

**Análisis de Viabilidad de Poblaciones (PVA)
de poblaciones del Cocodrilo (*Crocodylus acutus*)
en Pacífico de Costa Rica**



28 de julio, 6-7 de septiembre, 2016

Parque Zoológico y Jardín Botánico Nacional Simón Bolívar

San José, Costa Rica

Informe Final

Organizado por



Rodríguez, J.E., Chaves, G., Sasa, M., Bolaños, F., Bolaños, J., Bonilla, F., Arguedas, R., Hernández, J. & Matamoros, Y. (Eds.) 2017. Análisis de Viabilidad de Poblaciones del Cocodrilo (*Crocodylus acutus*) en Costa Rica. Grupo de Especialistas en Planificación para la Conservación (SSC IUCN CPSG Mesoamerica).

Foto portada: *Crocodylus acutus*. Eduardo Bolaños. FUNDAZOO.

Una contribución del Grupo de Especialistas en Planificación para la Conservación (UICN SSC CPSG).

CPSG, SSC y UICN, promueven talleres y otros foros para el análisis y consideración de problemas relativos a la conservación, y considera que los informes de estas reuniones son de gran utilidad cuando son distribuidos extensamente.

Las opiniones y recomendaciones expresadas en este informe reflejan los asuntos discutidos y las ideas expresadas por los participantes del taller y no necesariamente refleja la opinión o la posición de CPSG, SSC o UICN.

Este informe se puede descargar desde los sitios web de CPSG: www.cpsg.org / www.cbsgmesoamerica.org.

Copyright© CPSG 2017

Global Conservation Network & CBSG Conservation Council

These generous contributors make the work of GCN & CBSG possible



\$25,000 and above

Copenhagen Zoo*
Minnesota Zoological Garden
-Office Sponsor
Omaha's Henry Doorly Zoo
George Rabb*
Saint Louis Zoo
SeaWorld Parks & Entertainment*

\$20,000 and above

World Association of Zoos and Aquariums
(WAZA)
Zoological Society of London

\$15,000 and above

Chester Zoo*
Chicago Zoological Society*
Columbus Zoo & Aquarium - The WILDS
Disney's Animal Kingdom
Zoo Zürich*

\$10,000 and above

Alice Andrews*
Auckland Zoological Park
Anne Baker & Robert Lacy
Dallas World Aquarium*
Houston Zoo*
San Diego Zoo Global
Taronga Conservation Society Australia
Toronto Zoo
Wildlife Conservation Society
Zoo Leipzig*

\$5,000 and above

Al Ain Wildlife Park & Resort
Association of Zoos & Aquariums (AZA)
British and Irish Association of Zoos and
Aquariums (BIAZA)
Detroit Zoological Society
Lincoln Park Zoo
Nordens Ark*
Ocean Park Conservation Foundation,
Hong Kong*
Point Defiance Zoo & Aquarium
Schönbrunner Tiergarten – Zoo Vienna*
Smithsonian National Zoological Park

\$2,000 and above

Allwetterzoo Münster
Association of Zoological Gardens (VdZ)
Borås Djurpark*
Bristol Zoo Gardens
Carlson Family Foundation
Cincinnati Zoo & Botanical Garden
Cleveland Metroparks Zoo
Dallas Zoo
Dickerson Park Zoo
Dublin Zoo
European Association of Zoos & Aquaria
(EAZA)
Fort Wayne Children's Zoo
Fota Wildlife Park, Ireland
Fundación Parques Reunidos
Givskud Zoo
Gladys Porter Zoo

Japanese Association of Zoos &
Aquariums (JAZA)

Kansas City Zoo
Laurie Bingaman Lackey
The Living Desert
Linda Malek
Milwaukee County Zoo
North Carolina Zoological Park
Oregon Zoo
Paignton Zoo
Royal Zoological Society of Antwerp
Royal Zoological Society of Scotland
San Francisco Zoo
Sedgwick County Zoo
Seoul Zoo
Swedish Association of Zoological Parks
& Aquaria (SAZA)
Twycross Zoo
Utah's Hogle Zoo
Wilhelma Zoo
Woodland Park Zoo
Zoo Frankfurt
Zoologischer Garten Köln
Zoologischer Garten Rostock

\$1,000 and above

Aalborg Zoo
Abilene Zoological Gardens
Akron Zoological Park
Mark Barone
Cameron Park Zoo
Central Zoo Authority, India
Everland Zoological Gardens
Friends of the Rosamond Gifford Zoo
Jacksonville Zoo & Gardens
Little Rock Zoo
Los Angeles Zoo
Prudence P. Perry
Perth Zoo
Philadelphia Zoo
Phoenix Zoo
Ed & Marie Plotka
Riverbanks Zoo & Garden
Rotterdam Zoo
San Antonio Zoo
Taipei Zoo
Thrigby Hall Wildlife Gardens
Toledo Zoo
Wassenaar Wildlife Breeding Centre
White Oak Conservation Center
Wildlife World Zoo & Aquarium
Zoo and Aquarium Association (ZAA)
Zoological Society of Wales, Welsh
Mountain Zoo
Zoos South Australia

\$500 and above

Banham Zoo
Chris Byers & Kathy Vila
Cotswold Wildlife Park
David Traylor Zoo of Emporia
Kattegatcentret
Lisbon Zoo
Katey & Mike Pelican
Racine Zoological Society
Safari de Peaugres
Tokyo Zoological Park Society
Topeka Zoo

Wellington Zoo
Zoo de la Palmyre

\$250 and above

African Safari, France
Arizona-Sonora Desert Museum
The Dorsey & Whitney Foundation
El Paso Zoo
Lee Richardson Zoo
Lion Country Safari
Roger Williams Park Zoo
Rolling Hills Wildlife Adventure
Sacramento Zoo
Steinhart Aquarium
Jacqueline & Nick Vlietstra
Zoo Heidelberg

\$100 and above

Apenheul Primate Park
Ann Delgehausen
Suzanne Gendron
Lincoln Children's Zoo
Steven J. Olson

**Denotes CBSG Chair sponsor*

CBSG Regional Network Hosts

AMACZOOA & FUNDAZOO
Auckland Zoo
Copenhagen Zoo
Japan Wildlife Research Center
Pan-African Association of Zoos &
Aquaria (PAAZA)
Royal Zoological Society of Scotland
Saint Louis Zoo
Taman Safari Indonesia
Zoo Outreach Organisation & WILD
Zoofari Mexico

Thank you for your support!

31 July 2017



Análisis de Viabilidad de Poblaciones (PVA) de poblaciones del Cocodrilo (*Crocodylus acutus*) en el Pacífico de Costa Rica

Resumen

La recuperación poblacional del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en la costa de Pacífico de Costa Rica desde las décadas de 1980 y 1990 ha sido tal que se considera a las subpoblaciones de la cuenca del Río Tempisque y la cuenca del Río Tárcoles como dos sitios con alta densidad de individuos para la especie. El crecimiento de las subpoblaciones de cocodrilos en estos y otros sitios ha resultado en un creciente conflicto entre esta especie y los seres humanos, incluyendo ataques fatales. Por esta razón se necesita hacer un análisis de las subpoblaciones de cocodrilos en las costas del Pacífico, para entender los factores demográficos que influyen en el crecimiento de estas subpoblaciones y así estimar el efecto relativo de diferentes estrategias de manejo y guiar discusiones sobre su factibilidad.

Comprender la dinámica poblacional es fundamental para la conservación y manejo de la vida silvestre, dado que proporciona las medidas más directas de la situación y las tendencias de la de las poblaciones. Sin embargo, los estudios a largo plazo necesarios para identificar los factores más importantes en la viabilidad a largo plazo de las especies son escasos y laboriosos. Los Análisis de Viabilidad de Poblaciones pueden ayudar a identificar los factores más importantes en el crecimiento poblacional de especies de vida silvestre. Los modelos también se pueden utilizar para evaluar los efectos de estrategias de manejo alternativas para identificar las acciones de conservación más eficaces para una población o especie e identificar las necesidades de investigación.

Con el fin de evaluar la viabilidad de la población de la especie en virtud de la situación demográfica actual estimada se desarrolló un modelo de línea base de una población hipotética de cocodrilos con diversas condiciones y supuestos, utilizando el programa de computación *Vortex* y con ayuda de literatura publicada sobre el cocodrilo americano y especies similares, o con base en el conocimiento de la biología de la especie. Este modelo de línea base fue utilizado para ayudar a evaluar la viabilidad de la población y estimar el efecto relativo de estrategias de manejo y guiar discusiones sobre su efectividad.

Los resultados determinísticos del modelo de línea base muestran que los parámetros demográficos de la población de cocodrilos que se modeló están dentro de los rangos observados en poblaciones de vida libre y en cautiverio de esta y otras especies de crocodilidos. Los resultados estocásticos revelan que la población tiene un crecimiento

estocástico positivo de 6.0% que la lleva a alcanzar un tamaño poblacional de alrededor de 90% de su capacidad de carga (5,000 individuos) en un período de 15 años.

Un análisis de sensibilidad sobre tamaño de poblaciones muestra que, en ausencia de amenazas como cacería ilegal o pérdida de hábitat, poblaciones pequeñas de 100 – 500 individuos pueden alcanzar valores cercanos a la capacidad de carga en un período menor a 100 años. Otro análisis de sensibilidad muestra que el porcentaje de machos al nacimiento, promedio de huevos por nidada y edad reproductiva de las hembras son los parámetros más sensibles para el crecimiento de la población. Estos parámetros están relacionados con el número de hembras dentro de la población y su capacidad de reclutar individuos a esta a lo largo del tiempo. Se recomienda la investigación y seguimiento de estos parámetros demográficos para establecer acciones de manejo de las poblaciones de cocodrilos.

Los escenarios analizados con un menor porcentaje de hembras que se reproducen al año (80% y 90%) dan como resultado una tasa de crecimiento poblacional menor al escenario base. Sin embargo, las poblaciones aumentan y al final de 100 años los valores poblacionales están por arriba del 90% de la capacidad de carga, al igual que el escenario base.

Análisis con más detalle revelan que un sesgo alto hacia los machos al nacimiento (90% machos) puede afectar el crecimiento de la población. Esto porque al aumentar la proporción de machos al nacimiento, se reduce el número de hembras que llegan a la adultez, la población no crece al ritmo del modelo de línea base y su tamaño final es más pequeño.

Adicionalmente, hay tres factores importantes a la hora de remover individuos como una forma para manejar una población de cocodrilos: el sexo de estos individuos, el porcentaje de individuos a extraer y la frecuencia de los eventos de extracción. Sacar hembras adultas de la población tiene mayor impacto sobre el crecimiento poblacional que sacar machos adultos. El impacto aumenta conforme se incrementa el porcentaje de hembras que se extraen y se reduce el lapso entre eventos de extracción. Es importante también condicionar la extracción al tamaño mínimo poblacional que se quiera manejar, para evitar riesgos de extinción.

Para que la extracción de machos adultos tenga un efecto de disminución en la población, otros elementos demográficos se tienen que tomar en cuenta, tales como número máximo de hembras con que un macho puede reproducirse, efecto de la reproducción dependiente de la densidad sobre la población o hacer los eventos de extracción antes de que los machos puedan reproducirse con las hembras, evitando que haya reclutamiento de individuos en la población. En escenarios donde se limita a 10 el número de hembras adultas disponibles para cada macho adulto reproductor, se necesita una extracción anual de 95% o más de estos para que el tamaño final de la población esté por debajo de 90% de la capacidad de carga, y se necesita extraer la totalidad de los machos adultos cada año para que la población baje a niveles por

debajo de la población inicial de 2,500 individuos. Sin embargo, la dificultad de estimar estos parámetros o la logística para llevarlos a cabo, los hacen poco viables en la realidad.

Este grupo de escenarios vuelve a resaltar características de la especie que la hacen tan resiliente, como son su sistema de reproducción poligámico, el número de huevos por nido y su larga expectativa de vida. Estos factores contribuyen al hecho que un puñado de machos adultos pueden reclutar un número alto de individuos al reproducirse con varias hembras durante muchos años de vida, por lo que cualquier medida de manejo dirigida a controlar el tamaño poblacional deberá tener en cuenta a las hembras para poder hacerlo.

Introducción

El cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) es la especie más ampliamente distribuida de los cocodrilos del Nuevo Mundo. En el Atlántico, se distribuye desde el extremo sur de la Florida y por las islas del Caribe y en las costas de Yucatán en México y América Central, hasta el norte Venezuela. En el Pacífico se encuentra desde el norte de Sinaloa en México hasta los límites de los hábitats costeros de manglar en el norte de Perú. Esta especie se encuentra hasta 1.200 m sobre el nivel del mar (Thorbjarnarson, 1989, UICN 2012).

Esta especie se observa principalmente en los hábitats costeros tales como lagunas, manglares y otros cuerpos de agua salobres; incluso hay individuos que se pueden aventurar hacia el mar. Sin embargo, también puede encontrarse en hábitats hacia el interior como ríos y lagos (Savage 2002, UICN 2012).

A causa del valor comercial de su piel y por considerarse una especie peligrosa para los humanos, el cocodrilo fue cazado desproporcionalmente entre las décadas de 1930 y 1970, lo que condujo a una grave disminución en las subpoblaciones de esta especie (Savage 2002, Thorbjarnarson 2010, UICN 2012). Como resultado, la especie está clasificada como Vulnerable (VU) en la Lista Roja de la UICN y aparece en el Apéndice I de CITES con la excepción de las subpoblaciones de Cuba que aparecen en el Apéndice II (UICN 2012, CITES 2016). Actualmente, gracias a la protección de la especie y su hábitat, la especie se ha recuperado en diferentes países incluido Costa Rica (Savage 2002, Thorbjarnarson 2010, UICN 2012).

En la costa del Pacífico de Costa Rica la recuperación poblacional desde las décadas de 1980 y 1990 ha sido tal que se considera a las subpoblaciones de la cuenca del Río Tempisque y la cuenca del Río Tárcoles como dos sitios con mayor densidad de cocodrilos por kilómetro cuadrado del país (Sasa y Chaves 1992, Sánchez et al. 1997, Sánchez 2001, Mauger et al. 2012). El crecimiento de las subpoblaciones de cocodrilos en estos y otros sitios ha resultado en un creciente conflicto entre seres humanos y cocodrilos, incluyendo ataques fatales (Jiménez 1998, Ross y Larriera 2001, Savage 2002, Arguedas y Hernández 2014, Fendt 2016). Un Análisis de la Viabilidad de la Población y el Hábitat (PHVA, por sus siglas en inglés; ver Miller et al. 2008, Lacy et al. 2015) se recomendó desde la década de 1990 para analizar posibles acciones de manejo de la población y reducir el conflicto (Ross y Larriera 2001), pero se ha pospuesto repetidamente. Actualmente, la medida que se aplica es sacrificar o poner en cautiverio el animal peligroso después de que este haya atacado a una o varias personas (Fendt 2016, Jiménez 2016). Sin embargo, se necesita hacer un análisis de las subpoblaciones de cocodrilos en las costas del Pacífico, para entender los factores demográficos que influyen en el crecimiento de estas y así estimar el efecto relativo de diferentes estrategias de manejo y guiar discusiones sobre su factibilidad.

Comprender la dinámica poblacional es fundamental para la conservación y manejo de la vida silvestre, dado que proporciona las medidas más directas de la situación y las tendencias de las poblaciones (Block et al. 2001). Sin embargo, los estudios a largo plazo necesarios para identificar los factores más importantes en la viabilidad a largo plazo de las especies son escasos y laboriosos (Block et al. 2001, Lindenmayer y Likens 2010, Lindenmayer et al. 2012, Clements et al. 2015). Las evaluaciones de modelado computacional de población conocidas como Análisis de Viabilidad de Poblaciones (PVAs por sus siglas en inglés) son un elemento fundamental de un PHVA (Miller et al. 2008, Lacy et al. 2015) y pueden ayudar a identificar los factores más importantes en el crecimiento poblacional de especies de vida silvestre. Los modelos también se pueden utilizar para evaluar los efectos de estrategias de manejo alternativas para identificar las acciones de conservación más eficaces para una población o especie e identificar las necesidades de investigación (Akçakaya y Sjögren-Gulve 2000, Brook y Kikkawa 1998, Ellner et al. 2002, Fessl et al. 2010, Wakamiya y Roy 2009).

El PVA fue realizado con el programa *Vortex* (v10.1.6.0) (Lacy et al. 2015, Lacy and Pollak 2014). El programa utiliza una simulación de Monte Carlo para modelar el efecto de los factores determinísticos y estocásticos sobre poblaciones silvestres y en cautiverio. Los eventos determinísticos son constantes en el tiempo (p. ej. cacería, pérdida de hábitat, contaminación y fragmentación del hábitat); mientras que los eventos estocásticos están relacionados con una probabilidad de ocurrencia y se clasifican como demográficos (p. ej. las probabilidades de supervivencia, reproducción, la determinación del sexo), ambientales (p. ej. las fluctuaciones en las tasas demográficas causadas por las fluctuaciones en el tiempo climático, la competencia, el suministro de alimentos, enfermedades), catástrofes (p. ej. huracanes, sequías prolongadas, derrames de petróleo, enfermedades epidémicas) y genética (p. ej. la deriva genética, la endogamia). Inicialmente, el programa genera individuos para formar la población inicial, a continuación, cada animal se mueve a través de eventos diferentes del ciclo de vida, tales como nacimiento, selección de pareja, reproducción, mortalidad y dispersión, que se determinan de acuerdo a la probabilidad de ocurrencia que se introduce en el modelo. Como resultado, cada simulación del modelo que se corre (iteración) da un resultado diferente. Al permitir que las variables aleatorias cambien dentro de ciertos límites, el programa predice al final de la simulación: el riesgo de extinción, el tamaño medio de las poblaciones supervivientes y la diversidad genética retenida por la población, entre otros resultados estadísticos. Mediante la ejecución del modelo cientos de veces, es posible examinar el resultado probable y un ámbito de posibilidades.

Vortex no pretende dar respuestas absolutas, ya que proyecta estocásticamente las interacciones de los muchos parámetros que se utilizan como entrada al modelo y debido a los procesos aleatorios involucrados en la naturaleza. La interpretación del resultado depende de nuestro conocimiento de la biología de las especies, las condiciones ambientales que las afectan y los posibles cambios futuros en estas condiciones. Para una explicación más

detallada de *Vortex* y su uso en PVAs consulte el manual del software (Lacy et al. 2015) o visite www.vortex10.org y www.cbsg.org.

Preguntas del Análisis

Los patrones demográficos del cocodrilo varían de país en país y de población en población (Thorbjarnarson 1989, G. Chaves com. pers. 2016), lo que hace difícil proyectar su dinámica poblacional a largo plazo. Sin embargo, algunos elementos se conocen bastante bien y otros se pueden asumir con cierta certeza. Estos elementos implican necesariamente consecuencias demográficas generales que con ayuda de un PVA se pueden plantear respuestas a diferentes preguntas de significado científico y de manejo poblacional, a saber:

¿A qué ritmo podría estar creciendo la población de cocodrilos?

¿Cuáles son los principales factores demográficos que impulsan el crecimiento de las poblaciones de cocodrilos?

¿Cuáles son los impactos demográficos previstos de una estrategia de manejo que implique extracción de individuos de la población?

Glosario

Los resultados reportados para los escenarios incluyen los siguientes parámetros:

Det-r: Crecimiento o disminución determinístico de la población en la ausencia de fluctuaciones demográficas por factores estocásticos; reflejando un crecimiento constante de la población sin ninguna fuente de variación en los parámetros del modelo. Por ejemplo, una tasa de crecimiento de 0.05 o -0.05 es igual a un crecimiento o disminución de la población en un 5% cada año, respectivamente.

Stoch-r: La tasa media de crecimiento o disminución estocástica de la población demostrado por las poblaciones simuladas, promediado a través de los años e iteraciones, para todas aquellas poblaciones simuladas que no se extinguen. Incluye todas las fuentes de variación demográfica y ambiental que se incluyen en el modelo. Por lo general, es diferente de det-r porque tales fluctuaciones afectan la viabilidad de la población.

P(survive): La probabilidad de supervivencia de la población, determinada por la proporción de iteraciones de un escenario dado que no se extinguen en la simulación. Por ejemplo, si la simulación muestra una probabilidad de extinción de 0.60, esto significa una probabilidad de sobrevivir de 0.40.

N-all: Tamaño medio de la población de un escenario dado al final de la simulación (promediando tanto las iteraciones que sobreviven como las que se extinguen).

N-all/K: Proporción del tamaño final de la población con respecto a la capacidad de carga. Tamaño medio de la población de un escenario dado al final de la simulación (promediando tanto las iteraciones que sobreviven como las que se extinguen) respecto a la capacidad de carga (K). Se utiliza cuando se comparan escenarios con poblaciones de diferentes tamaños. Se vuelve más importante al disminuir el riesgo de extinción de una población.

Modelo de línea base

Estas son explicaciones generales de cómo se estimaron los valores de los diferentes parámetros para el modelo de línea base (Cuadro 1).

Supuestos del modelo y precauciones

Los valores de entrada del modelo se derivaron a partir de literatura publicada y conocimiento de los autores sobre la biología de la especie y modelaje de poblaciones. Gran parte de la información requerida por *Vortex* es escasa y la mayoría de los datos utilizados o estimados fueron de unos pocos trabajos científicos incluyendo otras especies de crocódilidos. Sin embargo, estas especies son lo suficientemente similares en tamaño, por lo tanto, se asumió que su estructura demográfica es similar. El modelo de línea base describe una población sin amenazas antropogénicas actuales, por lo que el crecimiento demográfico no tiene ningún tipo de limitación artificial. El modelo de línea base se utilizó posteriormente como base para análisis de sensibilidad y evaluación de acciones de manejo.

Parámetros generales del modelo

Número de iteraciones: 1,000.

Número de años de la simulación: 100.

Definición de extinción: Sólo quedan individuos de un solo sexo.

Modelaje basado en la población: Sí.

La simulación se ejecutó como un modelo basado en la población, en lugar de un modelo basado en individuos. En una simulación basada en la población, todas las opciones genéticas (por ejemplo, de la depresión endogámica) están desactivadas, así como la variación individual (estocasticidad demográfica), pero la variación ambiental (EV) sigue siendo considerada en los modelos. Recomendado para grandes poblaciones (ver más abajo), los modelos basados en la población corren mucho más rápido que los modelos basados en individuos, sin ningún cambio detectable en los resultados.

Parámetros poblacionales

Número de Poblaciones: Una.

Tamaño Inicial de la Población (N_0): 2,500 individuos.

Capacidad de carga (K): 5,000 individuos.

Vortex requiere una capacidad de carga cuantitativa para limitar el tamaño máximo de la población. Este valor define un límite superior para el tamaño de la población, al que *Vortex* impone una mortalidad adicional al azar sobre todas las clases de edad y sexo para devolver el tamaño de la población al valor de K . Para este análisis se estableció en un 200% arriba del valor de N_0 . Además, se asumió que K no era afectada por variación ambiental porque esto ya está incluido en los valores de otros parámetros dentro del modelo.

Concordancia entre variación ambiental en reproducción y supervivencia: 0.5. La variación ambiental (EV) es la variación anual en reproducción y supervivencia debido a la variación aleatoria en las condiciones ambientales. Estos factores pueden afectar la reproducción y la supervivencia independientemente o simultáneamente. Si este valor se establece en 0.0, entonces la variación ambiental (EV) en la reproducción será independiente de EV en la mortalidad. Si este valor se establece en 1.0, entonces EV en reproducción y EV en supervivencia estarán completamente sincronizados. Como resultado, buenos años para la reproducción también son buenos para la supervivencia. Si esta correlación se establece en un valor intermedio, entonces EV en la reproducción estará parcialmente correlacionado con EV en la supervivencia.

Parámetros reproductivos

Sistema de apareamiento: Poligamia a largo plazo. Durante la época de reproducción los machos mantienen harenes de hembras, ((Thorbjarnason 1989). En un sistema de apareamiento poligámico, los machos se aparean con más de una hembra. Por lo tanto, en condiciones de proporción de sexos desigual, en el que hay menos machos que hembras, las hembras ‘extra’ tendrán la oportunidad de reproducirse en lugar de seguir sin pareja durante ese año. Una vez que se forman los harenes, los individuos que los conforman permanecerán juntos a través de los años de la simulación hasta que el macho o una de las hembras muera y son reemplazados por otro individuo.

Edad a la primera nidada: 10 años en las hembras y 15 años para los machos. En *Vortex*, este parámetro representa el promedio de edad de la primera reproducción, no la edad de la madurez sexual o la edad reproductiva más temprana que se haya observado. Diferentes elementos se tomaron en cuenta para estimar este valor en el modelo. Datos de campo sugieren que las hembras alcanzan su madurez sexual cuando tienen una longitud de entre

2.5 – 2.8 m (Thorbjarnarson 1989, J. Bolaños com. pers. 2016) mientras que los machos alcanzan su madurez a partir de los 2.8 m (Thorbjarnarson 1989). Savage (2002) estima que los individuos de ambos sexos alcanzan la madurez sexual entre los siete y nueve años de edad. En Thorbjarnarson (1989) se estima que, a partir de la tasa de crecimiento de los individuos, la edad mínima de reproducción en hembras es alrededor de 10 años. Por su lado, Soberón et al. (2000) estiman que ambos sexos del cocodrilo cubano (*C. rhombifer*) son reproductores a los diez años de edad. Sin embargo, datos de *C. moreletii* indican que los machos alcanzan su madurez a una talla mayor que las hembras (Casas-Andreu et al. 2011). Una complicación más es que los individuos pueden ser fisiológicamente maduros, pero ser excluidos de la reproducción debido a factores sociales, lo cual ocurre en ambos sexos, pero especialmente en machos (Thorbjarnarson 1989, Sánchez 2001, J. Bolaños y G. Chaves com. pers. 2016).

Porcentaje de hembras que se reproducen: 100% (EV=10%). Thorbjarnarson (1989) encontró que el esfuerzo reproductivo de las hembras al año de *C. acutus* varía entre poblaciones con un rango de valores entre 64% -72%, valor que puede alcanzar hasta un 90% en otras poblaciones (J. Bolaños com. pers. 2016) Sin embargo, se ha reportado hembras no dominantes desplazadas por las dominantes, reproduciéndose con machos no dominantes (J. Bolaños com. pers. 2016), lo cual podría aumentar aún más este valor. Para esta evaluación, se estimó que en un año promedio todas las hembras podrían ser parte de un harén y se reproducen con el macho correspondiente. En cuanto a la variación ambiental (EV) de año a año, se estimó que afecta muy poco este parámetro en la especie, pero se ingresó un valor de 10%, para que el porcentaje de hembras que se reproducen pudiera variar entre año con año, en su mayoría entre 90% – 100%.

Reproducción dependiente de la densidad: No. *Vortex* modela este parámetro con una ecuación que especifica la proporción de hembras que se reproducen en función del tamaño total de la población. Normalmente, la proporción de hembras reproductoras disminuiría a medida que el tamaño de la población se hace grande. Además, es posible modelar un efecto Allee: una disminución en la proporción de hembras reproductoras en bajas densidades, debido, por ejemplo, a dificultad en encontrar compañeros reproductivos. En el caso de las poblaciones de cocodrilo en Costa Rica, se asumió que la reproducción es independiente de la densidad poblacional.

Porcentaje de machos adultos en el pool reproductivo: 20%. En muchas especies, hay machos adultos que no pueden aparearse a pesar de ser fisiológicamente capaces debido a la conducta social de la especie. Esto puede ser modelado en *Vortex*, especificando un porcentaje de machos adultos que puede considerarse “disponible” para reproducirse cada año. Durante la temporada reproductiva, los machos adultos de mayor talla son dominantes y solo aceptan el acercamiento de una o varias hembras y alejan de su territorio a los otros machos por medio agresión; evitando el acceso de estos a las hembras (Sánchez 2001, G.

Chaves y M. Sasa com. pers. 2016). Como se dijo anteriormente machos y hembras no dominantes pueden reproducirse (J. Bolaños com. pers. 2016), aun así, se espera que el porcentaje de machos con acceso a hembras sea bajo.

Número de nidadas por año: 1. La hembra cava un agujero en la arena o tierra y hace un nido que lo cubre con tierra y vegetación. La hembra cuida de este nido por un período entre 75 – 90 días hasta que el sonido de los neonatos la estimula a abrir el nido con las patas y el hocico (Savage 2002).

Proporción de sexos al nacimiento: 50%. La proporción de sexos entre las crías de crocodílidos pueden variar de año a año, dependiendo de los sitios de anidación y las condiciones climáticas locales (Lance et al. 2000). Se asumió que si se tomaran datos de todas las nidadas a largo plazo sería 1:1. Sin embargo, hay estudios que muestran variabilidad en este parámetro (Lance et al. 2000). En el aligátor americano (*Alligator mississippiensis*), Lance et al. (2000) encontraron un sesgo hacia los machos en la cohorte de juveniles, mientras que en *C. acutus*, Murray et al. (2015) también encontraron un sesgo hacia los machos en la cohorte de neonatos de 3.5:1 entre 2012-2014. Este parámetro se modeló con diferentes valores en otros escenarios.

Número máximo de huevos por nidada: 40. Hay una gran variabilidad en el tamaño de la nidada, variando desde 22 a 105 huevos (Thorbjarnarson 1989). Sin embargo, puestas de huevos extremadamente grandes pueden ser el resultado de más de una hembra ovopositando en el mismo sitio al mismo tiempo (Thorbjarnarson 1989). En este modelo de línea base se ingresó 40 huevos como valor máximo (J. Bolaños obs. pers.).

Promedio de huevos por nidada: 27 ± 10 . Para *C. acutus* se reporta valores entre 20 y 30 huevos por nidada. Para otras especies como *C. rhombifer* y *C. moreletti* hay datos que van desde 25 huevos para hasta 29 (Soberón et al. 2000, Sánchez 2001, Platt et al. 2008, Casas-Andreu et al. 2011). Para este modelo de línea base se ingresó un valor intermedio de estos datos.

Parámetros de supervivencia

Valores de mortalidad: Estos valores son específicos según edad y sexo y se muestran en el Cuadro 1. En *Vortex*, una vez alcanzada la edad reproductiva, la probabilidad anual de la mortalidad se mantiene constante durante la vida del individuo y se introduce una sola vez.

Existen pocos estudios cualitativos sobre la mortalidad de cohortes según edad y sexo en cocodrilos. La mortalidad desde huevos hasta el primer año de edad es muy alta en esta especie, superando incluso el 90% (Gaby et al. 1985, Thorbjarnarson 1989, Sánchez 2001). Los diferentes factores que influyen en la mortalidad durante este primer año son: fertilidad, depredación de huevos y neonatos, sequías e inundaciones (Gaby et al. 1985, Thorbjarnarson

1989, Sánchez 2001). En el presente análisis, se estimó que estos cuatro factores en conjunto hacen que la mortalidad durante el primer año de vida sea de $95\% \pm 3\%$. Durante los primeros años de vida la mortalidad se mantiene alta, pero a medida que los individuos crecen, el número de depredadores se reduce rápidamente (Thorbjarnarson 1989, Savage 2002) y con ello la mortalidad disminuye y puede que alcance valores muy bajos. Para el resto de las clases de edad se utilizaron los datos de Soberón et al. (2000) para *C. rhombifer*. En dicho análisis, el valor de mortalidad de cada cohorte es igual para ambos sexos, lo que hace la proporción sexual total de la población sea de 1:1. En otros estudios, las poblaciones pueden presentar un sesgo hacia los machos (Lance et al. 2000, Murray et al. 2015) o hacia las hembras (Mauger et al. 2012), pero también puede que no haya diferencia en proporción sexual en el número total de individuos de la población (Cedeño-Vásquez et al. 2006, Platt et al. 2011).

Edad máxima de reproducción: 70 años. Se sabe que los cocodrilos pueden vivir muchos años, pero no existen datos cuantitativos al respecto en vida silvestre. En este análisis, se estimó una edad máxima de 70 años sin efectos de senescencia reproductiva (es decir, todos los individuos adultos se consideran capaces de reproducirse hasta la edad de su muerte).

Opciones Adicionales del Modelo

Eventos catastróficos: 2. Las catástrofes son eventos naturales o artificiales que ocurren con poca frecuencia, pero de manera drástica afectan la reproducción o la supervivencia. Los cambios ambientales que tienen un efecto relativamente grande en la supervivencia o la fecundidad de los individuos de una población se modelan en *Vortex* asignando una probabilidad anual de ocurrencia y un par de factores de severidad que describen su impacto sobre la mortalidad (en todas las clases de edad y sexo) y en la proporción de hembras que se reproducen con éxito en un año determinado. Como se mencionó anteriormente, tanto las sequías como las inundaciones afectan la supervivencia de los huevos (Thorbjarnarson 1989, Soberón et al. 2000). Los huevos y juveniles de aligátor americano (*A. mississippiensis*) también son sensibles a ambos factores ambientales y aunque es difícil determinar la frecuencia en que ambos producen eventos de mortalidad catastrófica, los datos sugieren que no son infrecuentes (Abercrombie 1989). Hay evidencia que El Niño (inundaciones) y La Niña (sequías) pueden incrementar la mortalidad de huevos y neonatos de cocodrilos drásticamente (G. Chaves y M. Sasa com. pers. 2016) y ambos fenómenos se alternan entre sí y cada uno por separado ocurre cada 5 – 10 años. Por lo tanto, se creó una catástrofe con una frecuencia de 20% (cada 5 años) con un factor de severidad en la reproducción de 50% (lo que equivale a una mortalidad extra de 50% en la supervivencia de nidos). Adicionalmente, Reed et al. (2003) al examinar poblaciones de 88 poblaciones de vertebrados, encontraron que el riesgo de una reducción severa en la población ($\geq 50\%$) por una catástrofe es de 14% por tiempo de generación (T). Para el caso del modelo base, la especie tiene una T de 23.55 años, por lo que la frecuencia sería alrededor de 0.60% por año

(60% en 100 años). Este valor se incorporó junto con un factor de severidad en la supervivencia de 50% para todas las cohortes.

Cosecha y Suplementación: No se incluyó en el modelo base.

Cuadro 1: Valores *Vortex* utilizados para el modelo de línea base del cocodrilo. Ver texto para más detalles.

Parámetro	Valor		
Número de Poblaciones	1		
Concordancia entre variación ambiental, reproducción y supervivencia	0.5		
Sistema de apareamiento	Poligamia a largo plazo		
Edad para primera reproducción (♀/♂)	10/15		
Reproducción dependiente de la densidad	No		
% anual de hembras que se reproducen (EV)	100% (10)		
% de machos en pool reproductivo	20%		
Número máximo de nidadas por año	1		
Número máximo de huevos por nidada	40		
Edad máxima de reproducción	70		
Edad máxima alcanzada	70		
Promedio de huevos por nidada (SD)	27 (10)		
Proporción de sexos al nacimiento	50% (1:1)		
% de mortalidad anual (EV)	Edad	Hembras	Machos
	0-1	95 (3)	95 (3)
	1-2	33 (10)	33 (10)
	2-3	24 (8)	24 (8)
	3+	5 (3)	5 (3)
Catástrofes	Nombre	Frecuencia anual	Efecto
	La Niña-El Niño	20%	Reprod: 50%
	Generico	0.60%	Mort: 50%
Población inicial (N_0)	2,500 individuos		
Capacidad de carga (K)	5,000 individuos		

Resultados del modelo de línea base

Resultados determinísticos

Los valores demográficos (reproducción, mortalidad y catástrofes) incluidas en el modelo de línea base pueden ser utilizados para calcular las características determinísticas de la población del modelo. Estos valores son usados para compararlos con valores observados en otros estudios demográficos de la especie y poder validar la especie y población que se está modelando.

El tiempo generacional (T), que es el promedio de edad de reproducción es de 23.55 años al promediar ambos sexos. Valor muy cercano a los 23 años estimados para *C. acutus* en O'Grady et al. (2008).

La tasa de crecimiento determinística de la población describe una población con una tasa positiva de crecimiento ($\text{det-r} = 0.063$). En ausencia de eventos estocásticos, la población crece en alrededor de 6% por año. Este valor está cerca del rango de crecimiento para el PVA de *C. rhombifer* (7% - 10%), que tiene un mayor promedio de huevos por nido y menor mortalidad para la cohorte de 0 -1 años, entre otros (Soberón et al. 2000).

La proporción sexual de individuos adultos es de 0.566 : 1 (machos : hembras). Este valor es muy variable entre poblaciones (Thorbjarnarson 1989), puede ser muy sesgado hacia las hembras (Sánchez 2001) o hacia los machos (Murray et al. 2015), e incluso puede que haya igualdad entre ambos sexos (Platt et al. 2011). El valor del modelo de línea base es similar al promedio de valores reportados para varios estudios en Florida (1:2) (Thorbjarnarson 1989).

En la distribución de edad y sexo del modelo de línea base, el porcentaje de adultos es menos de 5.0%, lo cual difiere bastante a resultados de otros estudios donde el porcentaje de adultos puede ser entre 25.0%- 36.5% (Gaby et al. 1985, Sasa y Chaves 1992, Platt y Thorbjarnarson 2000). Sin embargo, en estudios donde se incluyen neonatos, el porcentaje de adultos se reduce considerablemente, llegando a estar entre 3.0% - 22.3% de la población (Thorbjarnarson 1989, Sánchez et al. 1996, Sánchez 2001, Mauger et al. 2012). Por lo tanto, no es sorpresa que en el modelo de línea base que toma en cuenta el estadio de huevos, los adultos representen menos de 5% de la población.

Resultados estocásticos

Al incluir variación ambiental, los resultados del modelo de línea base muestran una población con una $\text{stoch-r} = 0.059$. y una $P(\text{survive})$ de 1.000. La población crece hasta alcanzar y estabilizarse en un valor de alrededor de 4,500 individuos en un período de 15 años; alrededor de un 90% de la capacidad de carga (Fig. 1). Este valor está entre los valores

estimados para explicar la recuperación de la subpoblación del Río Tárcoles luego de que desapareció la presión de la cacería (Chaves comm. pers. 2016).

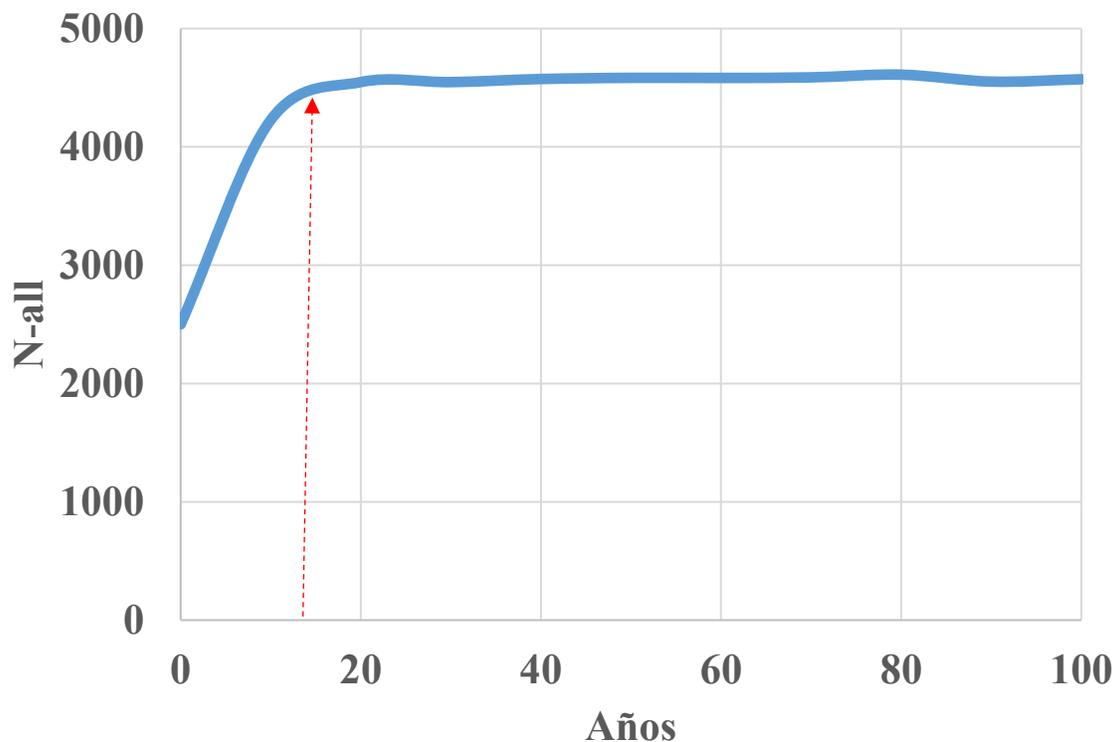


Figura 1: Resultados del modelo de línea base para una población de cocodrilos, que muestra el tamaño medio de la población durante un período de 100 años. Ver texto para más detalles.

Análisis de sensibilidad

¿Cuáles son los factores demográficos más importantes que afectan el crecimiento poblacional?

Se realizaron análisis de sensibilidad generales sobre las tasas demográficas principales del modelo de línea base para determinar los parámetros que más afectan a la viabilidad de la población. Estos análisis indica los parámetros que podrían ser importantes en el manejo de la población y para identificar futuras investigaciones en áreas con incertidumbre alta.

Parámetros de escenarios: tamaño de población inicial

Dado que el tamaño poblacional de cocodrilos varía entre diferentes cuencas del país, se realizó un análisis de sensibilidad para el tamaño inicial de la población con el fin de evaluar cuán importante es la incertidumbre de este parámetro. Además del tamaño de la población inicial del modelo de línea base de 2,500 individuos, se realizaron otros tres escenarios con

tamaños iniciales de 250, 500 y 1,000 individuos, todos con la misma capacidad de carga fijada en el modelo de línea base ($K = 5,000$).

Resultados

Los resultados muestran que, en ausencia de amenazas como la cacería ilegal o pérdida de hábitat, poblaciones de cocodrilos con tamaños poblacionales pequeños pueden crecer hasta alcanzar valores cercanos a la capacidad de carga en un período de 100 años (Cuadro 2). Todas las poblaciones modeladas tienen un stoch-r de alrededor de 0.600 (Cuadro 2) y duplican su tamaño inicial en un período de alrededor de 10 años (Fig. 2), de forma similar a lo que se estima que sucedió en el Río Grande Tárcoles una vez que se detuvo la cacería de estos animales. La diferencia que existe entre las poblaciones radica en tiempo en que llegan a estabilizarse en valores cercanos a la capacidad de carga (Fig. 2). Así, una población de 1,000 individuos se estabiliza en alrededor de 38 años, mientras que una población de 100 individuos le toma alrededor de 69 años.

Cuadro 2: Valores de salida de *Vortex* al final de 100 años de poblaciones de cocodrilos con diferentes tamaños de población iniciales ($N(0)$). Ver texto para más detalles.

$N(0)$	stoch-r	$P(\text{survive})$	$N\text{-all}$	$N\text{-all}/K$
250	0.0597	1.000	4613	0.923
500	0.0598	1.000	4573	0.915
1,000	0.0594	1.000	4573	0.915
2,500 (Base)	0.0594	1.000	4572	0.914

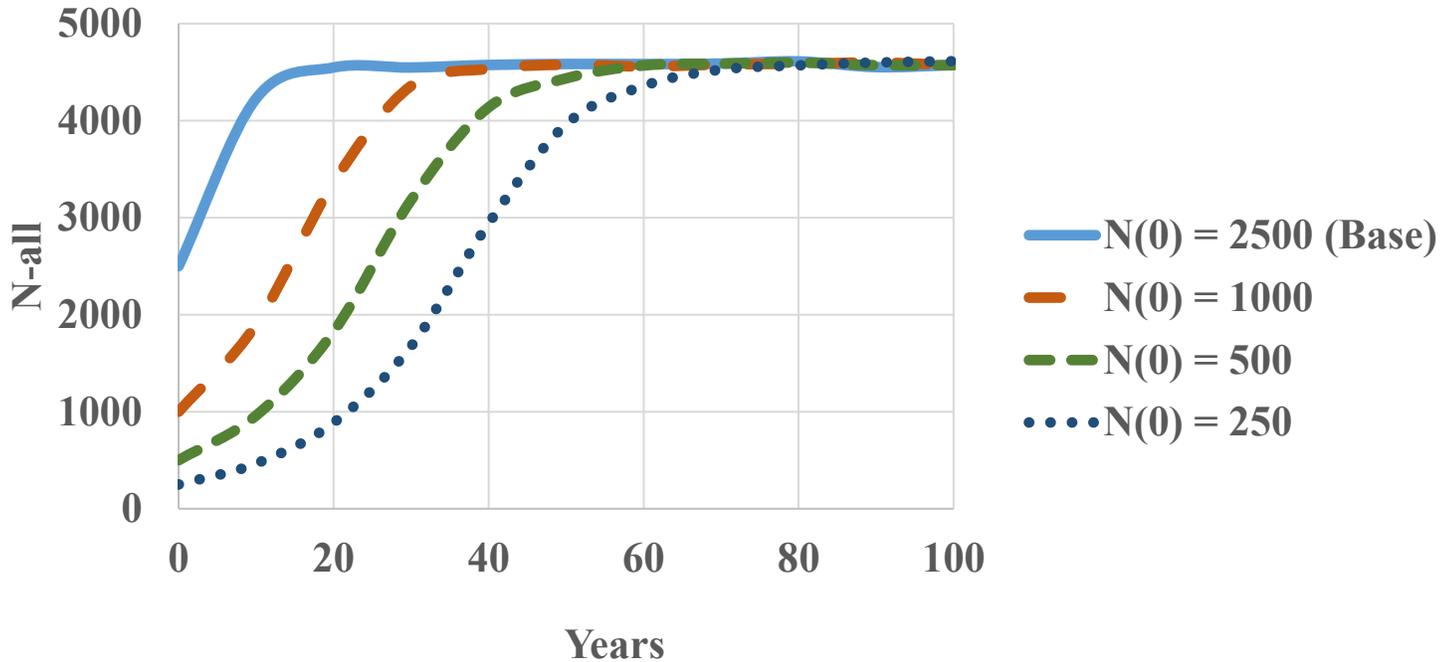


Figura 2: Tamaño final de la población de cocodrilos, en escenarios con diferentes tamaños de población iniciales ($N(0)$), en un período de 100 años. Ver texto para más detalles.

Parámetros de escenarios: porcentaje de hembras que se reproducen al año

El modelo base considera que un 100% de hembras se reproduce cada año, si se considera que individuos no dominantes pueden reproducirse. Sin embargo, otros estudios y observaciones consideran que este valor puede ser menor (Thorbjarnarson 1989, J. Bolaños com. pers. 2016), por lo que se analizaron escenarios variando este valor a 90% y 80%.

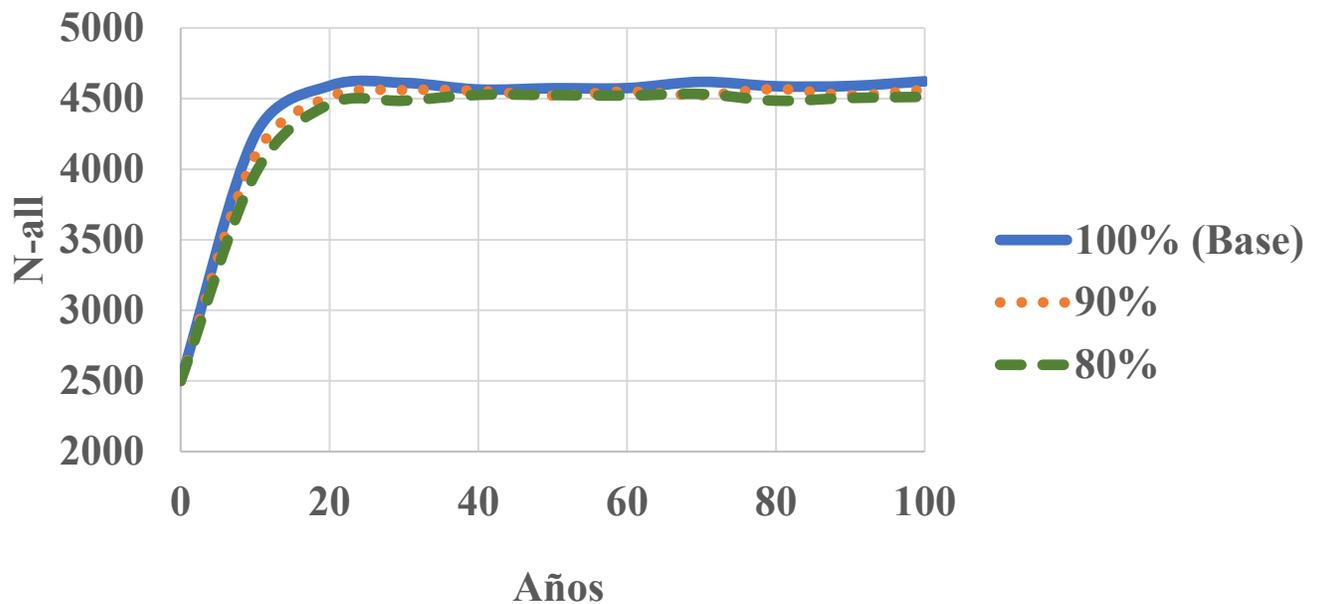
Resultados

La población de cocodrilos se mantiene robusta si se disminuye el porcentaje de hembras reproductivas. Aunque la tasa de crecimiento se ve afectada y disminuye hasta un valor de alrededor de 5%, la población aumenta hasta alcanzar valores cercanos a la capacidad de carga, al igual que el escenario base (Cuadro 3, Fig 2.).

Cuadro 3: Valores de salida de *Vortex* al final de 100 años de poblaciones de cocodrilos con diferentes valores de porcentaje de hembras que se reproducen anualmente. Ver texto para más detalles.

Porcentaje de hembras reproductoras	stoch-r	P(survive)	N-all	N-all/K
100% (Base)	0.0594	1.000	4572	0.914
90%	0.0555	1.000	4562	0.912
80%	0.0497	1.000	4512	0.902

Figura 4: Tamaño final de la población de cocodrilos en un período de 100 años, con diferentes valores de porcentaje de hembras que se reproducen anualmente (el escenario base se incluye como forma de comparación). Ver texto para más detalles.



Parámetros de escenarios: valores demográficos

Los siguientes parámetros fueron probados con un incremento y disminución en el valor del modelo de línea base en $\pm 10\%$, donde el rango de los valores probados era biológicamente plausible para la especie:

- Mortalidad juvenil en hembras (cohorte 1-2 años de edad)
- Mortalidad juvenil en machos (cohorte 1-2 años de edad)
- Mortalidad en hembras adultas (10+ años de edad)
- Mortalidad en machos adultos (15+ años de edad)
- Porcentaje de machos al nacimiento
- Porcentaje de machos adultos en el pool reproductivo
- Tamaño medio de nidada
- Edad máxima de reproducción de hembras (redondeado al número entero más cercano)
- Edad máxima de reproducción de machos (redondeado al número entero más cercano)
- Frecuencia de El Niño - La Niña

Resultados

La Figura 4 muestra las tasas de crecimiento estocástico resultantes para cada parámetro según los valores analizados. Los parámetros que muestran la mayor sensibilidad en su impacto sobre la tasa de crecimiento estocástico de la población según el ámbito de valores modelados son: porcentaje de machos al nacimiento, promedio de huevos por nidada y edad reproductiva de las hembras. Los resultados también muestran parámetros con menor sensibilidad: mortalidad en hembras juveniles y mortalidad en hembras adultas. Todos los parámetros que mostraron sensibilidad están relacionados al número de hembras en la población o su capacidad de reclutar individuos a esta a lo largo del tiempo. En cuanto a los parámetros relacionados con el número de machos en la población, mientras haya suficientes de estos para reproducirse con un porcentaje alto de hembras adultas, se cumple su papel en el reclutamiento de individuos dentro de la población. Los parámetros con mayor sensibilidad son los que necesitan una mayor atención en los proyectos de investigación y seguimiento, para no sobrestimar o subestimar la viabilidad a largo plazo de la población y el efecto de posibles estrategias de manejo.

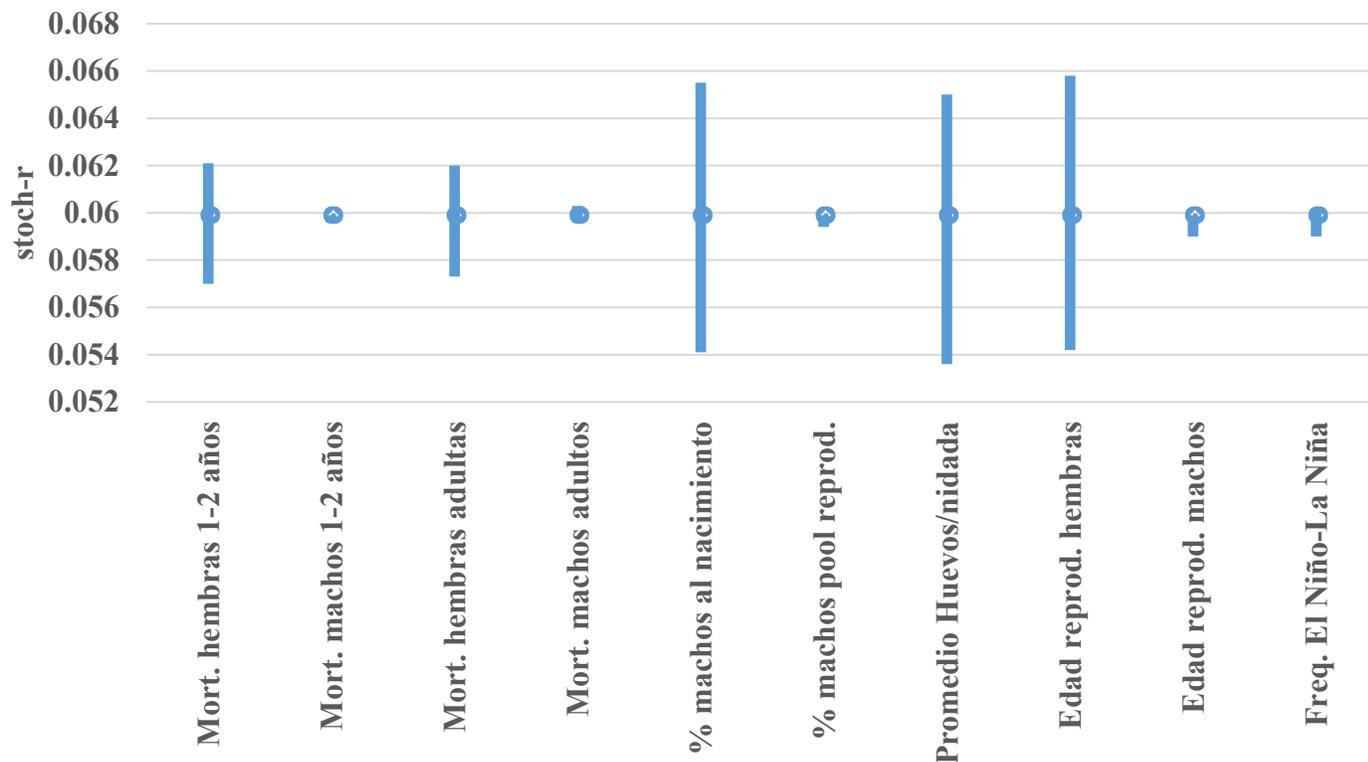


Figura 4: Pruebas de sensibilidad de diferentes parámetros y su impacto sobre la tasa de crecimiento estocástico (stoch-r), al cambiar en $\pm 10\%$ o ± 1 año los valores base. La tasa de crecimiento modelo de línea base viene dado por el punto central de los datos en la figura. La población es más sensible a la incertidumbre en los parámetros que dan el rango más amplio en las tasas de crecimiento de la población. Vea el texto para más detalles.

¿Qué pasaría si...?

En un estudio reciente en el Río Tempisque entre 2012 – 2014 se encontró que la población de esta área presentaba una proporción de sexos sesgada hacia los machos desde la etapa de neonatos (3.5:1) hasta la etapa adulta (1.5:1) (Murray et al. 2015). La proporción de sexos al nacimiento fue un parámetro que mostró sensibilidad en la tasa de crecimiento, por lo que se analizó un grupo de escenarios para ver el efecto a largo plazo de una proporción de sexos sesgada hacia los machos al nacimiento, sobre la viabilidad de la población.

Parámetros del escenario

En este grupo de escenarios se modeló diferentes porcentajes de machos al nacimiento: 60% (1.5:1), 70% (2.3:1), 80% (4:1), 85% (5.66:1) y 90% (9:1). El resto de los parámetros de entrada se mantuvieron con valores iguales a los del modelo de línea base.

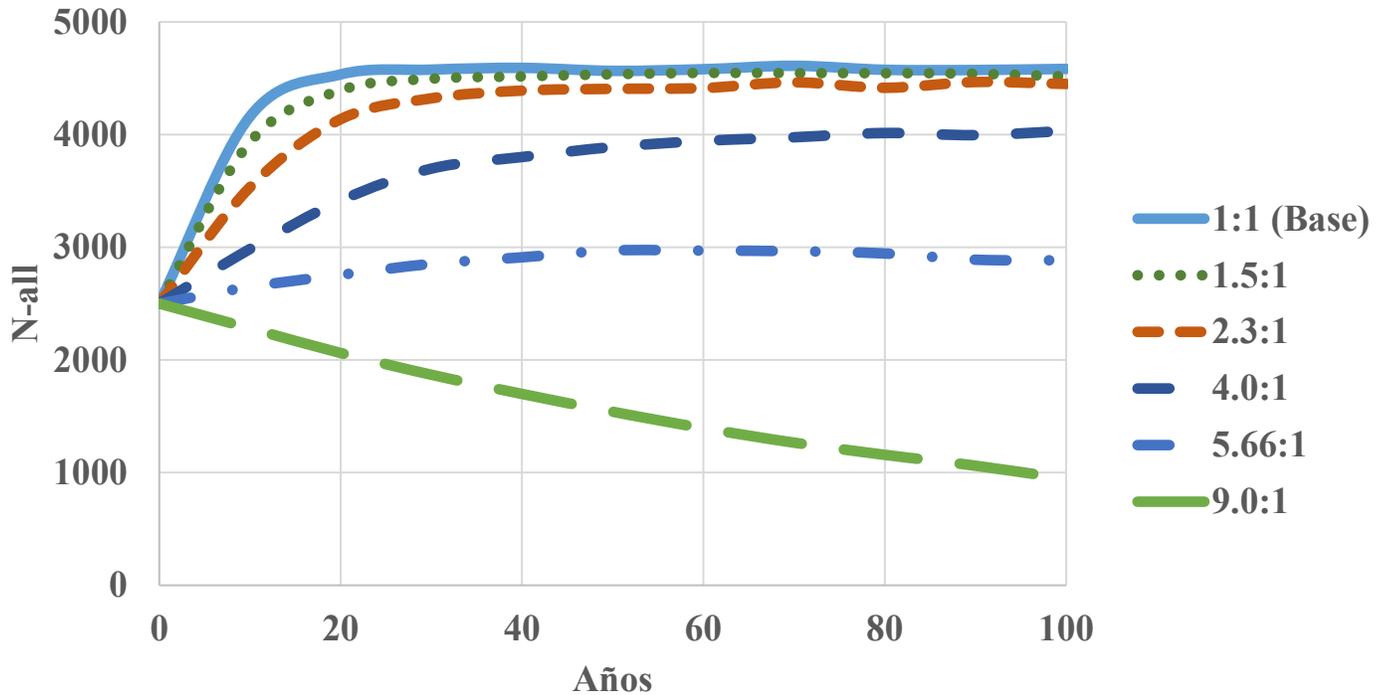
Resultados

Un sesgo hacia los machos al nacimiento tiene efectos sobre la tasa de crecimiento de la población. El Cuadro 4 muestra que la tasa de crecimiento anual disminuye a 4.8% en comparación con el modelo de línea base cuando el porcentaje de machos al nacimiento es 60% y si los machos representan un 90% de los nacimientos, la población declina un 1.3% anual. Al haber una mayor proporción de machos en la población el número de hembras disminuye. Si esta reducción es leve, a la población le toma más años en alcanzar valores similares al modelo de línea base en cuanto a número de individuos, pero si el número de hembras comienza a disminuir demasiado, la población no crece al ritmo del modelo de línea base y su tamaño final es más pequeño (Cuadro 4, Fig. 5). En los escenarios, la proporción de machos adultos con respecto a hembras adultas es menor a la proporción al nacimiento, por efecto de la edad en que cada sexo llega a la adultez en el modelo (10 años en hembras vs. 15 años en machos), pero como sostienen Murray et al. (2015), en la realidad puede ser aún menor por la dispersión de machos juveniles y sub-adultos fuera de la población con el fin de evitar la competencia con machos adultos; con el posible efecto de aumentar el conflicto cocodrilo-humano si los individuos que se dispersan se establecen cerca de poblaciones humanas.

Cuadro 4: Valores de salida de *Vortex* al final de 100 años, en escenarios con una proporción de sexos al nacimiento sesgado hacia los machos. Ver texto para más detalles.

Escenario	stoch-r	P(survive)	N-all	N-all/K	Machos adultos	Hembras adultas
50% machos (1:1, Baseline)	0.060	1.000	4622	0.924		0.566:1
60% machos (1.5:1)	0.048	1.000	4531	0.906		0.895:1
70% machos (2.3:1)	0.033	1.000	4449	0.890		1.497:1
80% machos (4.0:1)	0.015	1.000	4014	0.803		2.803:1
85% machos (5.66:1)	0.002	1.000	2885	0.577		4.200:1
90% machos (9.0:1)	-0.013	0.997	945	0.189		7.135:1

Figura 5: Tamaño final de la población de cocodrilos en un período de 100 años, en escenarios con una proporción de sexos al nacimiento sesgado hacia los machos (el escenario base se incluye como forma de comparación). Ver texto para más detalles.



Extracción 1

En el presente, los machos problemáticos relacionados con ataques hacia humanos son retirados de la población para evitar mayores conflictos. Para analizar el efecto de remover individuos sobre la proporción sexual y crecimiento poblacional, se hicieron varios escenarios donde se remueven diferentes porcentajes de individuos adultos a diferentes intensidades de extracción. Este escenario fue diseñado originalmente para investigar el efecto potencial de extracción de individuos sobre la viabilidad de la población. Sin embargo, también podría aplicarse a la dispersión de individuos fuera de la población para evitar competencia de recursos.

Parámetros del escenario

En todos los escenarios se extrajo un 10%, 30% y 50% de individuos adultos, y para evitar una posible extinción de la población en todos los escenarios se condicionó la extracción a que la población fuera mayor a 1,000 individuos. Para probar diferentes opciones de extracción se corrieron tres grupos de escenarios.

Grupo 1: Para comparar el efecto de retirar machos vs. hembras se retiraron por separado individuos adultos de cada sexo cada cinco años de la simulación, comenzando en el Año 1.

Grupo 2: Para evaluar el efecto de la intensidad de extracción de individuos, se corrieron escenarios iguales, pero se extrajeron individuos cada año de la simulación en lugar de cada cinco años.

Grupo 3: Para disminuir el sesgo poblacional causado por la extracción exclusiva hacia uno u otro sexo en los escenarios anteriores, se extrajeron igual porcentaje de machos y hembras adultos.

Resultados

Grupo 1: La extracción de individuos de uno u otro sexo cambia la proporción sexual de la población. Así, la extracción de machos podría disminuir un posible conflicto entre machos por el acceso de hembras y viceversa si sólo se extraen hembras (Cuadro 5). Sin embargo, no importa el porcentaje de machos extraídos -dentro del ámbito de valores evaluados- las poblaciones tienen una tasa de crecimiento similar o igual al modelo base, por lo que el tamaño final de la población también es similar (Cuadro 5, Fig. 6a). Un sistema reproductivo de poligamia a largo plazo conlleva a que haya un exceso de machos adultos que no pueden encontrar parejas para reproducirse. Una extracción de machos adultos abre la opción para que otros machos tomen el papel de reproductores, manteniendo así una población similar a la del modelo de línea base. El orden predeterminado de los eventos en *Vortex* también puede que tenga un efecto importante en los resultados. Por defecto, el evento de extracción ocurre después del evento de reproducción, por lo que los machos adultos se extraen después de que nuevos individuos hayan entrado a la población. Por otro lado, los resultados muestran que una extracción de hembras causa una disminución de la población y puede llegar a un valor cercano a cero en el escenario donde se extrae 50% de las hembras (stoch-r: 0.004), lo que a su vez causa un tamaño final de la población de menos de 60% de la capacidad de carga (Cuadro 5, Fig. 6b). Si se extraen hembras adultas, no hay reemplazos para ellas dentro de la población, resultando en harenes más pequeños y afectando la capacidad de reclutamiento de individuos dentro de la población y, a su vez, el tamaño de la población es menor que el del modelo de línea base.

Grupo 2: Al aumentar la frecuencia de extracción de machos, la población necesita unos cuantos años más para alcanzar valores de población similares al del modelo base, pero fuera de esto no hay mayor afectación (Cuadro 5, Fig 6c). Lo que sugiere que el excedente de machos adultos que pueden volverse reproductores sigue siendo suficientemente para compensar las pérdidas por extracción.

En el caso de una mayor frecuencia en la extracción de hembras la población se reduce aún más rápido. Al reducir los períodos de tiempo entre cada evento de extracción, la población

tiene menos capacidad de recuperación y en el caso de los escenarios donde se remueven 30%-50% hembras adultas, la población comienza a disminuir (stoch-r alrededor de -0.010). Lo que evita su extinción es la condición de no extraer individuos cuando la población es menor a 1,000 animales (Cuadro 5, Fig. 6d).

En poblaciones reales, una extracción alta de machos podría causar mucho daño. Si muy pocos machos se están reproduciendo, la población puede llegar a tener altos niveles de endogamia en unas pocas generaciones y ser afectada por depresión por endogamia. Sin embargo, los cocodrilos tienen un tiempo de generación tan largo que no se espera un nivel alto de endogamia en los primeros 100 años. También, presumiblemente hay un límite en el número de hembras con las que cada macho puede aparearse. Puede ser un límite alto, pero no se espera que un macho pueda reproducirse con un número ilimitado de hembras durante la estación de reproducción. Incluso si no hay un límite fisiológico en el número de hembras a las que cada macho puede aparearse, si el número de machos dentro de la población disminuye mucho, probablemente estarán en una densidad tan baja que muchas hembras no podrán encontrar un macho con el cual aparearse.

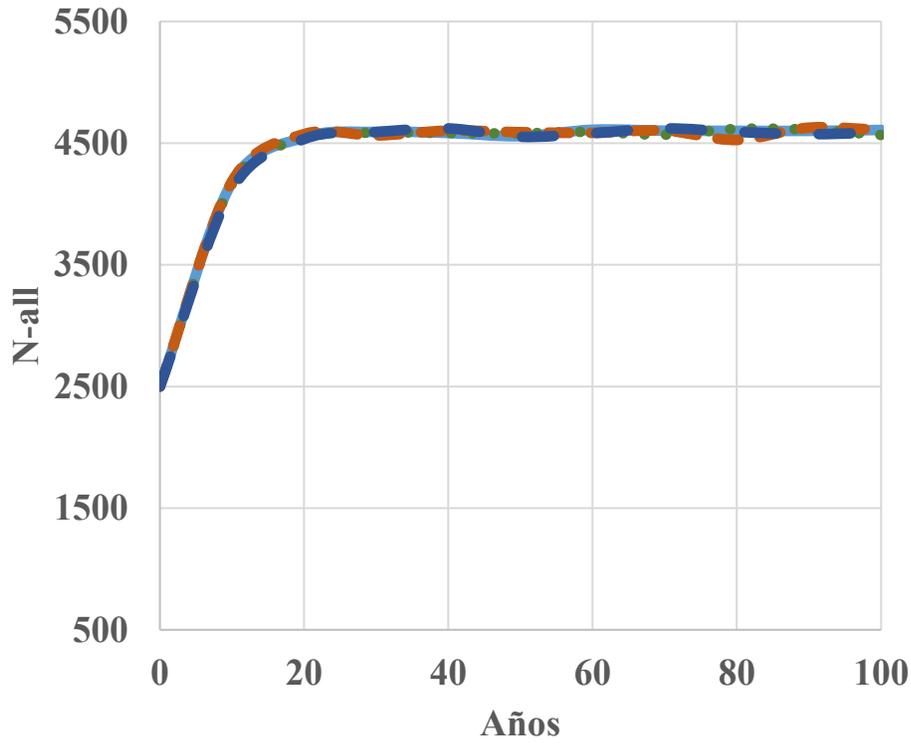
En los escenarios, hay un efecto extraño, pero puede que se de en la realidad, en el que la extracción de machos puede conducir a un aumento en la tasa de crecimiento de la población. Esto puede suceder porque la extracción de machos permite que haya un número alto de hembras en la población a niveles cercanos a la capacidad de carga. Puesto que el número de hembras controla la tasa de crecimiento de la población (si los machos restantes pueden aparearse con todas las hembras), una mayor proporción de hembras conduce a una mayor tasa de crecimiento.

Grupo 3: Al extraer un porcentaje igual de machos y hembras adultos cada año, el sesgo hacia uno u otro sexo en esta etapa disminuye, alcanzando valores que se acercan a la paridad sexual (Cuadro 5). Extraer individuos de ambos sexos hace que la población disminuya más rápido y su tamaño sea ligeramente menor a los escenarios anteriores, donde se extrajeron solo hembras (Cuadro 4, Fig. 6d,e).

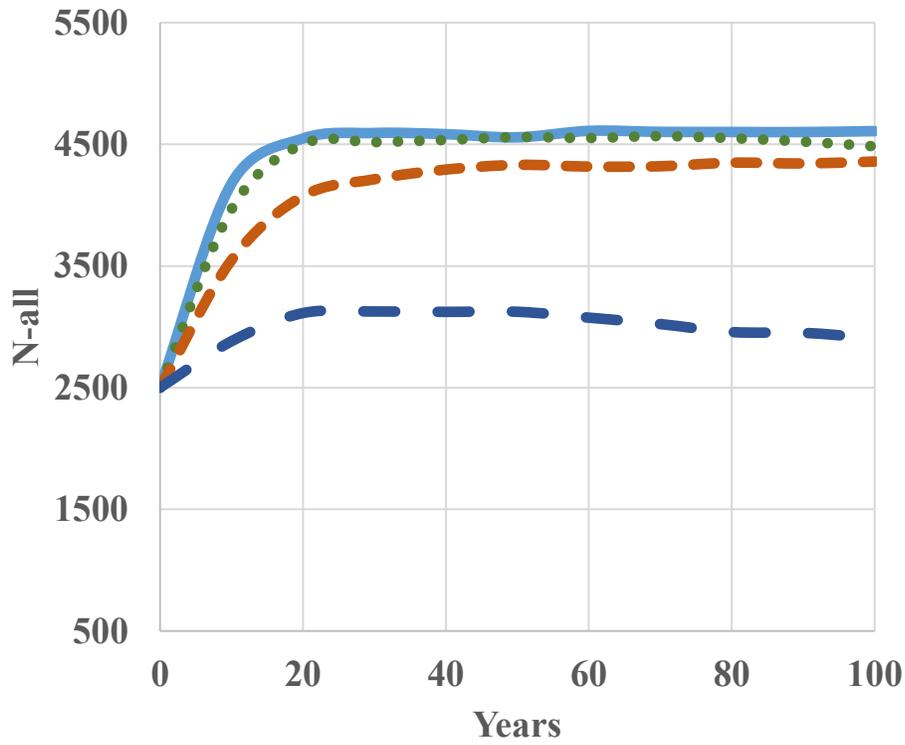
Cuadro 5: Valores de salida de *Vortex* al final de 100 años, en escenarios con diferentes porcentajes de extracción de individuos adultos. Ver texto para más detalles.

Escenario	stoch-r	P(survive)	N-all	N-all/K	Machos adultos : Hembras adultas
Base	0.060	1.000	4609	0.922	0.560 : 1
10% machos c 5/años	0.059	1.000	4567	0.913	0.492 : 1
30% machos c 5/años	0.060	1.000	4609	0.922	0.384 : 1
50% machos c 5/años	0.060	1.000	4588	0.918	0.317 : 1
10% hembras c 5/años	0.049	1.000	4483	0.897	0.688: 1
30% hembras c 5/años	0.028	1.000	4358	0.872	1.080 : 1
50% hembras c 5/años	0.004	1.000	2907	0.581	1.881 : 1
10% machos c/año	0.059	1.000	4574	0.915	0.279 : 1
30% machos c/año	0.059	1.000	4540	0.908	0.112 : 1
50% machos c/año	0.059	1.000	4559	0.912	0.056 : 1
10% hembras c/año	0.014	1.000	3721	0.744	1.861 : 1
30% hembras c/año	-0.010	1.000	964	0.193	2.940 : 1
50% hembras c/año	-0.011	1.000	890	0.178	2.921 : 1
10% ambos sexos c/año	0.013	1.000	3647	0.729	0.701 : 1
30% ambos sexos c/año	-0.001	1.000	942	0.188	0.774 : 1
50% ambos sexos c/año	-0.011	1.000	867	0.173	0.802 : 1

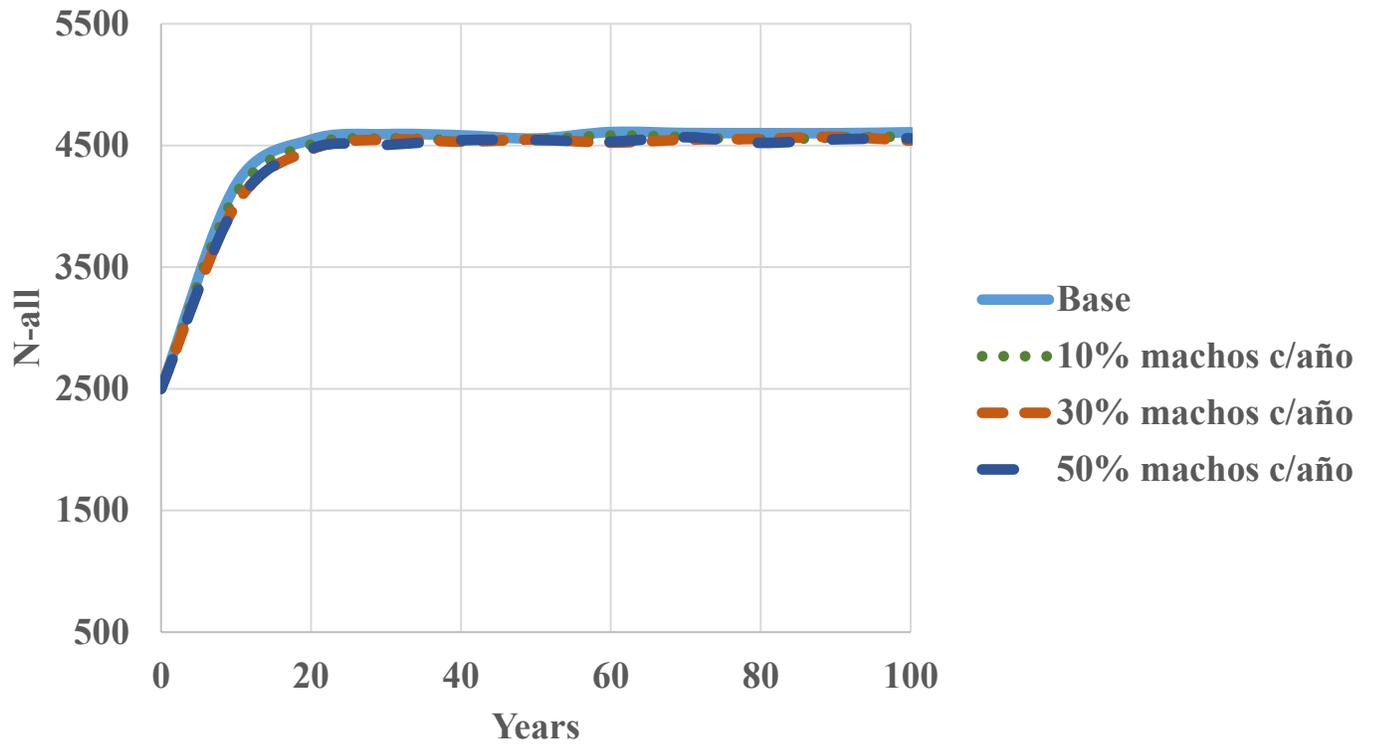
a



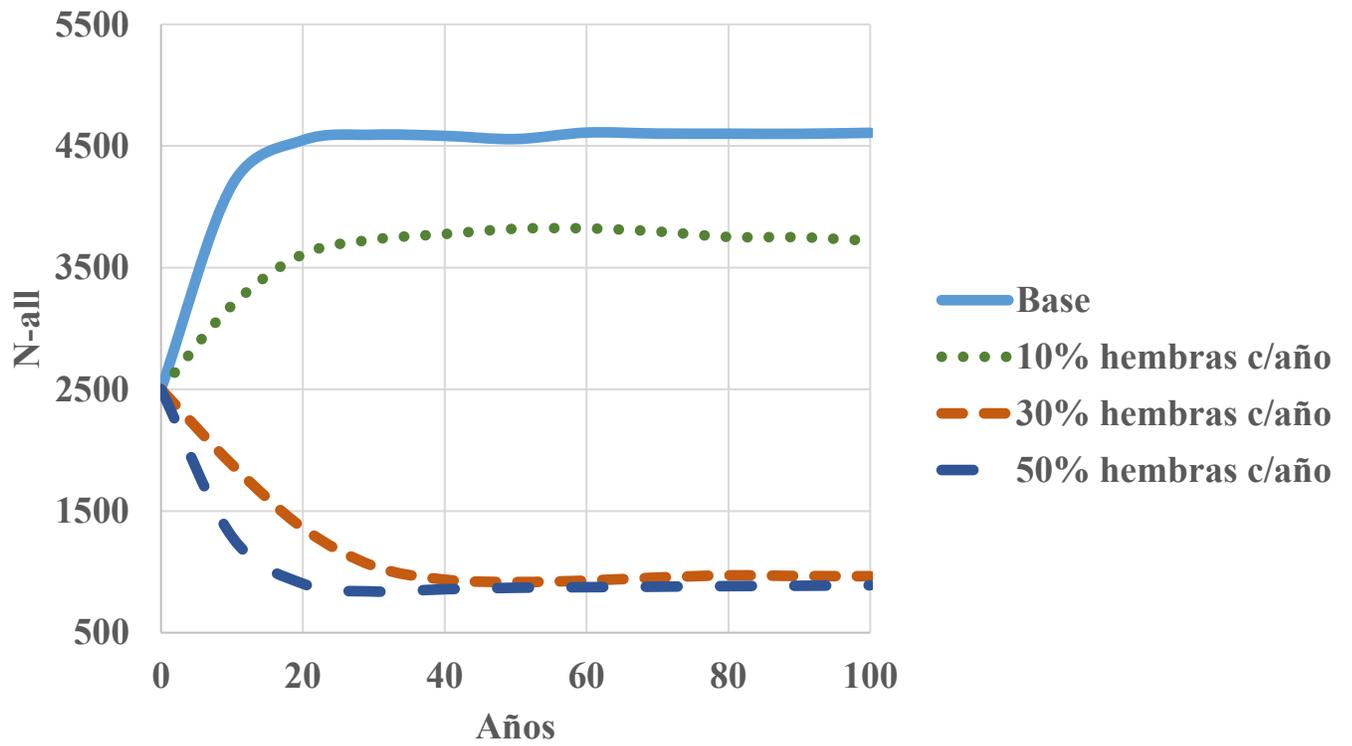
b



c



d



e

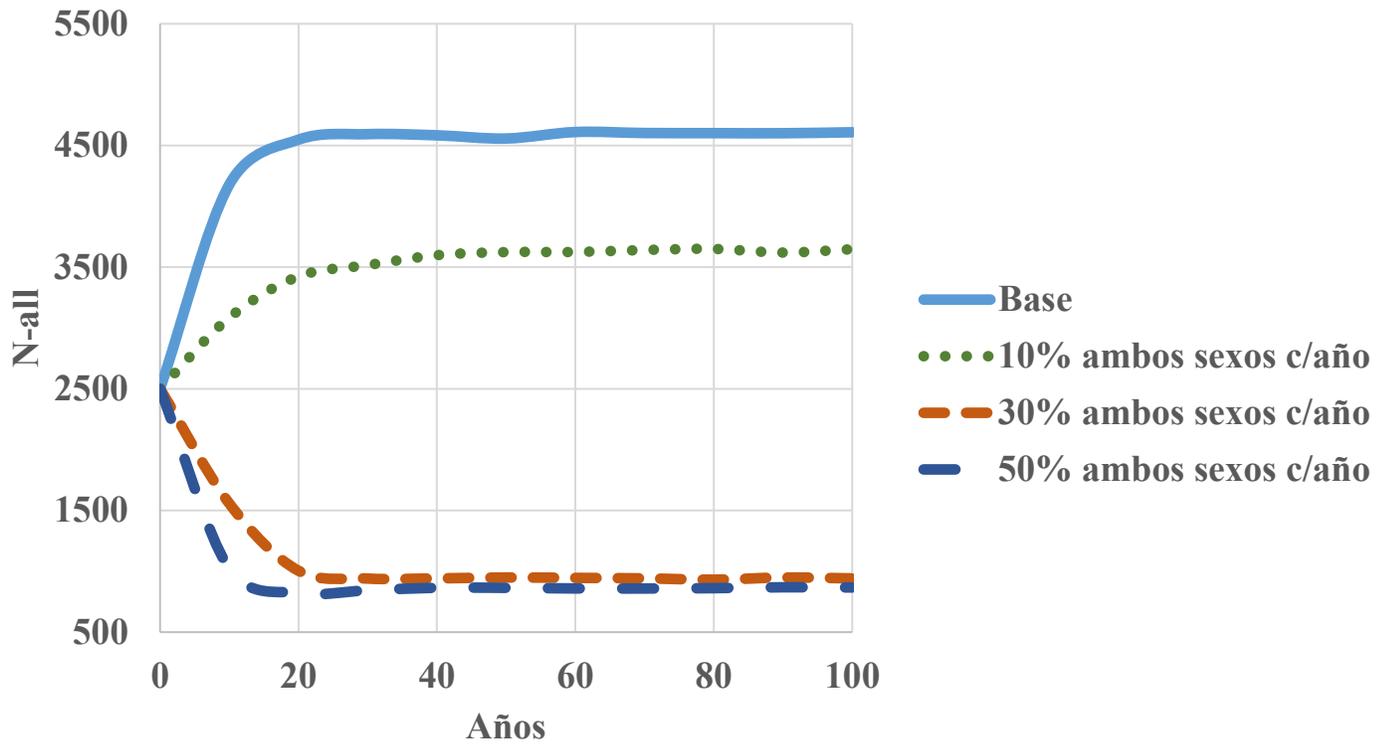


Figura 6: Tamaño final de la población de cocodrilos al final de un período de 100 años, en escenarios con diferentes porcentajes de extracción de individuos adultos (el escenario base se incluye como forma de comparación): **a.** machos cada cinco años, **b.** hembras cada cinco años, **c.** machos cada año, **d.** hembras cada año, **e.** ambos sexos cada año. Ver texto para más detalles.

Extracción 2

La robustez de la población ante la extracción de machos adultos en los escenarios anteriores genera la pregunta de ¿cuál porcentaje de extracción de estos es necesaria para que la población disminuya? Aunque es más por curiosidad que para establecer una recomendación para extracción.

Parámetros del escenario

Desde un estricto punto de vista demográfico, en *Vortex*, los machos adultos reproductores se reproducirán con todas las hembras adultas disponibles. Por lo tanto, el algoritmo no tiene en cuenta la disposición espacial de los individuos y las dificultades ambientales e historia natural de que un pequeño número de machos pueda aparearse con todas las hembras disponibles. Para tomar en cuenta este factor, en este grupo de escenarios se limitó el número de hembras en un harén a un máximo de 10 por macho reproductivo (aunque bien podría ser un número mayor). En la sección de extracción, se sacó un 90%, 95%, 97%, 98%, 99% y 100% de machos adultos cada año, al igual que los escenarios anteriores. Además, al igual que los escenarios anteriores se condicionó la extracción a que la población fuera mayor a 1,000 individuos para evitar una posible extinción de la población en todos los escenarios.

Resultados

Hacer que la población disminuya al extraer machos adultos conllevaría un gran esfuerzo. Se necesita una extracción de 95% o más para que el tamaño final de la población esté por debajo de 90% de la capacidad de carga, y se necesita extraer la totalidad de los machos adultos cada año para que la población baje a niveles por debajo de la población inicial de 2,500 individuos (Cuadro 6, Fig. 7), en este escenario, la población declina a tal grado que la diferencia entre el número de machos adultos y hembras adultas disminuye si se compara con otros escenarios del mismo grupo (Cuadro 6). Los resultados pueden ser poco realistas tomando en consideración que es un modelo, como en los escenarios anteriores, lo importante es la tendencia antes que el valor absoluto del resultado.

Otros factores que pueden desestabilizar una población al extraer machos adultos son el efecto de la reproducción dependiente de la densidad (específicamente los efectos de Allee en los casos de proporciones de sexo altamente sesgadas) y hacer los eventos de extracción antes de que los machos puedan reproducirse con las hembras, evitando que haya reclutamiento de individuos en la población. En el primer caso, si el número de machos es muy bajo, probablemente estará en una densidad tan baja que muchas hembras no podrán encontrar un macho con el que aparearse. Sin embargo, podría ser muy difícil conocer la forma de esa relación dependiente de la densidad. En el segundo caso, las complicaciones logísticas serían demasiado difíciles como para aplicar esta medida en la vida real.

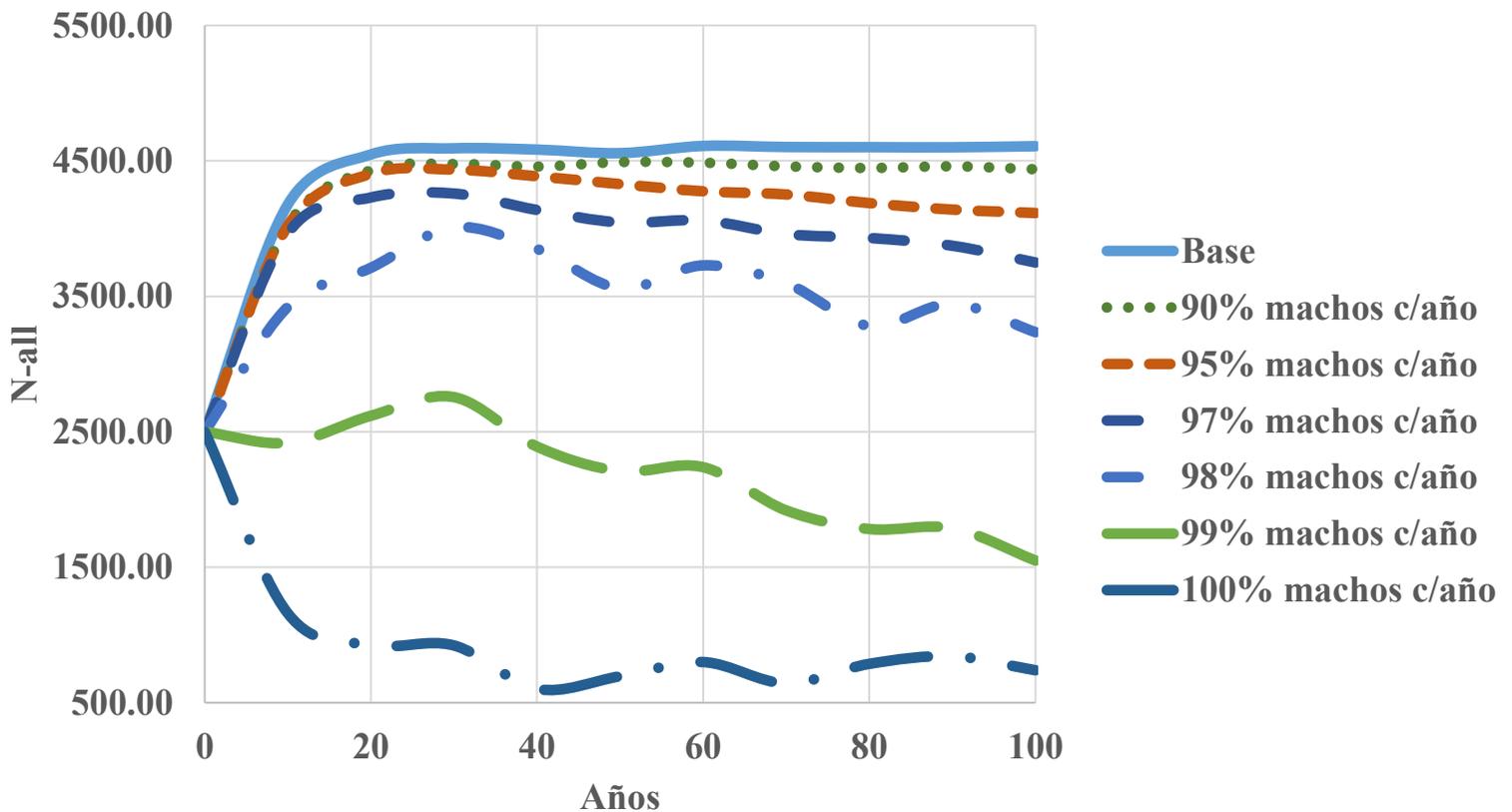
Este grupo de escenarios vuelve a resaltar características de la especie que la hacen tan resiliente, como son su sistema de reproducción poligámico, el número de huevos por nido y su larga expectativa de vida. Estos factores contribuyen al hecho que un puñado de machos adultos pueden reclutar un número alto de individuos al reproducirse con varias hembras durante muchos años de vida, por lo que cualquier medida

de manejo dirigida a controlar el tamaño poblacional deberá tener en cuenta a las hembras para poder hacerlo.

Cuadro 6: Valores de salida de *Vortex* al final de 100 años, en escenarios con porcentajes de extracción de machos adultos superior a 90%. Ver texto para más detalles.

Escenario	stoch-r	P(survive)	N-all	N-all/K	Machos adultos : Hembras adultas
Base	0.0598	1.000	4609	0.922	0.560 : 1
90% machos cada año	0.0555	1.000	4438	0.888	0.007:1
95% machos cada año	0.0469	1.000	4115	0.823	0.003:1
97% machos cada año	0.0376	1.000	3749	0.750	0.001:1
98% machos cada año	0.0244	1.000	3235	0.647	0.002:1
99% machos cada año	-0.0017	1.000	1549	0.310	0.013:1
100% machos cada año	-0.0126	0.976	739	0.148	0.044:1

Figura 7: Tamaño final de la población de cocodrilos en un período de 100 años, en escenarios con porcentajes de extracción anual de machos adultos superior a 90% (el escenario base se incluye como forma de comparación). Ver texto para más detalles.



Referencias

Abercrombie. 1989. Population dynamics of the American alligator. In: Crocodiles: Their Ecology, Management and Conservation. A Special Publication of the Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland, pp. 1-16.

Akçakaya, H. & Sjögren-Gulve, P. 2000. Population viability analysis in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins*, 48: 9-21.

Arguedas, C. & Hernández, C. 2014. Cocodrilos acechan más en ríos y playas del Pacífico. *La Nación*. http://www.nacion.com/sucesos/desastres/Cocodrilos-acechan-rios-playas-Pacifico_0_1416658366.html. Descargado en noviembre 11, 2016.

Block, W., Franklin, A., Ward, J., Ganey, J. & White, G. 2001. Design and implementation of monitoring studies to evaluate the success of ecological restoration on wildlife. *Restoration Ecology*, 9 (3): 293-303.

Brook, B. & Kikkawa, J. 1998. Examining threats faced by island birds: a population viability analysis on the Capricorn silvereeye using long-term data. *Journal of Applied Ecology*, 35: 491-503.

Casas-Andreu, G., Barrios-Quiroz, G., & Macip-Ríos, R. 2011. Reproducción en cautiverio de *Crocodylus moreletii* en Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(1): 261-273.

Cedeño-Vázquez, J.R., Ross, J.P., & Calmé, S. 2006. Population status and distribution of *Crocodylus acutus* and *C. moreletii* in southeastern Quintana Roo, Mexico. *Herpetological Natural History*, 10 (1): 17-30.

Clements, C. F., Drake, J. M., Griffiths, J. I., & Ozgul, A. 2015. Factors influencing the detectability of early warning signals of population collapse. *The American Naturalist*, 186 (1): 50-58.

Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES). 2016. *Crocodylus acutus*. <https://cites.org/esp/node/20952>. Descargado en octubre 10, 2016.

Ellner, S., Fieberg, J., Ludwig, D. & Wilcox, C. 2002. Precision of Population Viability Analysis. *Conservation Biology*, 16: 258-261.

Fendt, L. 2016. Costa Rica's crocodile conflict. *The Tico Times News*. <http://www.ticotimes.net/2016/08/23/costa-rica-crocodiles-conflicts>. Descargado en octubre 10, 2016.

Fessl, B., Young, H., Young, R., Rodríguez-Matamoros, J., Dvorak, M., Tebbich, S. & Fa, J. (2010). How to save the rarest Darwin's finch from extinction: the mangrove finch on Isabela Island. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Science*, 365: 1019-1030.

Gaby, R., McMahon, M.P., Mazzotti, F.J., Gillies, W.N., & Wilcox, J.R. 1985. Ecology of a population of *Crocodylus acutus* at a power plant site in Florida. *Journal of Herpetology*, 19 (2): 189-198.

Jiménez, E. 2016. Cocodrilo que mordió turista en Tamarindo fue reubicado en Nicoya. *La Nación*. http://www.nacion.com/vivir/ambiente/Cocodrilo-turista-Tamarindo-reubicado-Nicoya_0_1593240752.html. Descargado en octubre 10, 2016.

Jimenez, Y.L. 1998. Crocodile attacks cause conservation crisis. *Newsletter*, 117 (3): 8-9.

Lacy, R., Miller, P. & Traylor-Holzer, K. 2015. *Vortex 10 User's Manual*. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, and Chicago Zoological Society, Apple Valley, Minnesota, USA.

Lacy, R.C. & Pollak, J. 2014. *Vortex: A stochastic simulation of the extinction process. Version 10.0*. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, USA.

Lance, V.A., Elsey, R.M., & Lang, J.W. 2000. Sex ratios of American alligators (Crocodylidae): male or female biased? *Journal of Zoology*, 252 (1): 71-78.

Lindenmayer, D. & Likens, G. (2010). The science and application of ecological monitoring. *Biological Conservation*, 143 (6): 1317-1328.

Lindenmayer, D., Gibbons, P., Bourke, M., Burgman, M., Dickman, C., Ferrier, S., Fitzsimons, J., Freudenberger, D., S.T., G., Groves, C., Hobbs, R., Kingsford, S., Krebs, C., Legge, S., Lowe, A., McLean, R., Montambault, J., Possingham, H., Radford, J., Robinson, D., Smallbone, L., Thomas, D., Varcoe, T., Vardon, M., Wardle, G., Woinarski, J. & Zerger, A. 2012. Improving biodiversity monitoring. *Austral Ecology*, 37: 285-294,

Mauger, L.A., Velez, E., Cherkiss, M.S., Brien, M.L., Boston, M., Mazzotti, F.J., & Spotila, J.R. 2012. Population assessment of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Crocodylia: Crocodylidae) on the Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60 (4): 1889-1901.

Miller, P.S., Westley, F.R., Byers, A.P., & Lacy, R.C. 2008. An Experiment in Managing the Human Animal: The PHVA Process and Its Role in Conservation Decision-Making. In: *Conservation in the 21st Century: Gorillas as a Case Study*. Springer USA, pp. 173-188.

- Murray, C.M., Easter, M., Padilla, S., Garrigós, D.B., Stone, J.A., Bolaños-Montero, J., Sasa, M. & Guyer, C. 2015. Cohort-Dependent Sex Ratio Biases in the American Crocodiles (*Crocodylus acutus*) of the Tempisque Basin. *Copeia*, 103 (3): 541-545.
- O'Grady, J.J., Reed, D.H., Brook, B.W., & Frankham, R. 2008. Extinction risk scales better to generations than to years. *Animal Conservation*, 11 (5): 442-451.
- Platt, S. G., & Thorbjarnarson, J. B. 2000. Status and conservation of the American crocodile, *Crocodylus acutus*, in Belize. *Biological Conservation*, 96(1), 13-20.
- Platt, S.G., Rainwater, T.R., Thorbjarnarson, J.B., & Martin, D. 2011. Size estimation, morphometrics, sex ratio, sexual size dimorphism, and biomass of *Crocodylus acutus* in the coastal zone of Belize. *Salamandra*, 47 (4): 179-192.
- Platt, S.G., Rainwater, T.R., Thorbjarnarson, J.B., & McMurry, S.T. 2008. Reproductive dynamics of a tropical freshwater crocodilian: Morelet's crocodile in northern Belize. *Journal of Zoology*, 275(2): 177-189.
- Reed, D.H., O'Grady, J.J., Ballou, J.D., & Frankham, R. 2003. The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. *Animal Conservation*, 6 (2): 109-114.
- Ross, P. & Larierra, A. 2001. Renewed conflict in Tarcoles River. *Crocodile Specialist Group Newsletter*, 20 (2): 32-33.
- Sánchez, J. 2001. Estado de la población de cocodrilos (*Crocodylus acutus*) en el río Tempisque, Guanacaste, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Heredia, Costa Rica.
- Sánchez, J.J., Sánchez, J.R. & Piedra, L. 1996. Población de *Crocodylus acutus* (Crocodylia: Crocodylidae) en dos ríos de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44 (2): 835-840.
- Sasa, M. & Chaves, G. 1992. Tamaño, estructura y distribución de una población de *Crocodylus acutus* (Crocodylia: Crocodylidae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 40 (1): 131-134.
- Savage, J.M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between two Continents, between two Seas*. University of Chicago Press, Chicago.
- Soberón, R., Ross, P & Seal, S (eds). 2000. *Cocodrilo Cubano Análisis de la Viabilidad de la Población y del Hábitat: Libro de Resumen*. Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, Minnesota, USA.

Thorbjarnarson, J.B. 1989. Ecology of the American crocodile, *Crocodylus acutus*. In: Crocodiles: Their Ecology, Management and Conservation. A Special Publication of the Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland, pp. 228-258.

Thorbjarnarson, J.B. 2010. American crocodile *Crocodylus acutus*. In: S.C. Manolis and C. Stevenson (eds.). Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan. Crocodile Specialist Group IUCN–The World Conservation Union Publications, Switzerland, pp.46-53

Wakamiya & Roy, C. 2009. Use of monitoring data and population viability analysis to inform reintroduction decisions: Peregrine falcons in the Midwestern United States. *Biological Conservation*, 142: 1767-1776.