

## Estimación de la abundancia de *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Alligatoridae) en Caño Negro, Costa Rica, utilizando el modelo *N*-mixture

J. Manuel Aranda-Coello<sup>1,2</sup>

1. Universidad Nacional, Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Heredia 1350-3000, Costa Rica; m.aranda.coello@gmail.com
2. Red Mesoamericana y del Caribe para la Conservación de Anfibios y Reptiles (MesoHERP).

Recibido 08-VI-2018 • Corregido 05-IX-2018 • Aceptado 22-IX-2018

**ABSTRACT:** "Estimation of abundance of *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Alligatoridae) in Caño Negro, Costa Rica, using the *N*-mixture model". **Introduction:** the size (*N*) of the crocodylian populations can rarely be determined accurately. **Objective:** to compare methods, the abundance of *Caiman crocodilus* was estimated for a single population in Costa Rica with spatially replicated counts, with the *N*-mixture Model and the Messel Method. **Methods:** I counted caimans at night along 21km of the river Frío (Betel-Boga Sabogal). I divided the stretch into 32 segments (500m) spaced 200m from each other. **Results:** the *N*-Mixture model produced an estimate of 2 162 individuals and the Messel 373. **Conclusion:** spatially replicated counts, analyzed with the *N*-Mixture model, seem to provide more reliable data.

**Key words:** conservation, nocturnal visual counts, population size, wildlife management, Messel method, monitoring.

**RESUMEN: Introducción:** El tamaño (*N*) de las poblaciones de cocodrilos rara vez se puede determinar con precisión. **Objetivo:** comparar la abundancia con recuentos repetidos espacialmente, con el Modelo de *N*-mezclas y con el Método Messel, usando una población costarricense. **Métodos:** conté caimanes por la noche a lo largo de 21km del río Frío (Betel-Boga Sabogal). Dividí el tramo en 32 segmentos (500m) separados 200m entre sí. **Resultado:** el modelo *N*-mezclas produjo una estimación de 2 162 individuos y el Messel 373. **Conclusión:** los recuentos repetidos espacialmente y analizados con el modelo *N*-mezclas, parecen proporcionar datos más confiables.

**Palabras clave:** conservación, conteos visuales nocturnos, tamaño de la población, manejo de vida silvestre, método de Messel, monitoreo.

Actualmente, se requiere información actualizada y disponible sobre la abundancia de las poblaciones para determinar los cambios a lo largo del tiempo o en el manejo de las poblaciones de cocodrilos. La estimación de la densidad o abundancia de una población nos permite conocer y evaluar el estado de la misma en un área determinada, lo que permite saber el número de individuos y su distribución en el espacio (Ojasti & Dallmeier, 2000; Williams, Nichols, & Conroy, 2002). Por ello, la abundancia se expresa en términos absolutos o tamaño de población (*N*=número de individuos en una población en un área definida) o densidad (*D*=número promedio de individuos por unidad de área), o mediante índices de abundancia (generalmente el número de animales o sus rastros detectados por el animal y por unidad de esfuerzo; Ojasti & Dallmeier, 2000).

La mayoría de los estudios estiman la abundancia de caimanes por el método convencional de recuentos

visuales nocturnos, acompañados del marcado y recaptura de individuos, para estimar la estructura de edades de una población (Velasco & Ayarzagüena, 1995; Da Silveira, Magnusson, & Campos, 1997; Newell, 2001; Rebelo & Lugli, 2001; Ulloa-Delgado & Gavanzo-Ulloa, 2003; Cabrera, Urriola, & Cuberoet, 2003; Balanguera-Reina & González-Mayas, 2009; Velasco & Ayarzagüena, 2010). Siendo la principal desventaja de los recuentos visuales nocturnos, el posible sesgo en la detección visual de individuos debido a variables físicas tales como: la cantidad de vegetación entre el observador y el animal, el ancho y la forma del río, lago o estuario, la sinuosidad del cuerpo del agua, la cantidad de canales secundarios, la posición del cocodrilo con respecto al observador, la intensidad del haz de luz y la frecuencia de los recorridos (Ron, Vallejo, & Asanza, 1998; García-Grajales, 2007).

En adición a lo anterior, los factores ambientales tales como la velocidad del viento, la lluvia, las fases

de la luna, la niebla, el nivel del agua y la temperatura del aire y el agua pueden sesgar la detección de cocodrilos en un hábitat (Pacheco, 1996; Llobet & Seijas, 2003; Da Silveira, Magnusson, & Thorbjarnarson, 2008; Aranda-Coello, 2016).

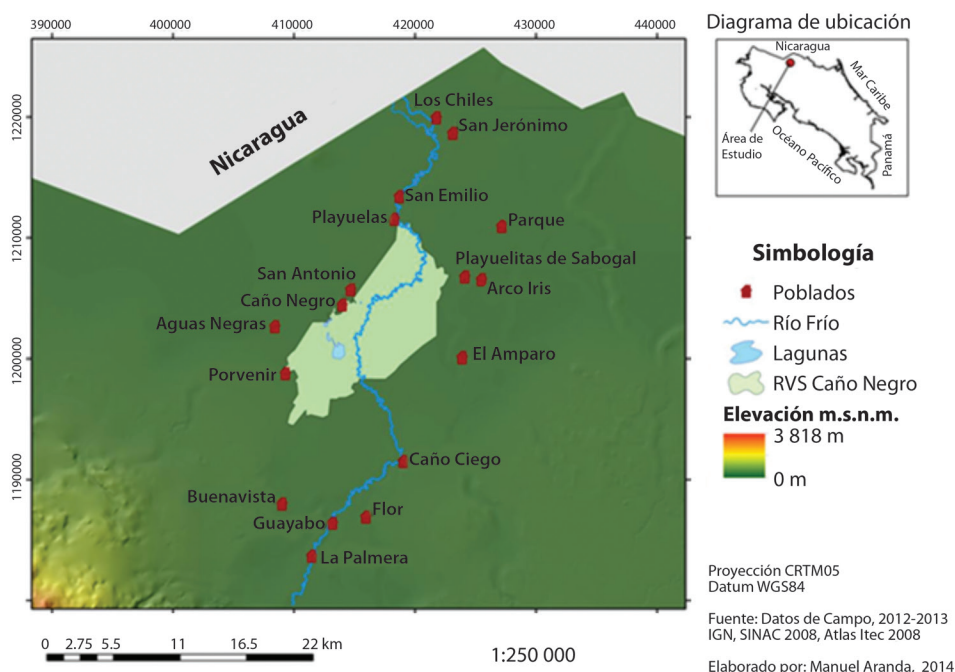
Utilizando una metodología apropiada, se pueden estimar los parámetros respectivos  $N$  y debido a que una población total de una especie en un momento dado (tamaño) y una densidad real, casi nunca se pueden determinar con precisión, debido a los "errores de medición" de la abundancia: algunos individuos estarán bajo el agua en el momento del conteo o no se detectarán de otra manera, lo que demuestra que los conteos crudos casi siempre representarán una subestimación del tamaño real de la población. Por lo tanto, surge la pregunta de ¿Qué tan "buenos" son estos estimadores? ¿En qué punto la estimación se acerca a los parámetros verdaderos? (Ojasti & Dallmeier, 2000).

Como resultado del posible sesgo en el método tradicional de estimar las proporciones de abundancia de cocodrilos o el tamaño de la población, este estudio pretende estimar la abundancia de caimanes en el Refugio de Vida Silvestre Caño Negro por recuentos visuales tradicionales, utilizando una clase de modelos conocidos como  $N$ -Mixture (Royle, 2004; Fujisaki et al., 2011). Los modelos de " $N$ -Mixture" combinan un modelo para recuentos imperfectos de una población con un modelo de variación espacial en tamaño de población latente entre "sitios" (unidades espaciales).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El Refugio de Vida Silvestre Caño Negro (RNVSCN) se encuentra en la zona noroeste de Costa Rica ( $10^{\circ}48'12''$ - $10^{\circ}57'21''$  N &  $84^{\circ}42'30''$ - $84^{\circ}45'50''$  O), en la provincia de Alajuela, entre los cantones Chiles y Guatuso en el distrito de Caño Negro (Sáenz, 2001; Fig. 1). La zona es considerada un bosque tropical húmedo (Holdridge, 1947) y se caracteriza por un sistema de huecos estacionales que varían dependiendo de los cambios en el lecho del río Frío y sus afluentes. Tiene una estación seca que va de los meses de enero a abril y una estación lluviosa de mayo a diciembre (Cabrera et al., 2003).

**Detección visual nocturna:** de septiembre 2012 a agosto 2013, se llevó a cabo el muestreo visual nocturno en 21km del río Frío (desde Betel hasta Boca Sabogal) en un bote con Motor fuera de borda (40HP), viajando a una velocidad aproximada de 10km/h. La ruta (21km de río) se dividieron en 32 segmentos de conteos (sitios) de 500m, con 200m de separación entre cada recuento de segmento. En cada muestreo visual, dos observadores entrenados se ubicaron a cada lado del bote (derecha-izquierda) para contabilizar a los caimanes, utilizando linternas (Coleman 2 millones de lúmenes y conectado a una batería de 12 Mac550 v.). Los observadores contaban los caimanes por el destello de sus ojos de las 20:00 a 22:00hrs (tiempo que duraba el recorrido) en  $\pm 50$ m en cada lado (derecha-izquierda) de la ruta designada.



**Fig. 1.** Localización del área de estudio, Refugio de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica.

**Modelo:** se utilizó un modelo jerárquico binomial de Poisson, que se ha usado previamente para estimar el tamaño o la tendencia de la población a partir de datos replicados (Royle, 2004). El diseño del estudio considerado aquí es uno en el que los animales se cuentan durante  $t = 1, 2, \dots, T$  ocasiones de muestreo (tiempo) y en  $i = 1, 2, \dots, R$  ubicaciones (sitios). Dejando que  $N_{it}$  sea el número de individuos distintos contados en la ubicación  $i$ , en el tiempo  $t$ , de acuerdo con la siguiente ecuación (Royle, 2004):

$$n_{it} \sim \text{Binomial}(N_i, p),$$

Donde  $N_i$  es el número de individuos disponibles para el muestreo (e.g. el tamaño de la población en el lugar  $i$ ) y  $p$  es la probabilidad de detección (o captura). Las detecciones de animales se consideran independientes, y todos los animales presentes en un sitio  $i$  en cualquier momento  $t$ , denotados  $N_{it}$  (abundancia de la población). Aunque en general  $p$  puede variar espacial y temporalmente, posiblemente en relación de las medidas covariables.

Es importante mencionar que la replicación espacial proporciona información adicional con respecto a los parámetros de la distribución previa de  $N$  (tamaño de población) explotada por los modelos de "N-mixture" y que puede conducir a estimaciones razonables de abundancia con datos dispersos cuando se obtienen recuentos duplicados en poblaciones cerradas (Royle, 2004). En los casos en que la abundancia específica del sitio no sea de interés directo (es decir, probablemente, en la mayoría de las situaciones), la expansión del área puede generar una estimación de la abundancia total. Esto puede ocurrir de varias maneras, dependiendo del contexto. Si las unidades de muestreo son de área conocida (por ejemplo, un recuento de radio de punto fijo), entonces es razonable estimar la abundancia total mediante una simple expansión del área sobre la base de la estimación de la densidad  $\lambda$ , bajo el supuesto de la distribución de Poisson, donde  $\lambda$  es la densidad por unidad (Royle, 2004).

Al mismo tiempo y con la intención de poder comparar la abundancia obtenida con el modelo N-mixture, realizamos el análisis con el método de Messel, Vorlicek, Wells y Green (1981). Este método tiene el supuesto que los ejemplares observados representan la fracción visible de la población, ya que existe cierto número que no fue posible observar porque se sumergieron antes de que el haz de luz hiciera contacto con sus ojos, y se calcula con la siguiente fórmula:

$$P = \frac{m}{(2s + m)1,05}$$

En donde  $p$  es el porcentaje de la población observada durante un muestreo promedio,  $m$  es un valor promedio de número de cocodrilos observados y  $s$  es la desviación estándar.

Una vez obtenido la fracción visible, es posible obtener el tamaño de la población ( $N$ ) con un límite de confianza del 95%, de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$N = \frac{m}{p} \pm \frac{[1,96(s)]^{1/2}}{p}$$

Aunado a esto y con el propósito de comparar los resultados obtenidos con estudios anteriores se utilizó el método descrito por Chabreck (1966) para determinar la tasa de encuentro (TE) [número de individuos (ind.) / km lineal].

**Ética, conflicto de intereses y declaración de financiamiento:** el autor declara haber cumplido con todos los requisitos éticos y legales pertinentes, tanto durante el estudio como en el manuscrito; que no hay conflictos de interés de ningún tipo, y que todas las fuentes financieras se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. Asimismo, está de acuerdo con la versión editada final del documento. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

## RESULTADOS

La abundancia obtenida del modelo de "N-Mixture" para los 21km de río fue de 2 162 individuos con un error estándar (ES)  $\pm 173,61$ , y un intervalo de confianza (IC) 95%: 1 847-2 531.

La abundancia estimada según el análisis tradicional, fracción visible de la población de Messel et al. (1981) produjo una abundancia estimada de 372,8 individuos con una desviación estándar (S) 61,05 con un IC: 95%: 366,13-379,47. Con respecto a la TE registrada fue de 99,85ind/km lineal.

## DISCUSIÓN

El Refugio de Vida Silvestre Caño Negro es un área importante como hábitat para caimanes. Los resultados de la estimación de abundancia por el modelo "N-mixture" de Royle (2004), sugieren que el tamaño de la población fue mayor (2 162 individuos) que el método tradicional de Messel et al. (1981) basado en los conteos brutos, sin ningún tipo de error de detección (372,8 individuos). Esto se debe al hecho de que la visión nocturna depende

mucho sobre la capacidad de identificar a todos los factores que influyen (e.g. cautela del organismo, distribución espacial entre otros) en lo visible de la fracción de muestreo (que finalmente es difícil; Ron et al., 1998).

Y dado que la mayoría de los estudios donde se estima la abundancia de caimanes tiene el método de recuentos visuales nocturnos, acompañados de captura-recaptura, (Velasco & Ayarzagüena, 1995; Da Silveira et al., 1997; Newell, 2001; Rebelo & Lugli, 2001; Ulloa-Delgado & Gavanzo-Ulloa, 2003; Cabrera et al., 2003; Balanguera-Reina & González-Mayas, 2009; Velasco & Ayarzagüena, 2010; Tejado, 2012), demuestra que los conteos observados no se pueden equiparar con la abundancia verdadera, si no se tiene debidamente en cuenta el proceso de observación en el análisis de los datos de recuento de población, lo puede llevar a sobrestimar la verdadera variación en el proceso biológico (Link & Nichols, 1994) y a subestimar la abundancia (Schmidt, 2005).

Es por esto que la detección imperfecta es un problema típico de identificación de tendencias en la abundancia de la población que utiliza datos (Royle & Dorazio, 2006; Royle, Kéry, Gautier, & Schmid, 2007) por ello, la principal desventaja de los recuentos visuales nocturnos junto con sus análisis (Chabreck, 1966; Messel et al., 1981; King & Messel (in Cerrato, 1991)) podría ser por el posible sesgo en la detección visual de individuos, causada por la heterogeneidad espacial y temporal; aunque es una estimación conservadora, y por lo tanto, no es débil desde el punto de vista de la conservación, podría estar cayendo en un sesgo como lo menciona Fujisaki et al. (2011) que, en los programas de monitoreo a largo plazo que cubren múltiples ubicaciones, existen diferencias en la probabilidad de detección que puede ser atribuidas a la heterogeneidad espacial y temporal, lo que puede causar un sesgo en las estimaciones de abundancia.

Por lo tanto, un beneficio importante del modelo utilizado en el estudio, podría ser el ajuste en la probabilidad de detección para el muestreo, ya que el modelo "N-Mixture" considera cada segmento de muestreo como respuestas temporales (con su propia probabilidad de detección), y de esa manera logra modelar el valor de la estimación (Royle, 2004). De acuerdo con lo mencionado por Fujisaki et al. (2011), el componente de abundancia de un modelo permite predecir cambios en el tamaño de la población simplemente como una función del tiempo, teniendo en cuenta los efectos confusos de los errores de detección.

Aunado a ello, la estimación de la abundancia con base en las TE de los caimanes ha sido la principal herramienta de estimación en Caño Negro, debido a que permiten realizar comparaciones entre estudios y sitios.

Al comparar la TE promedio obtenida en este estudio en comparación con otros en el área (Cuadro 1), demostró ser superior. Lo que muestra que la población aumentó en los últimos años y es una de las altas tasas de encuentros registradas para los caimanes en el RNVSCN, y una de las más grandes registradas en el hábitat ribereño dentro de su área de distribución.

CUADRO 1  
Tasa de encuentro de *Caiman crocodilus* en RNVSCN

Referencia	Año	TE (ind/km lineal)
Allsteadt & Vaughan (1992)	1989	53,0
Junier (2000)	1992	43,3
Junier (2000)	1993	26,6
Junier (2000)	1994	72,8
Cabrera & Solano (1997)	1997	58,7
Cabrera et al. (2003)	1999-2000	74,4
Este estudio	2012-2013	99,85

La principal ventaja de utilizar recuentos repetidos de unidades espaciales en el tiempo en segmentos de riberas y análisis basados en el modelo de "N-mixture", en comparación con un índice basado en el valor máximo para el número de individuos observados, es que las estimaciones pueden interpretarse como estimaciones del tamaño de la población, lo que la convierte en una herramienta confiable para el posible manejo de la especie (Royle, 2004).

Las limitaciones potenciales del modelo de "N-mixture". Por un lado, cuando los recuentos se realizan a lo largo del tiempo (días), las estimaciones son susceptibles de no cierre. Es decir, algunos individuos ya no están presentes en el segmento y es posible que algunos individuos nuevos se hayan trasladado a ese segmento. Esta emigración / inmigración tenderá a causar subestimación de  $p$  y, por lo tanto, sobreestimación de  $\lambda$ . Una posible solución a esto es tener recuentos simultáneos duplicados de cada segmento. Por ejemplo, dos observadores en el mismo barco (que pueden reducir la sobreestimación de la población debido a la emigración / inmigración en el momento de los conteos nocturnos) o posiblemente muestras en estrecha proximidad temporal, como simple un tramo largo de la orilla del río y luego girar el bote alrededor y volver a muestrear los mismos segmentos casi de inmediato.

Y aunque el modelo de Royle (2004) no suele ser adecuado para simular datos de una población abierta, se realizó en este estudio para facilitar un examen de la velocidad a la que el modelo detecta la dinámica de la población y crear así una línea de base para comparación

con la estimación de la abundancia obtenida por el método tradicional implementado en el estudio de caimanes. Por otra parte, el modelo de Royle (2004) puede ser aplicado a una población abierta si la población experimenta períodos de cierre conocidos (llamados primarios), durante los cuales se obtienen múltiples muestras (Royle & Dorazio, 2008; Kéry et al., 2009). Una situación llamada "diseño robusto" en la literatura para modelos de captura-recaptura (Pollock, 1982) y sitio (MacKenzie, Nichols, Hines, Knutson, & Franklin, 2003). Para esto, el modelo Royle (2004) ha sido probado por su bajo puntaje AIC y puede ser utilizado para poblaciones abiertas, ya que es más fácil de detectar la dinámica de la población para el modelo (Dail & Madsen, 2011).

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos, por la beca para llevar a cabo el estudio, el apoyo y financiamiento del grupo interesado de Caño Negro con el préstamo de equipos y sus instalaciones en la comunidad, la fundación IdeaWild y al Ministerio de Medio Ambiente, Energía y Mares de Costa Rica (MINAET).

## REFERENCIAS

- Allsteadt, J., & Vaughan, C. (1992). Population status of *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Alligatoridae) in Caño Negro, Costa Rica. *Brenesia*, 38, 57-64.
- Aranda-Coello, J.M. (2016). Factores ambientales que influyen en la abundancia del Caiman *crocodilus* (Crocodylia: Alligatoridae) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica. *Brenesia*, 85-86, 38-42.
- Balaguera-Reina, S.A., & González-Maya, J.F. (2009). Percepciones, conocimiento y relaciones entre los Crocodylia y dos poblaciones humanas cercanas a la Vía Parque Isla de Salamanca (Caribe colombiano). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(1), 145-152.
- Cabrera-Peña, J., Protti-Quesada, M., Urriola-Hernández, M., & Cubero-Murillo, R. (2003). Distribución y abundancia de *Caiman crocodilus* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 51(2), 568-577.
- Cabrera, J., & Solano, Y. (1997). *Evaluación del estado de la población de Caiman crocodilus chiapasius en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro (RNVSCN) y su factibilidad de uso sustentable, en el desarrollo económico social de una comunidad rural, Costa Rica* (Informe técnico sin publicar). COECO -Amigos de la Tierra Costa Rica-España.
- Cerrato, C. (1991). *Composición y tamaño de poblaciones silvestres de caimanes (Caiman crocodilus chiapasius) y cocodrilos (Crocodylus acutus) de la costa Caribe de Honduras, Centroamericano* (tesis de maestría sin publicar). Manejo y Conservación de Vida Silvestre para Mesoamérica, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Chabreck, R.H. (1966). Methods of determining the size and composition of alligator population in Louisiana. *Proceedings of the Annual Conference Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*, 20, 105-112.
- Da Silveira, R., Magnusson, W.E., & Campos, Z. (1997). Monitoring the distribution, abundance and breeding areas of *Caiman crocodilus crocodilus* and *Melanosuchus niger* in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 31(4), 514-520. DOI: 10.2307/1565603
- Da Silveira, R., Magnusson, W.E., & Thorbjarnarson, J.B. (2008). Factors affecting the number of caimans seen during spotlight surveys in the Mamirauá Reserve, Brazilian Amazonia. *Copeia*, 2008(2), 425-431. DOI: 10.1643/CE-06-035
- Dail, D., & Madsen, L. (2011). Models for estimating abundance from repeated counts of an open metapopulation. *Biometrics*, 67(2), 577-587. DOI: 10.1111/j.1541-0420.2010.01465.x
- Fujisaki, I., Mazzotti, F.J., Dorazio, R.M., Rice, K.G., Cherkiss, M., & Jeffery, B. (2011). Estimating trends in alligator populations from nightlight survey data. *Wetlands*, 31(1), 147-155. DOI: 10.1007/s13157-010-0120-0
- García-Grajales, J., Aguirre-León, G., & Contreras-Hernández, A. (2007). Tamaño y estructura poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier 1807) (Reptilia: Crocodylidae) en el estero la Ventanilla, Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana*, 23(1), 53-71. DOI: 10.21829/azm.2007.231558
- Holdridge, L.R. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105(2727), 367-368. DOI: 10.1126/science.105.2727.367
- Junier, E.F. (2000). *Análisis de la población de Caiman crocodilus en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica* (tesis de licenciatura sin publicar). Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Kery, M., Dorazio, R.M., Soldaat, L., van Strien, A., Zuiderwijk, A., & Royle, J.A. (2009). Trend estimation in populations with imperfect detection. *Journal of Applied Ecology*, 46(6), 1163-1172. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2009.01724.x
- Link, W.A., & Nichols, J. D. (1994). On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal population size. *Oikos*, 69(3), 539-544. DOI: 10.2307/3545869
- Llobet, A., & Seijas, A.E. (2003). Estado poblacional y lineamientos de manejo del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el río Capanaparo, Venezuela. En R. Polanco-Ochoa (Ed.), *Manejo de fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica* (pp. 117-129). V Congreso

- Internacional CITES, Bogotá, Colombia: Fundación Natura.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.E., Knutson, M.G., & Franklin, A.B. (2003). Estimating site occupancy, colonization and local extinction probabilities when a species is not detected with certainty. *Ecology*, 84(8), 2200-2207. DOI: 10.1890/02-3090
- Messel, H., Vorlicek, G.C., Wells, A.G., & Green, W.J. (1981). *Surveys of tidal river systems in Northern Territory of Australia and their crocodile populations* (Monograph). Oxford, New York: Pergamon Press.
- Newell, J. (2001). Population status of the caimans, *Caiman crocodilus*, *Melanosuchus niger* and *Paleosuchus palpebrosus* in the Yavari River, north Peruvian Amazonia and some aspects of their ecology (Unpublished Bachelor's Thesis). University of Kent, Kent, United Kingdom.
- Ojasti, J., & Dallmeier, F. (Eds.). (2000). *Manejo de fauna silvestre neotropical* (Series # 5). Washington D.C., U.S.A.: Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program.
- Pacheco, L.F. (1996). Effects of Environmental Variables on Black Caiman Counts in Bolivia. *Wildlife Society Bulletin*, 24(1), 44-49.
- Pollock, K.H. (1982). A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46(3), 752-757. DOI: 10.2307/3808568
- Rebêlo, G.H. & Lugli, L. (2001). Distribution and abundance of four caiman species (Crocodylia: Alligatoridae) in Jaú National Park, Amazonas, Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 49(3-4), 1096-1109.
- Ron, S.R., Vallejo, A., & Asanza, E. (1998). Human influence on the wariness of *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodilus* in Cuyabeno, Ecuador. *Journal of Herpetology*, 32(3), 320-324. DOI: 10.2307/1565444
- Royle, J.A. (2004). N-Mixture Models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60(1), 108-115. DOI: 10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x
- Royle, J.A., & Dorazio, R.M. (2006). Hierarchical models of animal abundance and occurrence. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 11(3), 249-263. DOI: 10.1198/108571106X129153
- Royle, J.A., & Dorazio, R.M. (2008). *Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities* (1<sup>st</sup> ed.). California, EE. UU: Academic Press. DOI: 10.1016/B978-0-12-374097-7.00025-9
- Royle, J. A., Kéry, M., Gautier, R., & Schmid, H. (2007). Hierarchical spatial models of abundance and occurrence from imperfect survey data. *Ecological Monographs*, 77(3), 465-481. DOI: 10.1890/06-0912.1
- Saénz, I. (2001). *Variación estacional de la comunidad íctica según el nivel de agua, en el sector Playuelas, Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Alajuela, Costa Rica* (tesis de licenciatura). Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Schmidt, B.R. (2005). Monitoring the distribution of pond-breeding amphibians when species are detected imperfectly. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(6), 681-692. DOI: 10.1002/aqc.740
- Tejado, C. (2012). Abundancia de *Melanosuchus niger* Spix, 1825, *Paleosuchus trigonatus* Schneider, 1801 y *Caiman crocodilus* L., 1758 en el cauce medio del río Mazán (Amazonas, Perú). *Munibe*, 60, 113-130.
- Ulloa-Delgado, G., & Gavanzo-Ulloa, D. (2003). Conservación, manejo y uso sostenible de la babilla (*Caiman crocodilus fuscus*) en la bahía de Cispatá. *Etapa I. Caracterización y Diagnóstico de las poblaciones de Caiman crocodilus fuscus y su hábitat natural*. Cispatá, Colombia: Montería
- Velasco, A., & Ayarzagüena, J. (1995). *Situación actual de las poblaciones de baba (Caiman crocodilus) sometidas a aprovechamiento comercial en los Llanos Venezolanos*. España: Asociación Amigos de Doñana.
- Velasco, A., & Ayarzagüena, J. (2010). *Proyecto MARNR-CITES: Situación Actual de las Poblaciones Venezolanas de Baba (Caiman crocodilus), Sometidas a Aprovechamiento*. MARNR-PROFAUNA, Caracas, Venezuela.
- Williams, B.K., Nichols, J.D., & Conroy, M.J. (2002) *Analysis and management of animal populations* (1<sup>st</sup> ed.). California, EE. UU.: Academic Press.