

El cerdo cimarrón (*Sus scrofa*, Suidae) en la Isla del Coco, Costa Rica: Composición de su dieta, estado reproductivo y genética

Claudine Sierra

Programa Regional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Apdo. 1350-3000, Heredia, Costa Rica. Tel: 268-8160, Fax: 237-7036, corel: clodin@racsaco.cr

Recibido 15-III-2000. Corregido 17-XI-2000. Aceptado 25-II-2001.

Abstract: Feral pigs (*Sus scrofa*) cause different kinds of damage specially on oceanic islands. Pigs were introduced at Cocos Island, Costa Rica, during 1793 and bred successfully. I analysed feral pigs diet, reproductive state, genetics and the effects of predation, in order to gather data on their ecology and impact on certain Cocos Island communities. The diet was studied, during a dry and a wet period, through stomach contents. The genetic variability was determined through PCR analysis on tissue samples which were taken from feral (Cocos Island) and domestic (mainland) pig ear-lobes. Pigs at Cocos were omnivorous, the most important diet category in both seasons was fruits. More pigs consumed fruits during the wet season but the fruits did occupy more stomach volume during the dry season. Feral pigs did not disperse exotic seeds nor prey on animal endemic species. 56 % of the hunted pigs were males and 44 % were females. From females in reproductive age, 46 % were pregnant or suckling, and the average number of fetuses in a litter was 4.4. I confirmed a reproductive peak during January/February but could not demonstrate a reproductive peak during June/July. The low fetuses number per litter could be related with some levels of stress. The genetic variability for all the evaluated parameters within the feral population was low but not as low as expected. I suggest a compensatory mechanism where the inbreeding depression reduces consanguinity and a species susceptible to stochastic, demographic or environmental factors turns to be an adapted species with high resilience.

Key words: Feral pig, *Sus scrofa*, Cocos Island, Costa Rica, diet, exotic species, breeding state, genetic variability.

La Isla del Coco es un reducto en el Pacífico Oriental que no ha sucumbido aún a grandes impactos producidos por el hombre. Fue descubierta en 1526 y asiduamente visitada por balleneros, piratas, filibusteros y otras expediciones. El entierro de tesoros y su infructuosa búsqueda marcaron la historia social de la isla en los siglos XVII, XVIII y XIX. En 1793 un barco ballenero, sin saberlo, marcaría también la historia natural de la isla al liberar cerdos (*Sus scrofa*) y cabras (*Capra hircus*) para asegurar el abastecimiento de futuras expediciones balleneras (Montoya 1990).

Cuando una especie exótica se adapta en una isla perturba ciertos mecanismos de funcionamiento del ecosistema. Puede depredar

sobre especies nativas, modificar los ciclos bioquímicos y aumentar las posibilidades de invasión de otras especies exóticas (Crawley 1986, Hobbs y Huenneke 1992). Tales perturbaciones suelen conducir a la rarefacción o desaparición de especies nativas y/o endémicas (Pascal *et al.* 1996).

Entre los vertebrados exóticos, los cerdos cimarrones (*S. scrofa*) figuran entre los más dañinos (Hanson y Karstad 1959, Diong 1982, Tate 1984, Saunders 1988). Esta especie domina el régimen de alteraciones en las praderas costeras de California (Kotani 1995), en Hawái (Aplet *et al.* 1991, Vtorov 1993), Great Smokey Mountains National Park (Singer *et al.* 1984), Auckland (Challies 1975), Nueva

Zelandia (Colin Clarke com. pers.) y en la gran mayoría de las islas oceánicas (Loope y Mueller-Dombois 1988).

Sus hábitos alimentarios pueden afectar el ecosistema, ya sea depredando sobre especies nativas, o alterando los suelos por el acto de escarbar. Los cerdos cimarrones son omnívoros y oportunistas (Saunders 1988). Su dieta puede componerse de huevos y neonatos de tortugas galápagos (*Geochelone* sp.), petreles (*Pterodroma phaeopygia*) e iguanas de tierra (*Conolophus subcristatus*) (Baber y Coblentz 1987), salamandras (*Hydromantes* sp.) (Scott y Pelton 1975), sapos (Asahi 1975), carroña (Barrett 1971) y lobos de mar (*Zalophus californianus*) (Challies 1975).

Además, los cerdos cimarrones escarban el suelo atravesando la capa superficial de vegetación en busca de bellotas (Scott y Pelton 1975), raíces (Howe *et al.* 1981), lombrices (Diong 1982) y bulbos u otro material subterráneo (Kotanen 1995). Al revolver el suelo pueden modificar la estructura de la vegetación herbácea (Bratton 1974), reducir la abundancia de árboles nativos, dispersar semillas de especies exóticas invasoras, promover el establecimiento de malezas, iniciar procesos de erosión del suelo (Diong 1982), mezclar los horizontes A1 y A2 del suelo, reducir la cobertura de hojarasca y acelerar el lavado de calcio, potasio, zinc, cobre y magnesio (Singer *et al.* 1984) y disminuir la cantidad de artrópodos del suelo (Vtorov 1993). Se ha asociado el escarbar con la dispersión de *Phytophthora cinnamomi*, un hongo parásito de raíces (Auld y Tisdell 1986). También, al revolcarse en el lodo pueden aumentar los sitios con aguas estancadas aptos para la reproducción de *Culex pipiens*, mosquito vector de la malaria (Diong 1982).

Después de su introducción en la Isla del Coco, los cerdos y cabras se asilvestraron. Se estimaron entre 700 y 800 cerdos que vivían principalmente en las playas (Pittier 1898), lo que es difícil de creer ya que éstas no alcanzan a cubrir 1 ha. Hoy, nuestro estimado no sistemático es de 15 cerdos/km² totalizando alrededor de 400/500 cerdos, los que raramente llegan a las dos playas habitadas de Chatham y Wafer (obs. pers.).

Genética: La supervivencia continua de poblaciones confinadas a islas puede verse amenazada porque el pequeño tamaño poblacional y el aislamiento incrementan su probabilidad de extinción a través de eventos estocásticos, demográficos, ambientales y genéticos (Soulé 1986, Caughley 1994). La teoría de la genética poblacional predice que, a lo largo del tiempo, las poblaciones pequeñas y aisladas, en ausencia de mutaciones y migración, perderán variación genética como resultado de su tamaño finito (Frankham 1997). Aún cuando no se ha podido demostrar con certeza es ampliamente aceptado que la variabilidad genética es importante para la supervivencia y reproducción de una población (Crow y Kimura 1970).

La variabilidad genética, definida como la variación en el número y frecuencia de alelos de un locus, permite a las poblaciones tener nuevas características con un mayor valor adaptativo ante nuevas fuerzas selectivas. Una población con mayor variabilidad genética tendrá más posibilidades de persistir en el tiempo que una población con poca variabilidad genética.

En poblaciones que se han establecido recientemente en islas se esperaría una variabilidad genética reducida debida al efecto fundador y a las nuevas fuerzas selectivas (MacArthur y Wilson 1963). Los pocos individuos colonizadores de la isla serán portadores de una pequeña fracción de los alelos presentes en la población de origen y, posteriormente, debido a fenómenos estocásticos y/o selección natural, algunos de los alelos presentes en la población fundadora se perderán. Los cerdos cimarrones de la Isla del Coco tienen un tamaño poblacional bajo y llevan 205 años de aislamiento por lo que se esperaría que tuviesen baja variabilidad genética debido a efectos de deriva génica y endocruzamiento.

Pese a que los cerdos cimarrones en otros sistemas similares han provocado alteraciones irreversibles, en la Isla del Coco no existía hasta ahora información sobre su ecología, sus actividades, ni la naturaleza y magnitud de los disturbios que provocan.

En caso de un plan de control poblacional, para tener información base sobre 1) el posible

impacto de los cerdos a través de la depredación, 2) su estado reproductivo y 3) su variabilidad genética, me propuse describir y cuantificar la dieta, estado reproductivo y genética de los cerdos cimarrones de la Isla del Coco.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La Isla del Coco se ubica 555 km al sur-suroeste de la costa pacífica de Costa Rica (5°32'00" N, 87°05'00" W) con una superficie (no plana) aproximada de 30 km². El Área de Conservación Marina Isla del Coco fue nombrada en diciembre de 1997 "Patrimonio Mundial de la Humanidad". La Isla del Coco carece de agricultura, ganadería, minería, embalses, rutas, electricidad e infraestructura hotelera, lo que contribuye a que su fisonomía esté muy poco alterada por el hombre.

Esta isla oceánica es la única expresión terrestre de la placa tectónica de Cocos. De origen volcánico eruptivo e intrusivo, se cree que se formó por un vulcanismo de punto caliente hace 1.9 a 2.4 millones de años (Castillo *et al.* 1988).

La temperatura media anual varía entre 24 y 26 °C. Las precipitaciones oscilan alrededor de los 6 500 mm anuales. Las lluvias son constantes con algunos aguaceros de más de 100 mm diarios y una breve estación seca entre enero y marzo (Montoya 1990).

La topografía es ondulada con desarrollo de valles en "V". La mayor altura de la isla es de 634 msnm y se registra en el cerro Yglesias, que alberga un bosque nuboso con gran diversidad de musgos, líquenes y helechos. El rasgo básico de la morfología litoral está constituido por acantilados de rocas volcánicas (alrededor de 200 msnm) casi verticales. La zona de vida que cubre la totalidad de la isla es la de bosque pluvial premontano transición a basal (Bolaños y Watson 1993).

La flora de dosel que cubre toda la isla salvo los acantilados, alcanza 20 m de altura con dominancia del palo de hierro (*Saccoglottis holdridgei*, Humiricaceae), azahar de montaña (*Clusia rosea*, Clusiaceae), palmitos (*Euterpe*

macrospadix, Areaceae), aguacatillos (*Ocotea insularis*, Lauraceae) y algunos higuerones (*Ficus* sp., Moraceae). Es un dosel cerrado con huecos provocados por la caída de los grandes árboles. A media altura crecen melastomatáceas (14 especies), mirtáceas, mirsináceas y helechos arborescentes entre otros. El sotobosque se caracteriza por la presencia de *Hypolirium amplum* (Cyperaceae) y varias especies de helechos y gramíneas. Las laderas litorales presentan en las zonas más altas azahares de montaña, ipomeas (*Ipomoea* sp., Convolvulaceae) y helechos (*Polypodium* sp., Polypodiaceae) y en las zonas más bajas anonas (*Annona glabra*, Annonaceae), guarumos (*Cecropia pit-tieri robinson*, Cecropiaceae) y balsas (*Ochroma pyramidale*, Bombacaceae) (Soto 1995, Sierra 1998).

En la isla hay cinco especies endémicas de vertebrados terrestres: el anolis del coco (*Norops townsendi*, Iguanidae), el geko (*Sphaerodactylus pacificus*, Gekkonidae), el cuclillo (*Coccyzus ferrugineus*, Cuculidae), el mosquero (*Nezotriccus ridgwayi*, Tyrannidae) y el pinzón (*Pinaroloxias inornata*, Emberizidae). Los islotes y rocas que rodean la isla alojan colonias de anidamiento de aves marinas migratorias y residentes como el piquero marrón y de patas rojas (*Sula leucogaster* y *S. sula*, Sulidae), la tija de mar (*Fregata minor* y *F. magnificens*, Fregatidae), la palomita del espíritu santo (*Gygis alba*, Laridae) y la tiñosa común (*Anous stolidus*, Laridae). Hay cinco especies de mamíferos introducidos: cerdos (*S. scrofa*, Suidae), venados (*Odocoileus virginianus*, Cervidae), cabras (*C. hircus*, Bovidae), gatos (*Felis catus*, Felidae) y ratas (*Ratus rattus*, Muridae) (Mora y Barrantes 1995).

Métodos: Cazamos cerdos con y sin perros en enero-febrero de 1998 y noviembre-diciembre de 1999. Las capturas se realizaron en una época seca (enero-febrero 1998) y en una época húmeda (noviembre-diciembre 1999). Determinamos el sexo de los cerdos cazados y los medimos. La edad se estimó por erupción molar considerando que la total erupción del molar 3 representaba más de 26 meses de edad. Recolecté sus estómagos, úteros y orejas.

Dieta: Determiné la dieta de los cerdos cimarrones de la Isla del Coco por análisis en fresco del contenido estomacal. En el momento de la captura recolecté el estómago, lavé su contenido sobre un tamiz de 1 mm y lo analicé.

Caractericé el volumen de ingesta visualmente antes que se llenara de gases en el momento de la cacería como: estómago lleno, medio lleno o vacío. Los componentes de la dieta fueron clasificados en las siguientes categorías: 1) vegetal: material fibroso, cortezas, restos de hojas, flores, bromelias, helechos, *Hypolithrum amplum* (Cyperaceae) y pastos; 2) fruto: semillas, restos de exocarpo y endocarpo; 3) vertebrado: pelos, plumas, restos de esqueletos, coágulos y pedazos de vertebrados y 4) lombriz. Las plantas, los animales, las lombrices y los frutos fueron identificados al taxón más específico posible.

Asigné un porcentaje a cada componente de la dieta por medio de una cuadrícula de trama fina de 2 500 cm² y determiné: a) qué porcentaje de cerdos consumió cada componente (frecuencia de aparición) y b) en qué medida fue consumido cada componente (% medio de ocupación estomacal).

Estado reproductivo: Examiné las hembras para ver su estado reproductivo (preñez o lactancia). Conté los fetos por camada y calculé el número medio de fetos por camada: determiné el sexo cuando fue posible y medí los fetos para estimar su edad según la fórmula: días de gestación = (tamaño del feto x 3) + 21. Usé un período de 115 días para calcular fechas de concepción y parto. Registré el número medio de fetos por camada. La mortalidad post-natal fue estimada comparando el tamaño medio de camada intrauterina con el tamaño medio de camada observado en el campo.

Genética: Usé dos poblaciones de cerdos (*S. scrofa*) Poland-China: a) 54 individuos cimarrones de la Isla del Coco y b) 59 individuos domésticos del matadero Coopemontecillos. Para la extracción de ADN usé pedazos de orejas que cortamos al matar al animal y guardamos en alcohol 70 % a temperatura ambiente hasta la extracción de ADN en el laboratorio. Posteriormente se

determinó la concentración de ADN con un espectrofotómetro a 260 nm. La concentración de las soluciones de trabajo fue de 20 ng/ml.

Para las reacciones de PCR se obtuvieron tres marcadores para cerdos: S0005, SW37 y SW175 (Rohrer *et al.* 1994) sintetizados por Research Genetics Inc. Los productos amplificados se separaron en geles de secuenciación a un amperaje constante de 60 W. Los geles fueron teñidos con nitrato de plata (Caetano-Anollés y Gresshoff 1994). Las condiciones de secuenciación fueron las definidas por Rohrer *et al.* (1994). Cuando la resolución fue buena se determinó el genotipo (homocigota o heterocigota) de cada individuo. Al alelo de menor peso molecular se le asignó la letra A, al siguiente alelo en peso molecular la letra B y así sucesivamente.

Para cada locus se calculó: a) frecuencias de alelos, b) heterocigosidad observada (Ho), c) heterocigosidad esperada (He) y d) coeficiente de consanguinidad (F) (Harlt 1988). Siguiendo a Hamrick *et al.* (1992) para cada población se calculó: a) porcentaje de loci polimórficos (P), b) número promedio de alelos por locus (A), c) número efectivo de alelos por locus (Ae) y d) heterocigosidad promedio esperada (H).

RESULTADOS

Dieta: Las observaciones directas de cerdos alimentándose fueron pocas y breves, sin embargo siempre estuvieron comiendo frutos o bien escarbando.

Analicé 55 estómagos, la mayoría de los cuales provino de zonas donde estaba fructificando el chilamate (*Ficus* sp.). En la época seca el 70 % de los estómagos estuvo lleno y el resto medio lleno y en la época húmeda el 100 % estuvo lleno. En los estómagos encontré: fibras, semillas y frutos de chilamate, semillas de aguacatillo (*O. insularis*), semillas y mesocarpo de anonas (*A. glabra*), frutos de guarumo (*C. pittieri*), cortezas, bromelias, hojas de helechos, ciperáceas y gramíneas, hojas y raíces no identificadas, restos de insectos, ratas, organismos marinos no identificados,

restos de tejidos y plumas de aves, lombrices (*Pontoscolex coretrurus*) y restos de cangrejos. En los análisis estomacales nunca registré semillas de especies introducidas.

La categoría más importante de la dieta en ambas estaciones fue frutos. Los frutos fueron consumidos por más cerdos en la estación seca pero ocuparon mayor volumen en los estómagos en la estación húmeda (Cuadro 1). El material vegetal, excluyendo raíces y frutos, fue consumido por más cerdos en la estación húmeda pero ocupó más volumen estomacal en la estación seca (Cuadro 1). Similar cantidad de cerdos consumió lombrices en ambas estaciones, pero en la estación húmeda las lombrices ocuparon casi la mitad del volumen estomacal mientras que en la estación seca fueron sólo trazas (Cuadro 1). Finalmente los vertebrados (sobre todo ratas) fueron consumidos por más cerdos y ocuparon más volumen estomacal en la estación seca que en la húmeda (Cuadro 1).

Estado reproductivo: De 80 cerdos cazados, 45 fueron machos (56 %) y 35 hembras (44 %). El 4.4 % de los machos (dos) fue criptorquídeo. El 46 % de las hembras en edad reproductiva estuvo preñada o lactante (Cuadro 2). El número medio de fetos por camada fue de 4.4.

Genética: De los tres marcadores genéticos utilizados uno fue monomórfico y descartado y dos fueron polimórficos y por lo tanto informativos. El marcador S0005 tuvo un alto polimorfismo especialmente en la población doméstica (control) (Cuadro 3). Los dos alelos

de mayor frecuencia en la población control también estuvieron presentes en la población cimarrona. Por otro lado la población de la Isla tuvo dos alelos de mediana frecuencia que no estuvieron presentes en la población doméstica. También con el marcador SW37 se observaron dos alelos presentes en la población cimarrona (con uno de ellos predominante), frente a cuatro presentes en la población doméstica (Cuadro 3).

La tasa de heterocigosidad (H_{is}/H_c) de la población en la isla (H_{is}) con relación a la población en continente (H_c) fue de 0.48.

La consanguinidad promedio de la población cimarrona fue -0.04. Sólo el marcador SW37 de la población doméstica tuvo un coeficiente de consanguinidad ligeramente mayor que cero.

La población isleña cimarrona tuvo menos variabilidad genética que la población doméstica. La población doméstica presentó más alelos por locus y más heterocigosidad que la población cimarrona.

DISCUSIÓN

Dieta: Los cerdos capturados se caracterizaron por ser omnívoros. No obstante su dieta consistió principalmente de frutos (chilamate). Esta predominancia, conjuntamente con mis observaciones de campo, sugiere que el patrón de fructificación es importante al determinar la actividad y movimientos de los

CUADRO 1

Presencia y volumen estomacal de frutos, vegetales, lombrices y vertebrados en 55 cerdos cimarrones (Sus scrofa) cazados en una época seca (enero-febrero de 1998) y una época húmeda (noviembre-diciembre de 1999) en la Isla del Coco, Costa Rica

TABLE 1

Occurrence and stomach volume of fruits, worms and vertebrates found in 55 feral pigs (Sus scrofa) hunted during a dry (January-February 1998) and wet (November-December 1999) season at Cocos Island, Costa Rica

Alimento	Frecuencia de aparición		% medio de ocupación estomacal	
	Estación seca	Estación húmeda	Estación seca	Estación húmeda
Frutos	75	58	63	90
Vegetales	23	52	79	37
Lombrices	54	58	trazas	45
Vertebrados	41	3	12	trazas

CUADRO 2

Estado reproductivo, número de fetos, crías lactantes y fecha probable de parto en 35 hembras cimarronas (Sus scrofa) capturadas entre enero de 1998 y diciembre de 1999 en la Isla del Coco, Costa Rica

TABLE 2

Breeding state, number of fetuses, suckling piglets and probable date of birth for 35 feral pig (Sus scrofa) females captured between January 1998 and December 1999 at Cocos Island, Costa Rica

Hembras	1998			1999		Total	%
	Enero	Abril	Septiembre	Enero	Noviembre		
Totales	14	1	3	7	10	35	
Reproductivas	12	1	3	4	6	26	74
Inmaduras	2			3	4	9	26
Preñadas	3		2		4	9	26
# fetos	6/5/3		5/7		3/2/3/4		4.2
Lactantes	2	1	1	1		5	14
Fecha probable de parto	Febrero			Diciembre			
	Marzo		Agosto	Septiembre	Enero		
	Abril	Febrero	Noviembre	Octubre	Febrero		

CUADRO 3

Número de genotipos analizados (N), frecuencias alélicas (A), heterocigosidad observada (Ho) y esperada (He) y coeficiente de consanguinidad (F) para cada locus en poblaciones de cerdos (Sus scrofa) cimarrones y domésticos en la Isla del Coco, Costa Rica

TABLE 3

Genotype number (N), allelic frequencies (A), observed (Ho) and expected (He) heterozygosity and consanguinity coefficient (F) for each locus in feral and domestic pig (Sus scrofa) populations at Cocos Island, Costa Rica

Loci		Cimarrones	Domésticos	
SW175	N	23	14	
Alelos	A	1.0	1.0	
	Ho	0.0	0.0	
	He	0.0	0.0	
	S0005	N	38	53
	Alelos	A	0.0	0.019
B		0.0	0.028	
C		0.0	0.132	
D		0.026	0.208	
E		0.684	0.283	
F		0.0	0.075	
G		0.0	0.198	
H		0.184	0.0	
I		0.105	0.0	
J		0.0	0.057	
Ho		0.605	0.887	
He	0.487	0.810		
F	-0.24	-0.09		
SW37	N	52	58	
Alelos	A	0.0	0.095	
	B	0.962	0.819	
	C	0.038	0.077	
	D	0.0	0.009	
	Ho	0.077	0.276	
	He	0.073	0.314	
	F	-0.05	0.12	

cerdos cimarrones. Lo mismo ha sido observado por otros investigadores con otras especies de suidos (Wood y Roark 1980, Breytenbach y Skinner 1981, Diong 1982, Terborgh 1986, 1992, Bodmer 1989, McCoy *et al.* 1990, Altrichter 1997). Pese al frecuente consumo de frutos y semillas, hasta la fecha nada indica que los cerdos cimarrones de la Isla del Coco dispersen especies exóticas. Los estómagos no contuvieron sus semillas, y además las especies de plantas exóticas apetecidas por los cerdos como el mango (*Mangifera indica*), la papaya (*Carica papaya*), la guayaba (*Psidium guajava*) y los almendros (*Terminalia* sp.), están en la Bahía de Wafer desde hace casi 100 años y no se observan en otras zonas de la isla (obs. pers.).

El 42 % de los cerdos ingirió materia animal, aunque no en grandes cantidades. Estudios previos informaron que el consumo de material animal por cerdos cimarrones es frecuente y que compone una porción menor de la dieta (Wood y Roark 1980). Los cerdos cimarrones pueden depredar especies nativas o endémicas amenazándolas de extinción (Vitousek 1988). Pese a que en este estudio no se pudieron identificar todas las especies animales consumidas por los cerdos, sería interesante saber si, en la Isla del Coco, los cerdos ingieren los vertebrados como carroña o si los capturan vivos. Dado que los cerdos no tienen acceso a los nidos de aves endémicas y migratorias que anidan a más de 3 m de altura, es muy probable que los restos de aves encontrados en los estómagos provengan de pichones caídos de los nidos o individuos muertos. Esto se hace más frecuente durante las tormentas, cuando se caen muchos árboles. La Isla del Coco es refugio de varias aves migratorias y es usual encontrar individuos heridos o agotados que son más vulnerables a la depredación. La única ave que anida a alturas que podrían ser accesibles para los cerdos, el piquero común *S. leucogaster*, lo hace en los peñascos que rodean a la isla o en rocas inaccesibles para los cerdos (obs. pers.). Este patrón sugiere que los cerdos podrían cumplir algún papel en la selección de hábitat de anidamiento del piquero co-

mún. Es posible también que otros de los vertebrados encontrados en los estómagos de los cerdos no hayan sido capturados vivos. Por ejemplo, no hay registros en la literatura ni observaciones personales de cerdos pescando aunque hallé restos de peces en sus estómagos. En la Isla del Coco muchas veces llegan peces muertos a las costas, sobre todo con la afluencia de barcos pesqueros, por lo que es posible que los peces hayan sido ingeridos como carroña. Barret (1971) ha reportado el consumo de carroñas por parte de los cerdos en las playas, y en el Parque Nacional de Doñana, en España, es frecuente que los jabalíes (*S. scrofa*) consuman peces muertos y moribundos cuando se secan las lagunas y marismas en verano (Delibes com. pers.). En cuanto a las ratas, son ubicuas y están en altas densidades en la Isla del Coco. No parece imposible que los cerdos puedan cazarlas de vez en cuando, aunque son principalmente arborícolas.

En cuanto a las lombrices, en la estación húmeda aumentó su consumo probablemente debido a su menor profundización y a la mayor hozabilidad del terreno. Las lombrices de la Isla del Coco tienen una disponibilidad proteica del 41 % en materia orgánica, y el chilamate es uno de los frutos con más alta disponibilidad de proteína cruda (aprox. 16 %) (M.T. López Valle, com. pers.). Aparentemente al tener disponibilidad de frutos y lombrices (como en la época húmeda), disminuye drásticamente el consumo de vertebrados. Esto hace pensar que los cerdos actúan como carroñeros cuando enfrentan una baja disponibilidad proteica.

Estado reproductivo: la proporción machos/hembras puede equipararse a 1/1. El 46 % de las hembras en edad reproductiva estuvo preñada o lactante. Esta cifra es más baja que las registradas en otros sitios con cerdos cimarrones (Great Smokey Mountains National Park, Hawaii, Galápagos). Podría ser que el fotoperíodo y la disponibilidad de alimentos de la Isla del Coco retardaran el estro. Hemos visto que los partos se dan prácticamente a lo largo de todo el año. Las hembras preñadas durante tiempos secos se enfrentan a bajas disponibilidades proteicas. Las deficiencias de nutrimentos

antes de la época de apareamiento pueden dejar estériles a los animales o producir una baja fertilidad, esto silencioso o fallas para establecer o mantener la preñez (López Valle 1999). Esta podría ser la causa de la baja proporción de hembras preñadas encontrada en este estudio. Este tema presenta varios interrogantes y merece más investigación. En algunos sitios los partos son periódicos mientras que en otros son continuos. En la Isla del Coco siempre supusimos dos picos de nacimientos, uno en enero/febrero y el otro en junio/julio. Los resultados de esta investigación confirman el primer pico pero no así el segundo. Sin embargo son necesarios más años de muestreo para poder aseverar lo anterior. En todo caso se destaca que durante el período de estudio los nacimientos se produjeron de forma continua (salvo en los meses de mayo, junio y julio) con un pico en febrero.

El número medio de fetos es más bajo que el informado en otros sitios. Esto puede estar relacionado con el estado nutricional malo o regular de las hembras, sobretodo aquellas que pasaron la preñez en tiempos secos con baja disponibilidad proteica. La mortalidad postnatal media podría ser de un 50 % ya que en general las hembras no se ven acompañadas por más de dos crías. La lactancia es uno de los estados fisiológicos más demandantes. La obtención de proteínas y minerales como calcio y fósforo son determinantes para el mantenimiento de este proceso dado que los nutrientes de la leche provienen de las reservas corporales. Cuando, en la Isla del Coco, la lactancia se da en períodos secos, la hembra está ya mermada por los gastos energéticos de la preñez y enfrenta los gastos más altos de la lactancia con baja disponibilidad de proteínas y baja energía. Incluso la cacería de ratas o búsqueda de carroña pueden resultarle dificultosas y amenazar la supervivencia del recién nacido. Cuando la lactancia se da en períodos húmedos con abundancia proteica, el recién nacido se enfrenta a condiciones ambientales extremas (humedad) que probablemente reducen sus posibilidades de supervivencia. Todo esto conduce a que sean pocos los individuos que sobre-

viven las etapas de alto requerimiento energético y proteico ya sea por baja disponibilidad de energía bruta en frutos o de proteína en lombrices y vertebrados.

Genética: Los 54 individuos cimarrones utilizados en este estudio pueden parecer pocos. Sin embargo representan alrededor del 12 % de la población actual estimada de cerdos de la Isla del Coco (obs. pers.)

En general los resultados indican una reducida variabilidad genética para todos los parámetros evaluados en la población de cerdos cimarrones de la Isla del Coco. Estos resultados apoyan los hechos históricos de un número reducido de individuos introducidos en la isla. Considerando que la población cimarrona se originó con unos pocos individuos introducidos hace 200 años, que el grado de aislamiento es alto y que la isla es pequeña, esperaríamos una alta consanguinidad que no se expresó en los resultados. Así como tampoco se vio consanguinidad en los cerdos domésticos de este estudio. Hay que considerar que la población doméstica tiene un sistema de apareamiento de inseminación artificial manipulado por el hombre que desfavorece la consanguinidad, lo que puede estar influyendo en su alta variabilidad genética observada.

La predicción de que poblaciones isleñas tendrán menor variabilidad genética (menor heterocigosidad) que las continentales ha sido recientemente confirmada en un meta-análisis comprensivo realizado por Frankham (1997). En una comparación de 88 mamíferos la tasa de heterocigosidad (H_{is}/H_c) entre poblaciones en islas (H_{is}) y poblaciones en continente (H_c) fue de 0.58 que es mayor que el 0.48 de los cerdos cimarrones de la Isla del Coco aunque no drásticamente mayor como en otras poblaciones isleñas donde (H_{is}/H_c) = 0.055 (Eldridge *et al.* 1999). La heterocigosidad relativamente alta de los cerdos cimarrones de este estudio tampoco formaba parte de las predicciones iniciales.

La heterocigosidad mayor que en otras poblaciones de cerdos cimarrones isleñas y la baja consanguinidad podrían explicarse de la siguiente manera. La depresión por endocruzamiento

puede manifestarse como fertilidad reducida y/o baja supervivencia juvenil (Kretzmann *et al.* 1997). Las hembras cimarronas de la Isla del Coco muestran una fertilidad reducida en términos de supervivencia juvenil. En general se ve una hembra acompañada por una cría. Esto implica que cada camada produciría alrededor de un sobreviviente lo que evitaría el cruce entre hermanos ($F = 1/2$). Si el sobreviviente de una camada se cruzase con uno de la camada siguiente, el F sería de $1/4$ lo que extrapolado reduce la consanguinidad. Esto puede verse reforzado por un mecanismo de comportamiento que hace que los machos salgan del área de uso de la madre (obs. pers.) lo que a su vez reduce más la posibilidad de endocruzamiento. Por lo tanto, al no sobrevivir cierta cantidad de fetos y crías nacidas pueden estar purgando genes homocigotas deletéreos y de esta manera se fomenta la heterocigosidad.

Esta especulación sugiere un mecanismo compensatorio en el cual la depresión por endocruzamiento, acompañada de un comportamiento que refuerza el exocruzamiento, reduce la consanguinidad. Esto mismo reduce la homocigosidad (aumenta la variabilidad genética) y una especie altamente susceptible a factores estocásticos, demográficos o ambientales se convierte en una especie adaptada y con capacidad de resiliencia. Todos estos datos hacen pensar que los cerdos de la Isla del Coco, en sus 200 años de permanencia han logrado un nivel de adaptación elevado.

Finalmente, aunque la falta de diversidad genética puede no ser clave en la supervivencia de una especie, la importancia potencial de la baja variabilidad genética para incrementar la vulnerabilidad de una especie a enfermedades infecciosas es citada a menudo (Kretzmann *et al.* 1997). Dicho efecto puede ser de particular importancia en poblaciones pequeñas sobretodo cuando no han sido expuestas a gran cantidad de virus y bacterias presentes en el continente como es el caso de los cerdos de la Isla del Coco.

RESUMEN

Los cerdos cimarrones (*Sus scrofa*) provocan diferentes tipos de daños particularmente en islas oceánicas. En la Isla del Coco, Costa Rica, fueron introducidos en 1793 y se reprodujeron exitosamente. Para reunir datos sobre la ecología de los cerdos cimarrones y conocer su impacto sobre algunas comunidades de la Isla del Coco, analicé su dieta, estado reproductivo, genética y los efectos de la depredación. Estudié la dieta por medio de análisis estomacales en una época seca y otra húmeda. Determiné la variabilidad genética por análisis de PCR realizados sobre muestras de tejido provenientes de orejas de cerdos cimarrones de la Isla del Coco y cerdos domésticos del continente. Los cerdos fueron omnívoros y la categoría más importante de la dieta en ambas estaciones fue frutos. Los frutos fueron consumidos por más cerdos en la estación seca pero ocuparon mayor volumen en los estómagos en la estación húmeda. No detecté que los cerdos depredaran sobre especies animales endémicas ni que dispersaran semillas de especies exóticas. El 56 % de los cerdos cazados fueron machos y el 44 % hembras. El 46 % de las hembras en edad reproductiva estuvo preñada o lactante y el número medio de fetos por camada fue de 4.4. Confirmé un pico reproductivo en enero/febrero y no pude demostrar un pico reproductivo en junio/julio. El bajo número de fetos podría relacionarse con un estado de estrés poblacional. En general los resultados indican una reducida variabilidad genética para todos los parámetros evaluados en la población cimarrona aunque no tan baja como la esperada. Sugiero un mecanismo compensatorio donde la depresión por endocruzamiento reduce la consanguinidad y una especie susceptible a factores estocásticos, demográficos o ambientales se convierte en una especie adaptada y con capacidad de resiliencia.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Programa Regional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre (P.R.M.V.S., UNA), Fundecooperación para el Desarrollo Sostenible, US Fish and Wildlife Service, Área de Conservación Marina y Terrestre Isla del Coco, y la compañía Undersea-hunter Inc. Agradezco también especialmente a Ricardo Cufre por su asistencia de campo, a Pedro León y Álvaro Herrera por el análisis de datos de genética, y a Alejandro Farji Brener y Miguel Delibes como lectores.

REFERENCIAS

- Altrichter, M. 1997. Estrategia de alimentación y comportamiento del chanco cariblanco *Tayassu pecari* en un bosque húmedo tropical de Costa Rica. Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre, P. R. M. V. S., Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Aplet, G.H., S.J. Anderson & C.P. Stone. 1991. Association between feral pig disturbance and the composition of some alien plant assemblages in Hawaii Volcanoes National Park. *Vegetatio* 95: 55-62.
- Asahi, M. 1975. Stomach contents of wild boars (*Sus scrofa leucomystax*) in winter. *J. Mammal. Soc. Japan* 6: 115-120.
- Auld, B.A. & C.A. Tisdell. 1986. Impact assessment of biological invasions, p. 79-88. *In* R.H. Groves & J.J. Burdon (eds.). *Ecology of biological invasions*. Cambridge University, Cambridge.
- Baber, D.W. & B.E. Coblenz. 1987. Diet, nutrition, and conception in feral pigs on Santa Catalina Island. *J. Wildlife Manag.* 51: 306-317.
- Barret, R.H. 1971. Ecology of the feral hog in Tehema county, California. Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley.
- Bodmer, R.E. 1989. Frugivory in Amazonian ungulates. Ph.D. Thesis, University of Cambridge, Cambridge. Reino Unido.
- Bolaños, R. & V. Watson. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L. R. Holdridge. Escala 1: 200.000. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Bratton, S.P. 1974. The effect of the European wild boar (*Sus scrofa*) on the high elevation vernal flora in the Great Smokey Mountains National Park. *Bull. Torrey Bot. Soc.* 101: 198-206.
- Breytenbach, G.J. & J.D. Skinner. 1981. Diet, feeding and habitat utilization by bushpigs (*Potamochoerus porcus* Linnaeus). *South African Wildlife Res.* 12: 1-7.
- Caetano-Anollés, G. & P.M. Gresshoff. 1994. Staining nucleic acids with silver: an alternative to radioisotopic and fluorescent labeling. *Promega Notes* 45: 13-18.
- Castillo, P., R. Batista, D. Vanco, E. Malavassi, J. Barquero & E. Fernández. 1988. Anomalous young volcanoes on hot spot traces: I. Geology and petrology of Cocos Island. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 100: 1400-1414.
- Caughey, G. 1994. Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* 63: 215-244.
- Challies, C.N. 1975. Feral pig (*Sus scrofa*) on Auckland Island: status and effect on vegetation and nesting seabirds. *New Zeal. J. Zool.* 4: 479-490.
- Crawley, M.J. 1986. The population biology of invaders. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 314: 711-731.
- Crow, J.F. & M. Kimura. 1970. An introduction to population genetic theory. Harper and Rowe, Nueva York.
- Diong, Ch.H. 1982. Population biology and management of the feral pig (*Sus scrofa*) in Kipahulu Valley, Maui. Ph.D. Thesis, University of Hawaii, Hawaii.
- Eldridge, M.D.B., J.M. King, A.K. Loupis, P.B.S. Spencer, A.C. Taylor, L.C. Pope & G.P. Hall. 1999. Unprecedented low levels of genetic variation in an island population of the black-footed rock wallaby. *Conserv. Biol.* 13: 531-541.
- Frankham, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78: 311-327.
- Hamrick, J.L., M.J.W. Godt & S.L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124.
- Hanson, R.P. & L. Karstad. 1959. Feral swine in the Southeastern United States. *J. Wildlife Manag.* 23: 64-74.
- Hartl, D. 1988. A primer of population genetics. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Hobbs, R.J. & L.F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity and invasion: Implications for conservation. *Conserv. Biol.* 6: 324-337.
- Howe, T.D., F.J. Singer & B.B. Ackerman. 1981. Forage relationships of European wild boar invading northern hardwood forests. *J. Wildlife Manag.* 45: 748-754.
- Kotani, P.M. 1995. Responses of vegetation to a changing regime of disturbance: Effects of feral pigs in a Californian coastal prairie. *Ecography* 18: 190-199.
- Kretzmann, M.B., W.G. Gilmartin, A. Meyer, G.P. Zegers, S.R. Fain, B.F. Taylor & D.P. Costa. 1997. Low genetic variability in the hawaiian monk seal. *Conserv. Biol.* 11: 482-490.
- López Valle, M.T. 1999. Aspectos nutricionales de la dieta del chanco de monte *Tayassu pecari* en un bosque húmedo tropical de Costa Rica. Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre, P. R. M. V. S., Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Loope, L.L. & D. Mueller-Dombois. 1988. Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii,

- p. 257-274. In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson (eds.). Biological invasions. A global perspective. Wiley, Chichester, Inglaterra.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- McCoy, M.B., C. Vaughan, M.A. Rodriguez & D. Kitchen. 1990. Seasonal movement, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in Costa Rican dry forest. *Vida Silvestre Neotrop.* 2: 6-20.
- Montoya, J.M. 1990. Plan de manejo Parque Nacional Isla del Coco. Sistema de Parques y Reservas Marinas (SIPAREMA), Servicio de Parques Nacionales (SPN), Ministerio de Recursos Naturales, Energía y Minas (MIRENEM), Costa Rica.
- Mora, J.M. & G. Barrantes. 1995. Fauna, p. 61-73. *En* Plan de manejo Isla del Coco. Anexo 1. Sondeo ecológico rápido. Fundación de la Universidad de Costa Rica para la investigación (FUNDEVI), Fundación Pro-Ambiente (PROAMBI), Instituto Costarricense de Turismo (ICT), Servicio de Parques Nacionales (SPN), Costa Rica.
- Pascal, M., J.F. Cosson, F. Bioret, P. Yésou & F. Siorat. 1996. Réflexions sur le bien-fondé de rétablir une certaine biodiversité de milieux insulaires par l'éradication d'espèces exogènes. Cas de certains mammifères d'îles de Bretagne (France). *Vie Milieu.* 46: 345-354.
- Pittier, H.F. 1898. Apuntamientos preliminares sobre la Isla de Cocos, posesión costarricense en el Océano Pacífico. *Revista del Colegio Superior de Señoritas* (4 y 5) 1935.
- Rohrer, G.A., L.J. Alexander, J.W. Keele, T.P. Smith & C.W. Beattie. 1994. A Microsatellite linkage map of the porcine genome. *Genetics* 136: 231-245.
- Saunders, G. 1988. The ecology and management of feral pigs in New South Wales. Tesis de Maestría en Ciencias, Macquarie University, School Biological Sciences, Australia.
- Scott, C.D. & M.R. Pelton. 1975. Seasonal food habits of the European wild hog in the Great Smokey Mountains National Park. *Proc. Ann. Conf. Southeastern Ass. Game Fish Comm.* 29: 585-593.
- Sierra, C. 1998. Efectos del cerdo feral (*Sus scrofa*) sobre la erosión en la Isla del Coco, Costa Rica. Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre, P.R.M.V.S., Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Singer, F.J., W.T. Swank & E.E.C. Clebsch. 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildlife Manag.* 48: 464-473.
- Soulé, M.E. 1986. Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Soto, R. 1995. Vegetación, p. 39-60. *En* Plan general de manejo Isla del Coco. Anexo I. Sondeo ecológico rápido. Fundación de la Universidad de Costa Rica para la investigación (FUNDEVI), Fundación Pro-Ambiente (PROAMBI), Instituto Costarricense de Turismo (ICT), Servicio de Parques Nacionales (SPN), Costa Rica.
- Tate, J. 1984. Techniques for controlling wild hogs in Great Smokey Mountains National park: Proc. of a workshop, November 29-30, 1983. *Uplands Field Res. Lab., Gatlinburg, TN.* 87 p. from U.S. Govt. Reports 85: 56.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests, p. 1371-1384. *In* A. Estrada & T.H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Netherlands, Dr. W. Junk, T: VS 15, Boston.
- Terborgh, J. 1992. Diversity and the tropical rainforest. *Sci. Amer. Lib., Nueva York.*
- Vitousek, P. M. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. *In* E.O. Wilson & F.M. Peter (eds.). Biodiversity. Nat. Ac., Washington.
- Vtorov, I.P. 1993. Feral pig removal: Effects on soil microarthropods in a Hawaiian rain forest. *J. Wildlife Manag.* 57: 875-880.
- Wood, G.W. & D.N. Roark. 1980. Food habits of feral hogs in coastal South Carolina. *J. Wildlife Manag.* 44: 506-511.

