductuales diferentes y comparando los sonidos de individuos cautivos *versus* individuos de vida silvestre. Así también, con base en las poblaciones silvestres de híbridos entre *C. acutus* y *C. moreletii* (Machkour, M'Rabet, Hénaut, Charruau, Gevrey, Winterton et al., 2009) se podrían obtener respuestas importantes acerca de la evolución de la comunicación acústica en los *Crocodylia*, estudiando las posibles adaptaciones al ambiente donde habitan y la dominancia genética de los individuos. Se desconoce si los llamados de alarma emitidos por las especies consideradas en el presente trabajo, desencadenan la reacción de auxilio interespecífica, lo cual también requiere de investigación.

AGRADECIMIENTOS

A Manuel Martínez Áeyon, Ángel David Alvarado Díaz y Guadalupe Ruiz Vidal, por su valiosa colaboración durante la contención física de los individuos empleados para la obtención de las grabaciones.

OBSERVACIÓN

El título de este trabajo obedece a una intencional adecuación, como un sincero homenaje a don Miguel Álvarez del Toro en su XV aniversario luctuoso y a su obra *Los Crocodylia de México: Estudio comparativo*, (1974). (QEPD).

REFERENCIAS

- Allstead, J. & Vaughan, C. (1988). Distress calls of Caiman (*Caiman crocodilus fuscus*) in Northern of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 36(2B):567-568.
- Alström, P. (2001). The use of sounds in bird systematics. Department of Systematic Zoology, Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Uppsala, Sweden. 18 p.
- Álvarez del Toro M. (1974). Los Crocodylia de México (estudio comparativo). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D.F. 70 p.
- Astheimer, I.B.; Manolis, S.C. & Grau, C.R. (1989). Egg formation in crocodiles: avian affinities in yolk deposition. *Copeia* (1): 221-224.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (1998). Principles of animal communication. Sinauer Associates, Inc. Publisher. Massachusetts. 882 p.
- Britton, A. (2000). Review and classification of call types of juvenile crocodylians, in: Grigg, G.C., Seebacher F. & Franklin, C.E. (Eds.). *Crocodylian biology and evolution*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, pp. 364-377.
- Brumm, H. & Naguib. (2009). Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Advances in the Study of Behavior*. 40:1-33.
- Burghardt, G.M. (1977). Of iguanas and dinosaurs: Social behavior and communication in neonate reptiles. *American Zoologist*. 17:177-190.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B. (1995). *Bird Song*. Biological themes and variations. Cambridge University Press.
- Chilton, G. & Lein, M.R. (1996). Long-term changes in songs and song dialect boundaries of Puget sound white-crowned sparrows. *The Condor*. 98:567-580.
- Gómez, J.C. y Colmenares, F. (2010). La causación del comportamiento: modelos clásicos y causas externas, en: Carranza, J. (Ed.). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Cáceres, España. Universidad de Extremadura, pp. 41-62.
- Gorzula, S. (1985). Are Caimans always in Distress?, *Biotropica*. 17(4):343-344.
- Gorzula, S.J. (1978). An ecological study of *Caiman crocodilus* Inhabiting Savanna Lagoons in the Venezuela Guayana. *Oecologia*. 31(1):21-34.
- Lang, G. (1989). Social behavior, in: Ross C.A. (Ed.). *Crocodyles and Alligators*. Australia, pp. 102-116.
- Litvin, Y.; Blanchard, D.C. & Blanchard, R.J. (2010). Vocalization as a social signal in defensive behavior, in: Brudzynski, S.M. (Ed.). *Handbook of mammalian vocalization: an integrative neuroscience approach*. United States of America, pp. 151-157.
- Machkour, S.; M'Rabet, S.; Hénaut, Y.; Charruau, P.; Gevrey, M.; Winterton, P. & Legal, L. (2009). Between introgression events and fragmentation, islands are the last refuge for the American crocodile in Caribbean Mexico. *Mar. Biol.* 156:1321-1333.
- Martin, J.P.; Doucet, S.M.R.; Knox, C. & Mennill, D.J. (2011). Body size correlates negatively with the frequency of distress call and songs of Neotropical birds. *Journal of Field Ornithology* 82(3):259-268.
- Morton, E.S. (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34.
- Nottebohm, F. (1969). The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *The Condor*, 71:299-315.
- Platt, S.G. & Thorbjarnarson, J.B. (2000). Population status and conservation of Morelet's crocodile, *Crocodylus moreletii*, in northern of Belize. *Biological Conservation*. 96:21-29.
- Pooley, A.C. & Ross, C.A. (1989). Mortality and predators, in: Ross, C.A. (Ed.). *Crocodyles and Alligators*. Australia, pp. 92-101.
- Redondo, T. (1994). Comunicación: teoría y evolución de señales, en: Carranza, J. (Ed.). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Cáceres, España. Universidad de Extremadura, pp. 255-298.
- Romero, G.A. (1983). Distress call saves a Caiman *C. crocodilus* hatching in the Venezuelan Llanos. *Biotrópica*. 15(1):71.
- Ross, C.A. & Magnusson, W.E. (1989). Living crocodylians, in: Ross, C.A. (Ed.). *Crocodyles and Alligators*. Australia, pp. 58-73.
- Ryan, M.J. (1988). Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication, in: Fritzsche, B. (Ed.). *Offprints from the evolution of the amphibian auditory system*. Austin, Texas, pp. 637-677.
- Senar, J.C. (2010). Vivir y convivir: la vida en grupos sociales, en: Carranza, J. (Ed.). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Cáceres, España. Universidad de Extremadura, pp. 205-234.
- Smith, W.J. (1982). *Etología de la comunicación*. 1ª edición. Fondo de Cultura Económica. México, pp. 449.
- Staton, M.A. (1978). "Distress calls" of crocodylians-whom do they benefit? *The American Naturalist*. 112(984):327-332.
- Suthers, R.A. (2004). Vocal mechanisms in birds and bats: a comparative view. *Annals da Academia Brasileira de Ciências*. 76(2):247-252.
- Tubaro, P.L. (1999). Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología*. 7:19-32.
- Vergne, A.L.; Avril, A.; Martin, S. & Mathevon, N. (2007). Parent-offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: do newborns' calls show an individual signature? *Naturwissenschaften*. 94:49-54.
- Vergne, A.L.; Pritz, M.B. & Mathevon, N. (2009). Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain. *Biol. Rev.* 84:391-411.
- Vliet, K.A. (1989). Social displays of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Amer. Zool.* 29:1019-1031.