

TALLER DE ANÁLISIS DE LA VIABILIDAD
POBLACIONAL Y DEL HÁBITAT (PHVA)
DEL CAIMÁN DEL ORINOCO
(*Crocodylus intermedius*)



FUNDACION
NACIONAL
DE PARQUES
ZOOLOGICOS
Y ACUARIOS



Fundación
para la
defensa
de la
naturaleza
FUDENA



SPECIES SURVIVAL COMMISSION

The CBSG Institutional Conservation Council : these generous contributors make possible the work of the Conservation Breeding Specialist Group

Conservators (\$10,000 and above)

Australasian Species Management Prog.
California Energy Co., Inc.
Chicago Zoological Society
Columbus Zoological Gardens
Denver Zoological Gardens
Exxon Corporation
Fossil Rim Wildlife Center
International Union of Directors of Zoological Gardens
Metropolitan Toronto Zoo
Minnesota Zoological Garden
Omaha's Henry Doorly Zoo
Saint Louis Zoo
Sea World, Inc.
White Oak Conservation Center
Wildlife Conservation Society - NY
Zoological Society of Cincinnati
Zoological Society of San Diego

Guardians (\$5,000-\$9,999)

Cleveland Zoological Society
Friends of Zoo Atlanta
John G. Shedd Aquarium
Loro Parque
Lubee Foundation
Toledo Zoological Society
Zoological Parks Board of New South Wales

Protectors (\$1,000-\$4,999)

Allwetter Zoo Munster
Africam Safari
Audubon Institute
Bristol Zoo
Burgers' Zoo
Caldwell Zoo
Calgary Zoo
Cologne Zoo
Copenhagen Zoo
Detroit Zoological Park
El Paso Zoo
Federation of Zoological Gardens of Great Britain and Ireland
Fort Wayne Zoological Society
Fort Worth Zoo
Gladys Porter Zoo
Greater Los Angeles Zoo Association
Houston Zoological Garden
Indianapolis Zoological Society
International Aviculturists Society
Japanese Association of Zoological Parks & Aquariums
Jersey Wildlife Preservation Trust
Living Desert
Marwell Zoological Park
Milwaukee County Zoo
NOAHS Center
North Carolina Zoological Park
North of England Zoological Society,

Chester Zoo
Oklahoma City Zoo
Paignton Zoological & Botanical Gardens
Parco Natura Viva Garda Zoological Park
Penscynor Wildlife Park
Philadelphia Zoological Garden
Phoenix Zoo
Pittsburgh Zoo
Royal Zoological Society of Antwerp
Royal Zoological Society of Scotland
San Antonio Zoo
San Francisco Zoo
Schoenbrunner Tiergarten
Sedgwick County Zoo
Sunset Zoo (10 year commitment)
Taipei Zoo
The WILDS
The Zoo, Gulf Breeze, FL
Urban Council of Hong Kong
Union of German Zoo Directors
Washington Park Zoo
Wassenaar Wildlife Breeding Centre
Wilhelma Zoological Garden
Woodland Park Zoo
Yong-In Farmland
Zoological Parks Board of Victoria
Zoological Park Organization
Zoological Society of London
Zurich Zoological Garden

Stewards (\$500-\$999)

Aalborg Zoo
Arizona-Sonora Desert Museum
Banham Zoo
Camperdown Wildlife Center
Cotswold Wildlife Park
Dutch Federation of Zoological Gardens
Erie Zoological Park
Fota Wildlife Park
Givskud Zoo
Granby Zoological Society
Knoxville Zoo
Lincoln Park Zoo
Nat. Zool. Gardens of South Africa
Odense Zoo
Orana Park Wildlife Trust
Paradise Park
Perth Zoological Gardens
Riverbanks Zoological Park
Rolling Hills Ranch (5 year commitment)
Rostock Zoo
Royal Zoological Society of Southern Australia
Rotterdam Zoo
Thryby Hall Wildlife Gardens
Tierpark Rheine
Twycross Zoo
Wellington Zoo
World Parrot Trust
Zoo de la Casa de Campo-Madrid

Welsh Mt. Zoo/Zool. Society of Wales
Zoologischer Garten Frankfurt

Curators (\$250-\$499)

Emporia Zoo
Edward D. Plotka
Racine Zoological Society
Roger Williams Zoo
The Rainforest Habitat
Topeka Zoological Park
Tropical Bird Garden

Sponsors (\$50-\$249)

African Safari
Shigeharu Asakura
Apenheul Zoo
Belize Zoo
Brandywine Zoo
Claws 'n Paws
Darmstadt Zoo
Elaine M. Douglass
Dreher Park Zoo
Endangered Wildlife Trust
Exotarium
Great Plains Zoo
Hancock House Publisher
Marvin Jones
Kew Royal Botanic Gardens
Lisbon Zoo
Miller Park Zoo
National Aviary in Pittsburgh
National Birds of Prey Centre
Jean H. Nudell
Ocean World Taipei Incorporation
Steven J. Olson
PAAZAB
Parco Faunistico "La Torbiera"
Potter Park Zoo
Teruku Shimizu
Touro Parc-France

Supporters (\$25-\$49)

Alameda Park Zoo
Bighorn Institute
DGHT Arbeitsgruppe Anuren
Folsom Children's Zoo & Botanical Garden
Jardin aux Oiseaux
Lee Richardson Zoo
Memphis Zoo
Natur- u. Artenschutz in den Tropen
Oglebay's Good Children's Zoo
Speedwell Bird Sanctuary
Tautphaus Park Zoo
Terrasimia Preservation Trust
Zoocheck Canada Inc.

14 August 1996

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

...

TALLER DE ANÁLISIS DE LA VIABILIDAD POBLACIONAL Y DEL HÁBITAT (PHVA) DEL CAIMÁN DEL ORINOCO (Crocodylus intermedius)

28 al 31 de marzo de 1996
Caracas, Venezuela

REPORTE DEL TALLER

Editado por

Alfredo Arteaga, Israel Cañizales, Gustavo Hernández, Mary Cruz Lamas,
Anna De Luca, María Muñoz, Argenis Ochoa, Andres Seijas, John Thorbjarnarson,
Alvaro Velasco, Susie Ellis y Ulysses S. Seal

Recopilado por los participantes del taller

Un taller participativo

GRUPO DE ESPECIALISTAS EN COCODRILOS DE VENEZUELA (GECV)
SERVICIO AUTONOMO PROFAUNA - MARNR (PROFAUNA)
FUNDACION NACIONAL DE PARQUES ZOOLOGICOS Y ACUARIOS (FUNPZA)
FUNDACION PARA LA DEFENSA DE LA NATURALEZA (FUDENA)
INSTITUTO DE ZOOLOGIA TROPICAL - FACULTAD CIENCIAS (IZT-UCV)
UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA (UCV)
IUCN/CSE GRUPO ESPECIALISTA EN COCODRILOS
IUCN/CSE GRUPO DE ESPECIALISTAS EN CRÍA PARA LA CONSERVACION

Auspiciado por

CLEVELAND METROPARKS ZOO
MARAVEN
LAGOVEN
FUDENA
PROFAUNA - MARNR
FUNPZA
VENEPAL
INSTITUTO DE ZOOLOGIA TROPICAL - FACULTAD CIENCIAS
UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

A contribution of the IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group.

Taller de Análisis de la Viabilidad Poblacional y del Hábitat del Caimán del Orinoco (Crocodylus intermedius), Reporte del Taller. Arteaga, A., Cañizales, I., Hernández, G., Cruz Lamas, M., De Luca, A., Muñoz, M., Ochoa, A., Seijas, A., Thorbjarnarson, J., Velasco, A., Ellis, S. y Seal, U.S. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group: Apple Valley, MN 1997.

Cover photo generously contributed by John Thorbjarnarson, Wildlife Conservation Society.

Additional copies of this publication can be ordered through the IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, 12101 Johnny Cake Ridge Road, Apple Valley, MN 55124 USA. Send checks for US\$35 (for printing and shipping costs) payable to CBSG; checks must be drawn on a US bank. Funds may be wired to First Bank NA ABA 091000022, for for credit to CBSG Account No. 1100 1210 1736.

Indice

Taller de PHVA del Caimán del Orinoco

Resumen Ejecutivo

Executive Summary (English)

<u>Sección 1. Introducción y Resumen</u>	1
Introducción	1
1.1 Historia natural del Caimán del Orinoco	1
1.2 Historia breve problemática del Caimán del Orinoco en Venezuela	2
<u>Sección 2. El Proceso de PHVA</u>	5
2.1 El Proceso de PHVA - Objetivos y Procedimiento	5
2.2 Objetivos	5
2.3 Metodología PHVA para el Caimán del Orinoco	6
Grupo de Trabajo sobre poblaciones silvestres, amenazas y manejo	7
Grupo de Trabajo de Vida Historia y Modelos	8
Grupo de Trabajo de Cría en Cautiverio	8
<u>Sección 3. Grupos del Trabajo: Resultados</u>	9
3.1 Poblaciones Silvestres: amenazas y manejo	9
3.2 Historia de Vida y Modelos	18
3.2.2 Descripción breve de las poblaciones seleccionadas	18
3.2.3 Aplicación del programa VORTEX	19
3.2.3.1 Río Capanaparo	19
3.2.3.2 Resultados del modelaje de simulación de la población del Río Capanaparo	21
3.2.3.3 Análisis de escenarios actuales para la población del Río Capanaparo	24
3.2.3.4 Simulación de la población del Río Cojedes	24

3.2.3.5	Simulación del Embalse de Camatagua	25
3.2.3.6	Análisis de repoblación para una población	25
3.2.3.7	Interpretación	26
3.2.3.8	Recomendaciones	28
3.3	Cría en Cautiverio	41
3.3.1	Antecedentes	41
3.3.2	Plan global de cría en cautiverio	41

Sección 4. Referencias **47**

Sección 5. Lista de Participantes **50**

Sección 6. Referencia de VORTEX **53**

1. The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. This is essential for ensuring the integrity of the financial data and for providing a clear audit trail.

2. The second part of the document outlines the various methods used to collect and analyze data. These methods include direct observation, interviews, and the use of specialized software tools.

3. The third part of the document describes the results of the data collection and analysis. The findings indicate that there are significant areas for improvement in the current processes, particularly in the areas of data accuracy and reporting efficiency.

4. The fourth part of the document provides recommendations for addressing the identified issues. These recommendations include implementing more rigorous data verification procedures and investing in advanced data management software.

5. The fifth part of the document discusses the implementation of the recommended changes. This involves a phased approach to ensure that the new systems are integrated smoothly into the existing workflow.

6. The final part of the document concludes with a summary of the key findings and a statement of the author's commitment to ongoing improvement and transparency.

Resumen Ejecutivo

Taller de PHVA del Caimán del Orinoco

Del 28 al 31 de marzo de 1996, 27 participantes de cinco países se reunieron en la Universidad Central de Venezuela, en Caracas, para realizar un taller de Análisis de la Viabilidad Poblacional y del Habitat del Caimán del Orinoco, con el fin de desarrollar estrategias para su conservación. El taller hizo énfasis en la distribución, estado poblacional y amenazas a la especie. Se establecieron tres grupos de trabajo: historia de vida/modelos, amenazas/poblaciones silvestres/manejo, y cría en cautiverio. El taller permitió reunir a los venezolanos que han trabajado con *Crocodylus intermedius* con representantes de organismos internacionales que tiene interés en la conservación de esta especie.

A principios de este siglo, el Caimán del Orinoco era uno de los componentes más característicos de la fauna silvestre de los llanos de Venezuela y Colombia. A partir de 1930, debido a la irracional explotación comercial de su cotizada piel, esta especie fue virtualmente eliminada de esos sistemas fluviales (Medem, 1981, 1983). Desde 1960 comienzan a ser pocos los cazadores activos, ya que el descenso de las poblaciones de caimanes en los ríos llaneros generó una baja rentabilidad de esa actividad.

Actualmente el Caimán del Orinoco está virtualmente extinto en Colombia (Lugo y Clavijo, 1991), mientras que en Venezuela existen algunas poblaciones aisladas, compuestas de pocos individuos (Godshalk, 1978, 1982; Ramo y Busto, 1986; Franz y col. 1985, Ayarzagüena, 1987; Thorbjarnarson y Hernández, 1992; Seijas, 1993, 1994a, 1994b). Estos relictos poblacionales se localizan principalmente en áreas donde el impacto de la actividad humana ha sido mínimo, algunas de las cuales están bajo protección oficial, como es el caso del río Capanaparo y Caño Guaritico en el estado Apure.

Luego de haber sido objeto de una fuerte explotación comercial, los caimanes que han sobrevivido son vistos como una amenaza por los pobladores locales, por lo cual son acosados y cazados y por una parte, el comercio actual de caimanes juveniles para su venta como mascotas, es otra práctica que atenta contra la supervivencia de la especie. Existen además otros factores asociados con la expansión de las actividades humanas, como la destrucción de su ambiente natural y la muerte accidental de caimanes en redes de pesca. Los estudios realizados en áreas de distribución natural del Caimán del Orinoco en Venezuela, reportan bajos niveles poblacionales, lo que coloca a esta especie en una situación verdaderamente crítica. En ningún lugar en los Llanos Venezolanos se ha evidenciado una recuperación natural en las poblaciones silvestres, mientras que diferencias existen altas densidades de babas (*Caiman crocodilus*), que pueden actuar como competidores naturales

que limitan la recuperación natural de la especie.

El Grupo de Trabajo sobre Poblaciones Silvestres, Amenazas y Manejo discutió sobre aspectos relacionados con el hábitat y los tamaños poblacionales. Con el fin de tener una visión general de la problemática de las poblaciones naturales de la especie, se elaboró una lista de localidades donde se sabe existen poblaciones del Caimán del Orinoco tanto en Venezuela como en Colombia. Para cada localidad se estimó el tamaño poblacional con base en la información disponible en documentos previos sobre evaluaciones poblacionales, encuestas y estimaciones. Con el consenso de los biólogos participantes y la información disponible, el hábitat de cada localidad se categorizó como óptimo, adecuado o marginal de acuerdo a la disponibilidad y calidad de recursos para la alimentación, reproducción y refugio.

Se definieron los factores que principalmente inciden sobre las poblaciones de caimanes y que pueden llegar a ser manejados a partir del desarrollo de acciones de manejo específicas. Las amenazas identificadas fueron: contaminación; deforestación; dragado y canalización; extracción de adultos, subadultos y juveniles; extracción de neonatos como mascotas; depredación de huevos por presión antrópica (consumo); alteraciones físicas, químicas y biológicas sobre las características del agua, por efectos de la construcción de embalses, presas, tapas, etc.; interferencia incidental de la pesca artesanal, comercial o deportiva sobre las poblaciones de caimanes; competencia interespecífica entre las poblaciones de Caimanes (*C. intermedius*) y Babas (*Caiman crocodilus*) como consecuencia del incremento de las poblaciones de *C. crocodilus*, en ambientes antes dominados por *C. intermedius*.

Este grupo de trabajo ha identificado la necesidad de diseñar una estrategia de manejo que contemple: valoración integral de la especie en términos biológicos, ecológicos, sociales, culturales, históricos, económicos, etc.; ampliar la base de información científica al igual que el conocimiento tradicional de las comunidades locales sobre la especie; desarrollo de programas o proyectos de educación, sensibilización e información y la establecimiento de las bases para el desarrollo de proyectos de uso sostenible; recuperación de poblaciones naturales; manejo de hábitat; conservación *in situ*; y evaluación y seguimiento de las estrategias con reconsideraciones cuando sea necesario.

El Grupo de Vida Historia y Modelos seleccionó tres poblaciones del Caimán del Orinoco a las que mediante la aplicación de un análisis de viabilidad se les estimó sus probabilidades de extinción con la programa de VORTEX. Las poblaciones fueron: Río Cojedes, Río Capanaparo, y Embalses. Todos los valores de reproducción y población usados fueron basados en estudios de la ecología de la especie Caimán del Orinoco en el Río Capanaparo (Thorbjarnarson y Hernández, 1992; 1993a; 1993b). Los valores de mortalidad usados fueron estimaciones basados en experiencia de campo y extrapolaciones de otros estudios de cocodrilos. Los resultados de las simulaciones indicaron que en términos de mortalidad, la tasa de crecimiento de la población es más sensible a cambios en huevos/neonatos y adultos. En términos de manejo esto se traduce en la necesidad de proteger playas de nidificación, eliminar la recolección de neonatos, y la matanza de adultos. También las simulaciones indicaron que programas de suplementación de juveniles criados en cautiverio podría tener un efecto muy positivo en acelerar la recuperación de poblaciones en vida silvestre. Sin embargo, si no aplican medidas correctivas a los efectos negativos que afectan la población,

los programas de suplementación no cumplirían con su objetivo.

El Grupo de Trabajo de Cría en Cautiverio determinó la falta de un plan de manejo global de cría en cautiverio de *C. intermedius*, que establezca las directrices del programa, para que cada centro de cría tenga un basamento de acción. Este grupo recomendó que un plan global debe incluir el protocolo de manejo (infraestructura, plan nutricional y sanitario y manejo de individuos). Se determinó la inexistencia del manejo genético y demográfico del pie de cría y recomendaron que si se considera el proyecto a largo plazo deberá maximizarse y asegurarse la variabilidad genética del mismo. El grupo propone diseñar una estrategia de manejo genético entre los reproductores y que el valor de conservación de la cría en cautiverio dependerá de los objetivos de la misma, ejemplo: reintroducción de animales, control genético.

El último día del taller, el conjunto de recomendaciones para la conservación del Caimán del Orinoco fueron revisadas e intensamente discutidas para lograr el consenso de todos los participantes. Esas recomendaciones forman la base de los reportes de los grupos de trabajo en el presente documento.

Executive Summary

Orinoco Crocodile PHVA Workshop

From 28-31 March 1996, 27 participants from five countries met at the Universidad Central de Venezuela en Caracas, Venezuela to attend a Population and Habitat Viability Assessment (PHVA) workshop. The aim of the workshop was to revise and develop conservation strategies for the Orinoco crocodile, *Crocodylus intermedius*. The workshop focused on the distribution, status, and threats to the species. Three working groups were established: life history/modeling; threats/wild populations/management; and captive management. The workshop provided the opportunity to bring together the Venezuelan biologists that have worked with *C. intermedius* in Venezuela as well as international representatives with an interest in the conservation of the species.

At the beginning of this century, the Orinoco crocodile was a common inhabitant of the llanos of Venezuela. Widespread commercial hunting led to the decimation of many populations in the 1930s from lowland river systems (Medem 1981, 1983). Since 1960 there has been little hunting, although some remnant populations continued to be hunted.

The species is virtually extinct in Colombia (Lugo y Clavijo, 1991), while in Venezuela there are isolated populations comprised of few individuals (Godshalk, 1978, 1982; Ramo y Busto, 1986; Franz y col. 1985, Ayarzagüena, 1987; Thorbjarnarson y Hernández, 1992; Seijas, 1993, 1994a, 1994b). These relict populations are found in areas where human impact is minimized. Some of these populations are legally protected, such as those at the Río Capanaparo and the Caño Guaritico in the state of Apure.

The Orinoco crocodile is still seen as a threat to local human populations and they are still harassed and hunted. There exists some commercial exploitation, in terms of young crocodiles being captured for sale as pets, which is detrimental to the survival of the species. Other limiting factors inhibiting the recovery of the Orinoco crocodile are the expansion of human activities, such as habitat destruction, and accidental mortality in fishing nets. Studies carried out in the area of distribution of the species report low population levels, indicating that the situation facing the species is critical. Natural recovery has not been observed in any areas in the Venezuelan llanos. In some of these areas, dense populations of Babas (*Caiman crocodilus*) may be acting as competitors, limiting the Orinoco crocodile's natural recovery.

Estimates of habitat and numbers were derived in the **Working Group on Wild Populations, Threats, and Management** by consensus of the participating biologists. With the aim of

developing a general picture of the problems facing the wild populations, the group elaborated a list of localities in Venezuela and Colombia where populations of Orinoco crocodiles are known to occur. Population sizes were estimated (including only individuals more than one year old) for each locality based on the information in previous surveys, published reports, and best-guess estimates. Each locality was categorized as optimal, adequate, or marginal, according to criteria developed by the working group participants.

The primary factors affecting the populations that might be affected by specific management activities were elucidated. Identified threats were: pollution; deforestation; dredging and canal construction; extraction of adults, subadults and juveniles; extraction of neonates as pets; human consumption of eggs; physical alterations to the environment, including chemical and biological characteristics of water as an side-effect of the construction of dams, and other structures; fishing by local people, commercial and sport fishing; inter-specific competition between populations of *C. intermedius* and *C. crocodilus* as a consequence of the increasing populations of the latter in environments previously dominated by *C. intermedius*.

This working group identified the need to design a management strategy that contemplates: increasing the value of the species in biological, ecological, social, cultural, historical, and economic terms; amplify the base of scientific information as well as the traditional information of local people about the species, including the development of education programs, sensitization, and information, as well as the establishment of bases to develop sustainable utilization projects; recovery of wild populations; habitat management; *in situ* conservation; with evaluation and follow up of these strategies with redesign when necessary.

The Working Group on Life History and Modeling chose three populations of Orinoco crocodile to apply analyses using VORTEX. The populations were: Río Cojedes, Río Capanaparo, and Embalses. All the values for reproduction and the populations were based on ecological studies on the species in the Río Capanaparo (Thorbjarnarson and Hernández, 1992; 1993a; 1993b). Values for mortality were estimates based on field experience and extrapolations from other studies on crocodiles. The results of the simulations indicated that in terms of mortality, the growth rate of the population is most sensitive to changes in eggs/neonates and adults. In terms of management, this translates into the need to protect nesting beaches, and eliminate collection of neonates as well as the killing of adults. The simulations also indicated that supplementation programs using captive-bred juveniles could have very positive effect on accelerating the recovery of wild populations. Without being backed up by measures to counteract the negative factors affecting the population, the supplementation programs will not meet their objective.

The Captive Management Working Group noted the lack of a global captive management plan for *C. intermedius* which might direct the programs in each of the captive breeding centers. This group recommended that a global plan should include a management protocol (including infrastructure, nutrition and husbandry plans, and management of individuals).

Because genetic management is not currently taking place; the group recommended that a long-term genetic management program be developed to maximize genetic diversity in the captive population. The group proposed to design a genetic management strategy, noting that the value of captive conservation effort will depend on these same objectives.

On the last day of the workshop, the recommendations from the working groups were intensively discussed and revised in plenary to obtain consensus from all the participants. These recommendations comprise the basis of the working group reports in this document.

Sección 1

Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*)

Introducción

El Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) fue designado por la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como una de las 12 especies de animales más amenazadas de extinción en el mundo.

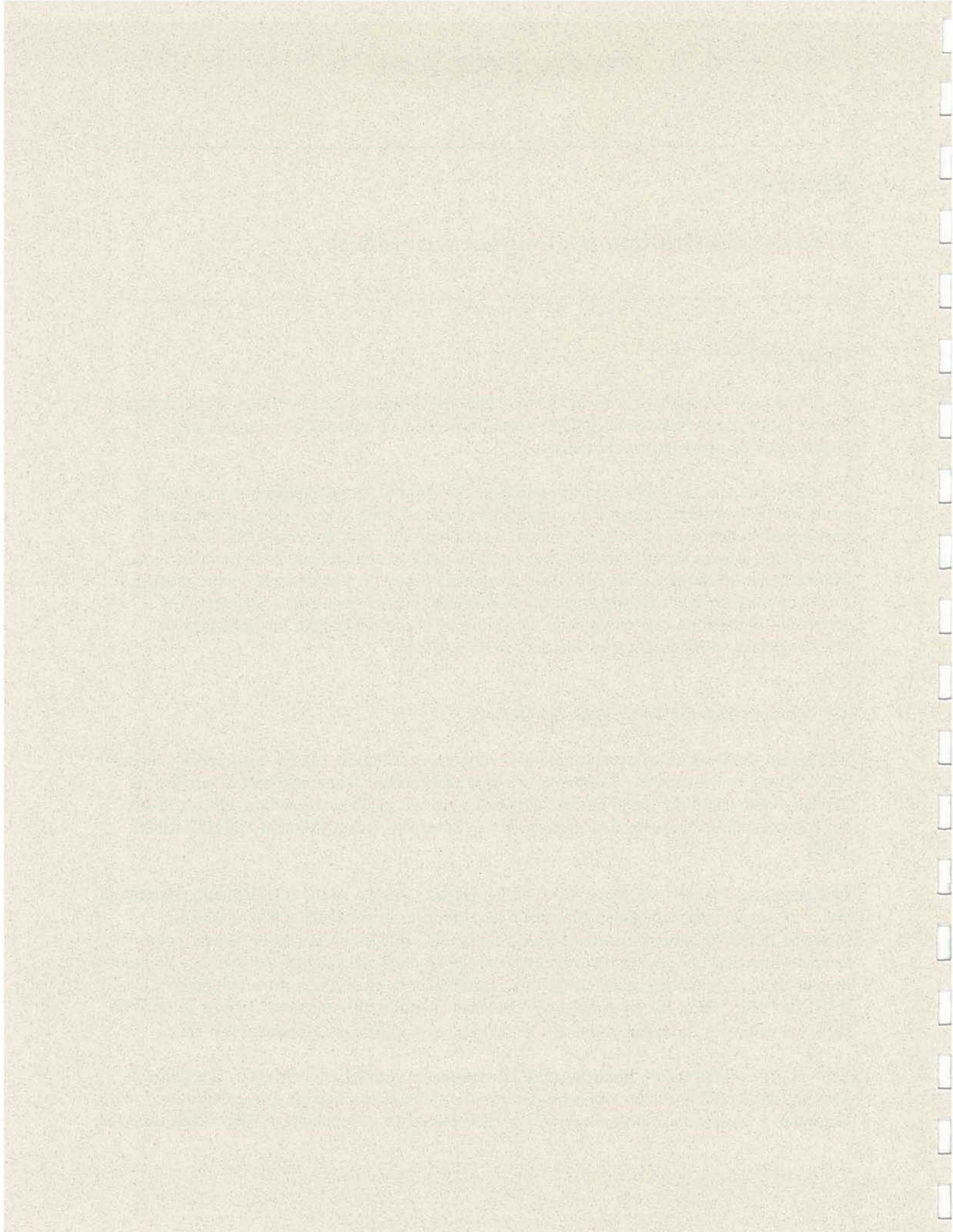
La importancia de las poblaciones de caimanes del Orinoco, el declinamiento y riesgo de extinción de la especie, la pérdida y fragmentación del hábitat y la creciente amenaza en varias formas debido al rápido crecimiento de la población rural en Venezuela, han sido reconocidas y están siendo atendidas por las comunidades académicas, gubernamentales y no gubernamentales del país. Esta actividad se encuentra muy bien organizada y correctamente orientada a los hechos más substanciales produciendo ideas sumamente fructíferas. Un problema principal de este movimiento es el mismo que el confrontan los gobiernos de muchos países en Suramérica: el deterioro de la economía.

1.1 Historia Natural del Caimán del Orinoco

El Caimán del Orinoco es un cocodrilo relativamente restringido a la Cuenca media y baja del Río Orinoco en Venezuela y Colombia. Aunque esta especie ocupa una gran diversidad de hábitats, incluyendo ríos en el Bosque Tropical y ríos de piedemonte andino, ella alcanzaba sus mayores números en los ríos estacionales en la región llanera (Medem 1983, Godshalk 1982).

El Caimán del Orinoco construye nidos en las playas arenosas de los ríos expuestas durante la época de sequía (enero-febrero). El tamaño de la nidada se encuentra típicamente en el intervalo de 40-70 huevos. Las crías nacen durante las subidas de las aguas asociadas con la estación lluviosa. Las concentraciones estacionales de caimanes durante los períodos de bajos niveles de agua eran muy altas, un factor que facilitaba la cacería con fines comerciales (Medem 1981, 1983). En los caños, que quedaban fragmentados en pozos durante la estación seca, los caimanes estaban en huecos o "solapas" construidas en los bancos del río.

Sólo se posee información limitada sobre la ecología del Caimán del Orinoco. Los datos de Medem (1981, 1983) cubren una serie de aspectos sobre la ecología de esta especie en Colombia y Venezuela. Godshalk (1982) y Thorbjarnarson y Hernández (1992) tratan aspectos



del estado poblacional y ecológico de la especie en Venezuela.

El Caimán del Orinoco es uno de los cocodrilos del Nuevo Mundo más críticamente amenazado. La sobreexplotación con fines comerciales desde la década de los 30 hasta la década de los 50, diezmo las poblaciones naturales. Aparentemente poca recuperación ha ocurrido desde entonces. El estado poblacional de la especie en Colombia es poco conocido actualmente, habiendo sido censada por última vez en la década de los 70. Sin embargo, en Venezuela censos recientes demuestran una población del Caimán del Orinoco más abundante.

La importancia de las poblaciones de caimanes del Orinoco, el declinamiento y riesgo de extinción de la especie, la pérdida y fragmentación del hábitat y la creciente amenaza en varias formas debido al rápido crecimiento de la población rural en Venezuela, han sido reconocidas y están siendo atendidas por las comunidades académicas, gubernamentales y no gubernamentales del país. Esta actividad se encuentra muy bien organizada y correctamente orientada a los hechos más substanciales produciendo ideas sumamente fructíferas. Un problema principal de este movimiento es el mismo que confrontan los gobiernos de muchos países en Suramérica: el deterioro de la economía.

A pesar de las limitaciones económicas, el Grupo de Especialistas en Cocodrilos de Venezuela (GECV) que actualmente está integrado por la Fundación para la Defensa de la Naturaleza (FUDENA) que lo coordina, Servicio Autónomo de Fauna (PROFAUNA), Fundación Nacional de Parques Zoológicos y Acuarios (FUNPZA), Instituto de Zoología Tropical de la Universidad Central de Venezuela (IZT-UCV), Universidad Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ), Hato Masaguaral, Hato Puerto Miranda, Instituto Nacional de Parques (INPARQUES), Fundación LaSalle y Wildlife Conservation Society entre otras organizaciones, se encuentran trabajando de manera conjunta para desarrollar una documentación extensa de la biología de la especie en Venezuela, sus hábitats y las amenazas sobre su existencia. Se han elaborado para el Caimán del Orinoco el *Plan de Acción: Supervivencia del Caimán del Orinoco en Venezuela 1994-1995* (Arteaga et al., 1993) y el *Plan Estratégico: Supervivencia del Caimán del Orinoco en Venezuela* (Seijas y Chávez, 1994). Este taller fue concebido para contribuir al desarrollo adicional de planes de manejo holístico y viables para el Caimán del Orinoco bajo invitación del Grupo de Especialistas en Cocodrilos de Venezuela, FUDENA, PROFAUNA, FUNPZA y el IZT-UCV.

1.2 Historia Breve Problemática del Caimán del Orinoco en Venezuela

El Caimán del Orinoco es un cocodrilo endémico de la Cuenca del Río Orinoco entre de Venezuela y Colombia y ocupa una gran diversidad de hábitats que incluyen ríos permanentes de piedemonte andino en zonas de bosque tropical y ríos estacionales en zonas de sabana inundables en la región de los llanos, alcanzando sus mayores números poblacionales en estos últimos hábitats (Godshalk, 1982; Medem, 1983). Alrededor de 1930, se incrementó

enero de 1997

significativamente la cacería comercial de caimanes del Orinoco, que llevó a la especie al borde de la extinción (Arteaga et al., 1993).

En Venezuela existen algunas poblaciones aisladas, compuestas de pocos individuos (Godshalk, 1978, 1982; Ramo y Busto, 1986; Franz et al., 1985; Ayarzagüena, 1987; Thorbjarnarson y Hernández, 1992; Seijas, 1993), mientras que está virtualmente extinto en Colombia (Lugo y Clavijo, 1991). Estos relictos poblacionales se localizan en áreas donde el impacto de la actividades humanas ha sido mínimo, algunas de las cuales están hoy en día bajo protección oficial, como es el caso del río Capanaparo (Parque Nacional) y Caño Guaritico (Refugio de Fauna y Reserva de Pesca) en el Estado Apure, Venezuela (Thorbjarnarson y Hernandez, 1992).

En la década de los 50, la cacería de caimanes decayó significativamente, ya que el descenso de sus poblaciones en los ríos llaneros, generó una baja rentabilidad de esa actividad. Luego de haber sido objeto de una fuerte explotación comercial, los caimanes que han sobrevivido son vistos como una amenaza por los pobladores locales, por lo que son acosados y cazados. Por otra parte, el actual comercio de caimanes juveniles para su venta como mascotas, es otra práctica que atenta contra la supervivencia de la especie. Otros factores asociados a la expansión de las actividades humanas, tales como la destrucción de su ambiente natural, y la muerte incidental de caimanes en redes de pesca, son problemas que limitan la recuperación del Caimán del Orinoco (Arteaga et al., 1993).

Los estudios realizados en el área de distribución natural del Caimán del Orinoco en Venezuela, reportan bajos niveles poblacionales, lo que coloca a este especie en una situación verdaderamente crítica. En ningún lugar en los Llanos Venezolanos se ha evidenciado una recuperación natural en las poblaciones silvestres, mientras que existen altas densidades de otra especie, la Baba (*Caiman crocodilus*), que podría actuar como competidor natural limitando la recuperación de la especie (Arteaga et al., 1993).

Los primeros estudios en estimar el estado poblacional del Caimán del Orinoco en Venezuela, fueron realizados por Godshalk y Sosa (Godshalk, 1978, 1982) con el apoyo de la Fundación para la Defensa de la Naturaleza (FUDENA) organización no gubernamental (ONG). Con base en entrevistas realizadas a pobladores y censos en los principales ríos de la región de los Llanos, como el Orinoco, Meta, Cinaruco, Capanaparo y Portuguesa, se estimó que para 1978 habían aproximadamente 273 caimanes adultos, en aproximadamente 3.500 km de curso de estos ríos.

En la década de los 80, se realizaron estudios poblacionales en base a vuelos aéreos y censos nocturnos de cuanto fue la estimación para este trabajo por los mento si se observa disminución (Ramo y Busto, 1986; Franz y col. 1986). En 1985, Thorbjarnarson y Hernández (1992) se realizaron censos aéreos y conteos nocturnos en bote, abarcando varios estados de la región de los Llanos Venezolanos entre los que están Guárico, Apure, Aragua, Portuguesa

y Bolívar. Este trabajo confirmó la reducción de las poblaciones silvestres de la especie en el país, y determinó que una población relativamente abundante se localizaba en el río Capanaparo Estado Apure. Entre 1986 y 1987, Ayarzagüena (1987) realizó una serie de censos aéreos en la cuenca alta del río Portuguesa, principalmente en los ríos Cojedes y Sarare, donde se encuentra otra población importante severamente amenazada por la contaminación y destrucción de su hábitat natural.

En esta década se han adelantado censos poblacionales de caimanes en el río Capanaparo (Thorbjarnarson, 1992), río Cojedes (Seijas, 1994a), y en otras localidades como caño Rabanal y río Manapire, Estado Guárico; río Cinaruco, Estado Apure, y en el Embalse de Tucupido, Estado Portuguesa (Seijas, 1994a).

Como resultado de las investigaciones sobre la situación poblacional del Caimán del Orinoco en el país, se estableció el Grupo de Especialistas en Cocodrilos de Venezuela (GECV) de cual ha colaborado en la creación de áreas de protección de esta especie en el país. El producto de esta labor es la declaratoria oficial por parte de Servicio Autónomo PROFAUNA de un área protegidas dentro de su rango de distribución natural: el Refugio de Fauna Silvestre Caño Guaritico (Arteaga et al., 1993).

Desde los años 70, han sido varios los esfuerzos de cría en cautiverio. Actualmente, existen cuatro centros que mantienen caimanes del Orinoco; hato Masaguaral, Hato el Frío, Estación Biológica de la Universidad Experimental de los Llanos Ezequiel Zamón (UNELLEZ), y Agropuecuario Puerto Miranda. Estas instalaciones han servido para mantener ejemplares juveniles capturados o nacidos de nidadas silvestres recolectadas en varios ríos (Arteaga et al., 1993).

En Abril de 1990 se inició el Programa de Reintroducción y Repoblamiento con caimanes del Orinoco criados en cautiverio, habiéndose liberado hasta marzo de 1996 aproximadamente 1.240 animales en seis localidades diferentes. Hasta la fecha en el Caño Guaritico se han recapturado 16 ejemplares, y en el río Capanaparo se realizó un estudio de radiotelemetría con ocho caimanes, recapturándose 4 de ellos. Entre los resultados mas importantes, podemos citar que hubo caimanes que se desplazaron hasta 10 kilómetros río arriba y su comportamiento en el tiempo cambió de animales dóciles a ariscos, adaptándose muy bien a las condiciones naturales (M. Muñoz, com. per.)

Los caimanes son animales difíciles de proteger. Su condición de grandes depredadores hace que sea vistos como una amenaza por los pobladores locales. Entre los problemas que afectan al Caimán del Orinoco en Venezuela podemos citar: la contaminación de los cuerpos de agua, deforestación con fines agrícolas, dragado y canalizaciones de los lechos del río, extracción de ejemplares del medio natural (huevos, neonatos y juveniles), represamiento de los ríos, la pesca artesanal, comercial y deportiva, y la competencia intraespecífica.

Sección 2

El Proceso de PHVA

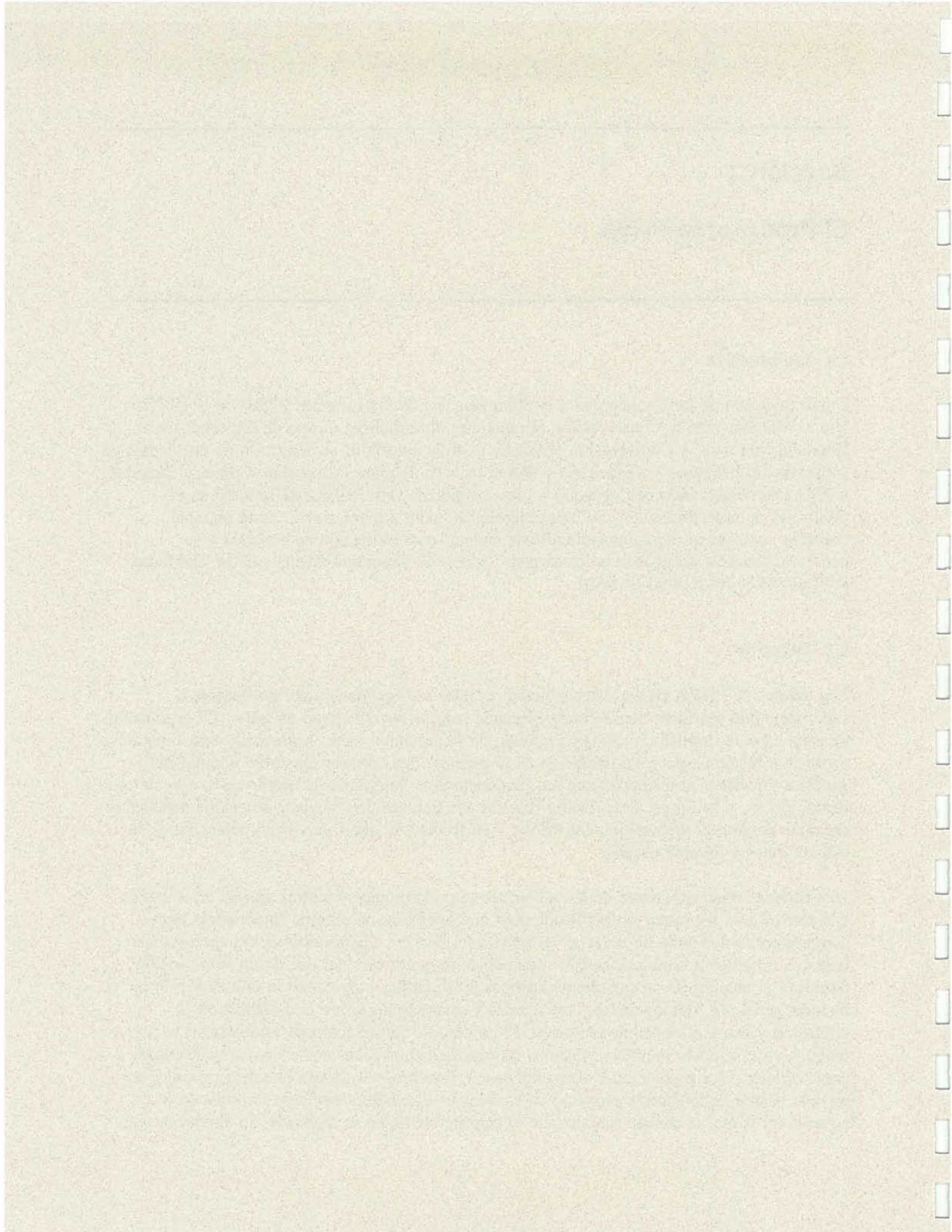
2.1 Introducción

Como miembro de la Comisión para la Sobrevivencia de las Especies (CSE) de la UICN-la Unión Mundial para la Conservación, el objetivo primordial del Grupo de Especialistas en Reproducción para la Conservación (CBSG), es el de contribuir al desarrollo de estrategias de conservación holísticas y viables, así como el manejo de planes de acción. Con esta finalidad, CBSG está colaborando con agencias y otros grupos de especialistas del mundo en el desarrollo de procedimientos con bases científicas, tanto a nivel global como regional, teniendo como meta el facilitar un enfoque integral para el manejo de especies y su conservación. Una de las herramientas para lograrlo se denomina Análisis de la Viabilidad Poblacional y del Hábitat (PHVA).

2.2 Objetivos

Los talleres de PHVA tienen como objetivo evaluar cada población de una especie o subespecie que sea identificada como adecuada para ser estudiada en un taller. La evaluación de cada especie implica un análisis profundo de información sobre historia de vida, dinámica, ecología e historia para cada población de la especie. La información sobre demografía, genética y factores ambientales que sea pertinente para determinar el estado de la especie en forma global, y su riesgo de extinción bajo las condiciones de manejo y amenazas actuales se organiza durante la preparación del PHVA y en forma particular para cada población de la especie antes y durante el taller.

Una característica importante de los talleres es el poder obtener información de los expertos que aún no esté lista para ser publicada pero que puede ser de enorme importancia para comprender la conducta de las especies en estado silvestre. Esta información aportará las bases para construir simulaciones de cada población y a través del uso de un sólo modelo permitirá el análisis de efectos determinísticos y estocásticos así como de la interacción de factores genéticos, demográficos, ambientales y catastróficos sobre la dinámica de la población y sobre el riesgo de extinción. El proceso de formulación de información para ser incluida en el modelo requiere que tanto las suposiciones hechas como los datos disponibles para sostener estas suposiciones sean explicados. Este proceso lleva a la construcción de un modelo básico de la especie producto de consenso. El modelo simula la biología de la especie, tal como se conoce actualmente, y permite continuar la discusión de alternativas de



manejo y el manejo adaptativo de la especie o la población conforme se va obteniendo más información sobre la misma. Finalmente permite establecer programas de manejo que, a manera de ejercicios científicos a través de la evaluación continua de la nueva información, proporciona una estrategia en las prácticas de manejo y el beneficio de poder ajustarlas como sea necesario.

El ejercicio de este taller permite la formulación de escenarios de manejo para la especie y evalúa el posible efecto de estos escenarios en la reducción de los riesgos de extinción. A través de un análisis de sensibilidad es posible investigar también cuales factores pueden tener mayor efecto sobre la sobrevivencia y crecimiento de la(s) población(ones) manipulando esos factores. A través del uso de modelos es posible explorar rápidamente un amplio rango de valores de los parámetros dentro de el(los) modelo(s) para obtener una imagen del modo en que las especies responden a los cambios de manejo. Este enfoque también puede utilizarse para evaluar cuál es la contribución que la información proveniente de estudios de investigación propuestos y de estudios ya existentes, tiene sobre el manejo de la especie con fines de conservación.

Los valores de los talleres son:

- Reunir a todos los grupos responsables para salvar y manejar las especies con el fin de definir por consenso las acciones necesarias para la recuperación de las mismas;
- Reunir expertos cuyo conocimiento puede ayudar al rescate de la especie;
- Recopilar la información actual sobre el estado de la especie y las amenazas que inciden sobre su sobrevivencia;
- Brindar una evaluación objetiva del riesgo de extinción de la especie en base a la información actual;
- Usar un modelo para probar el efecto de las diferentes acciones de manejo para el rescate y recuperación de la especie;
- Producir un reporte objetivo que pueda usarse como base para las acciones políticas y de implementación necesarias para salvar a la especie.

2.3 Metodología PHVA para el Caimán del Orinoco

El proceso de PHVA involucra a expertos en manejo tanto en vida silvestre como en cautiverio, del grupo taxonómico que esta siendo evaluado, en talleres interactivos intensivos. El propósito del taller del PHVA para el Caimán del Orinoco fue el de asistir en el desarrollo

futuro de una estrategia de conservación para la especie. Del 28 al 31 de marzo de 1996, 27 participantes de cinco países se reunieron en la Universidad Central de Venezuela en Caracas, Venezuela con el fin de revisar y desarrollar estrategias de conservación para el Caimán del Orinoco. La lista de participantes del taller se presenta como Apéndice I en la Sección 3.

En este taller, los participantes trabajaron en dos modalidades: Plenarias y grupos para desarrollar el modelo básico para *Crocodylus intermedius*. En grupos se identificaron y elaboraron cuales son los problemas generales para el Caimán del Orinoco y las recomendaciones para las acciones que podrían solucionar estos problemas fueron discutidos en plenaria para llegar a un consenso sobre las mismas. Los reportes de los grupos de trabajo y las recomendaciones para la conservación del Caimán son incluidos en la Sección 2 del reporte. Se conformaron tres grupos de trabajo en el taller: 1) poblaciones silvestres, amenazas y manejo, 2) vida historia/modelos, y 3) cría en cautiverio.

Grupo de Trabajo sobre Poblaciones Silvestres, Amenazas y Manejo

Estimaciones de hábitat y números de ejemplares fueron estimados bajo consenso de los especialistas presentes. Con el fin de tener una visión general de la problemática de las poblaciones naturales de la especie, se elaboró una lista de localidades, donde se sabe existen poblaciones del Caimán del Orinoco tanto en Venezuela como en Colombia. Se estimó el tamaño poblacional (individuos mayores de un año) de cada localidad en base a la información disponible en documentos previos (evaluaciones poblacionales, encuestas y estimaciones) y cada localidad se categorizó de acuerdo a su tipo de hábitat (óptimo, adecuado o marginal).

Se definieron los factores que principalmente inciden sobre las poblaciones de caimanes y que pueden llegar a ser manejados a partir del desarrollo de acciones de manejo específicas. Las amenazas identificadas fueron: contaminación; deforestación; dragado y canalización; extracción de adultos, subadultos y juveniles; extracción de neonatos como mascotas; depredación de huevos por presión antrópica (consumo); alteraciones físicas, químicas y biológicas sobre las características del agua, por efectos de la construcción de embalses, presas, tapas, etc.; interferencia incidental de la pesca artesanal, comercial o deportiva sobre las poblaciones de caimanes; competencia interespecífica entre las poblaciones de caimanes (*Crocodylus intermedius*) y Babas (*Caimán crocodilus*) como consecuencia del incremento de las poblaciones de *C. crocodilus*, en ambientes antes dominados por *C. intermedius*.

Este grupo de trabajo identificó la necesidad de diseñar una estrategia de manejo que contemple: valoración integral de la especie en términos biológicos, ecológicos, sociales, culturales, históricos, económicos, etc.; ampliar la base de información científica como la de las comunidades locales tienen sobre la especie para ser incluidos en el desarrollo de programas o proyectos de educación, sensibilización e información y para el establecimiento de las bases para el desarrollo de proyectos de uso sostenible; recuperación de poblaciones naturales; manejo de hábitat; conservación *in situ*; y evaluación y seguimiento de las

estrategias con reconsideraciones como sea necesario.

Grupo de Trabajo de Vida Historia y Modelos

El Grupo seleccionó tres poblaciones del Caimán del Orinoco para la aplicación de un análisis de viabilidad para estimar sus probabilidades de extinción a través del programa de VORTEX. Las poblaciones fueron: Río Cojedes, Río Capanaparo, y embalses. Todos los valores de reproducción y población fueron basados en estudios de la ecología de la especie Caimán del Orinoco en el Río Capanaparo (Thorbjarnarson y Hernández, 1992; 1993a; 1993b). Los valores de mortalidad usados fueron estimaciones basados en experiencia de campo y extrapolaciones de otros estudios en cocodrilos. Los resultados de las simulaciones indicaron que en términos de mortalidad, la tasa de crecimiento de la población es más sensible a cambios en huevos/neonatos y adultos. En términos de manejo esto se traduce en la necesidad de proteger playas de nidificación, eliminar la recolección de neonatos, y la matanza de adultos. También las simulaciones indicaron que programas de suplementación de juveniles criados en cautiverio podría tener un efecto muy positivo en acelerar la recuperación de poblaciones en vida silvestre. Sin embargo, si no se aplican medidas correctivas a los efectos negativos que afecta la población, los programas de suplementación no cumplirían con su objetivos.

El Grupo de Trabajo de Cría en Cautiverio

El Grupo determinó la falta de un plan de manejo global de cría en cautiverio de *C. intermedius*, que establezca las directrices del programa, para que cada centro de cría tenga un basamento de acción. Este grupo recomendó que un plan global debe incluir el protocolo de manejo (infraestructura, plan nutricional y sanitario y manejo de individuos). Se determinó la inexistencia del manejo genético y demográfico del pie de cría y se recomendó que si se considera el proyecto a largo plazo debería maximizarse y asegurarse la variabilidad genética del mismo. El grupo propone diseñar una estrategia de manejo genético entre los reproductores y determinó que el valor de conservación de la cría en cautiverio dependerá de los objetivos de la misma, por ejemplo: reintroducción de animales, control genético.

Handwritten notes, likely bleed-through from the reverse side of the page. The text is mostly illegible due to fading and bleed-through.

Handwritten notes, likely bleed-through from the reverse side of the page. The text is mostly illegible due to fading and bleed-through.

Handwritten notes, likely bleed-through from the reverse side of the page. The text is mostly illegible due to fading and bleed-through.

Sección 3

Grupos de Trabajo: Resultados

3.1 Poblaciones Silvestres: Amenazas y Manejo

Participantes: A. Seijas, A. Arteaga, M. Quero, A. Velasco, R. de Sola, C. Chávez, M. González-Fernández, R. Martínez, M. Muñoz, B. Ortiz, H. Zambrano

Un listado de los Hábitats que contienen Caimanes del Orinoco y el nivel de sus respectivas subpoblaciones fue establecido, bajo la responsabilidad de los biólogos que conformaron el Grupo. El objetivo general de esta tarea, fue determinar los principales problemas que amenazan la integridad y estabilidad de estas poblaciones naturales en Venezuela y Colombia.

Los tamaños de las poblaciones (incluyendo sólo ejemplares mayores de un año) fueron estimados, con base a información disponible en documentos previo que muestran resultados de investigaciones sobre estimaciones poblacionales (censos), encuestas y estimaciones (números obtenidos a través de observaciones directas ó información indirecta entre los biólogos presentes en grupo de trabajo y que aún no ha sido publicada).

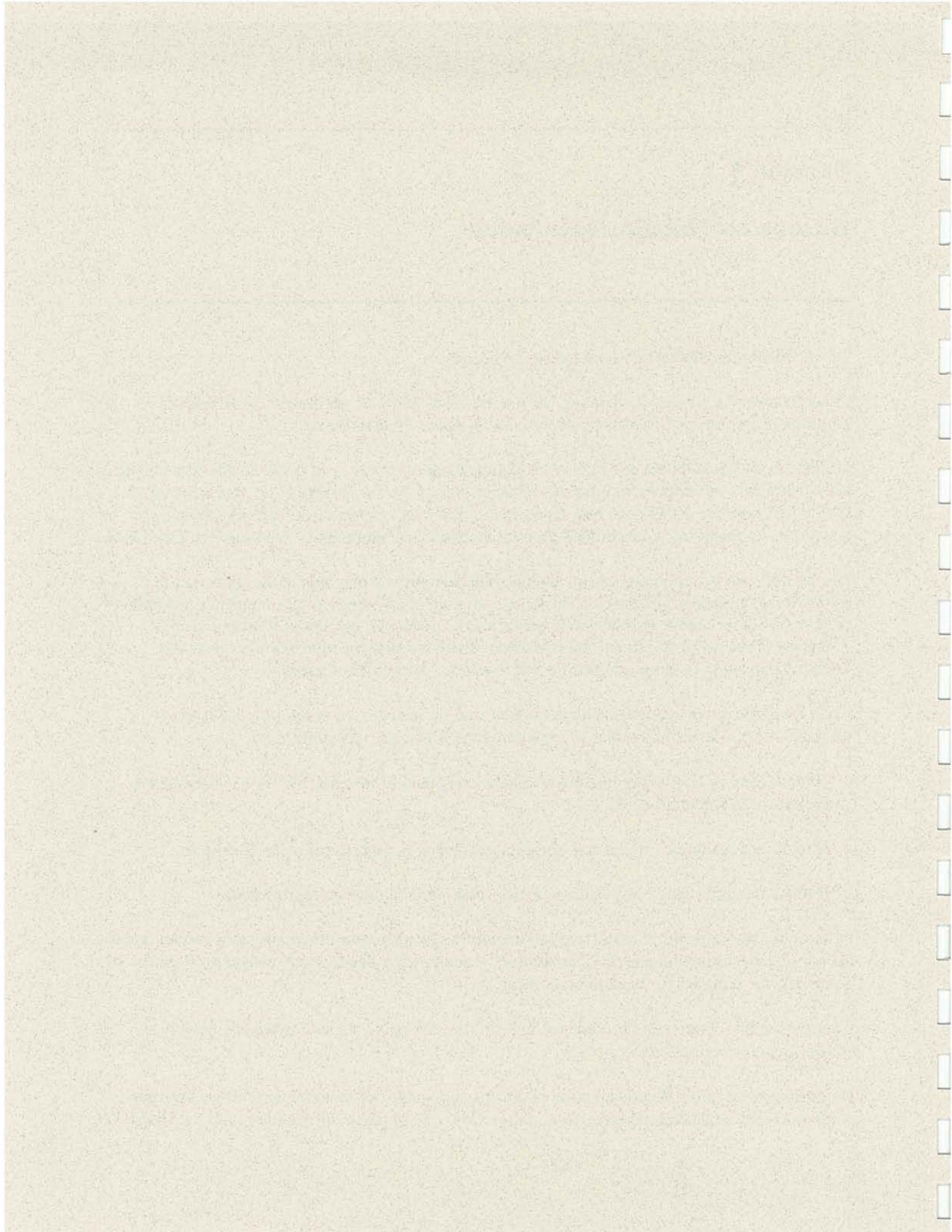
Cada localidad se caracterizó de acuerdo a su tipo de hábitat, como óptimo, adecuado ó marginal, según los criterios que se expresan a continuación. Se definieron:

- Hábitat óptimo (O): aquel que posee condiciones para el refugio, playas de asolamiento, alimentación y reproducción.
- Hábitat adecuado (A): aquel que garantiza al menos la reproducción de la especie.
- Hábitat marginal (M): deficiente con muy baja probabilidad de reproducción.

A partir de los datos de la tabla 1, se definieron los factores que principalmente inciden sobre las poblaciones de caimanes (*C. intermedius*) y que pueden llegar a ser manejados a partir del desarrollo de acciones de manejo específicas.

Contaminación: presencia de efluentes industriales, agrícolas, aguas residuales, desechos sólidos, aguas servidas, etc.

Deforestación y otros: degradación de la cobertura vegetal por factores naturales o antrópicos como tales sobrepastoreo, quema, roza, entre otros, que implican alteraciones sobre el hábitat



de la especie.

Dragado y canalización: obras de ingeniería que implican cambios sobre las características físicas de los cuerpos de agua.

Extracción de adultos, subadultos y juveniles: pérdida de individuos mayores de 60 centímetros de longitud total, por efecto de cacería.

Extracción de neonatos como mascotas: remoción de individuos menores de 60 cm de longitud total.

Depredación de huevos: pérdida de huevos por presión antrópica (consumo).

Represamiento: alteraciones físicas, químicas y biológicas sobre las características del agua, por efectos de la construcción de embalses, presas, tapas, etc.

Efectos de pesca: interferencia incidental de la pesca artesanal, comercial o deportiva sobre las poblaciones de caimanes.

Competencia interespecífica: interacciones negativas entre las poblaciones de caimanes (*Crocodylus intermedius*) y Babas (*Caiman crocodilus*). Como consecuencia del incremento de las poblaciones de *C. crocodilus*, en ambientes antes dominados por *C. intermedius*.

La tabla 2 hace una valoración de como estos factores afectan las poblaciones silvestres de Caimán del Orinoco, siendo los efectos de pesca y deforestación las principales causas que impactan negativamente a esta especie. La competencia interespecífica con babas, es el único factor natural que se contempla, aparece como el tercer aspecto que afecta al Caimán del Orinoco.

Es importante señalar que cada localidad presenta características diferentes y únicas, y por lo tanto cada una de ellas debe analizarse desde esta perspectiva, utilizando los valores de la tabla 2.

Las localidades Ele-Cravo Norte en Colombia y Cojedes en Venezuela son lugares donde las poblaciones naturales están sometidas a las mayores presiones, según las amenazas definidas.

Con base en lo expuesto, se recomienda que aquellas poblaciones ubicadas en lugares con mayor potencialidad de sobrevivencia, conforme a la calidad de hábitat, tamaño poblacional, grado de amenaza y posibilidad de desarrollar programas de conservación, sean prioritariamente atendidas a partir del diseño de una estrategia de manejo. Para ello, se recomienda realizar un análisis de viabilidad poblacional en cada una de estas localidades.

Al considerar la información que se dispone sobre el grado de amenaza y el tamaño de la población, se recomienda que sea con las poblaciones ubicadas en los ríos Cojedes, Capanaparo, Guaritico, Mocapra-Aguaro-Guariquito y Tinaco en Venezuela, Ele-Cravo Norte y Tuparro, estos dos últimos en Colombia, donde se lleven a cabo las acciones prioritarias e inmediatas que se lleguen a determinar para la conservación del Caimán del Orinoco.

Es necesario entonces diseñar una estrategia de manejo que contemple los siguientes aspectos:

1. Valoración integral de la especie en términos biológicos, ecológicos, sociales, culturales, históricos, económicos, etc.
2. Ampliar la base de información
 - Conocimiento científico
 - Conocimientos tradicionales de las comunidades locales sobre la especie
 - Programas o proyectos de educación, sensibilización e información
 - Establecer las bases para el desarrollo de proyectos de uso sostenible.
3. Recuperación de poblaciones naturales
 - Rescate y protección de nidadas
 - Colecta de individuos recién nacidos, levante y reintroducción
 - Programa de repoblación
 - Vigilancia y control
 - Translocación
4. Manejo de hábitat
 - Protección y restauración
5. Conservación *ex situ*
 - Zoocriaderos
 - Zoológicos
6. Evaluación y seguimiento
 - Indicadores de avance de la gestión de manejo
 - Evaluación y seguimiento continuo de la estrategia
 - Rediseño de las estrategias

Dentro de esta estrategia se definieron algunas acciones específicas a realizar de manera inmediata, que se resumen en la tabla 3. Con los datos obtenidos se provee que la investigación, la educación y el control son acciones sobre las cuales debe centrarse el trabajo; siendo los sitios más importantes para desarrollar este trabajo Cojedes en Venezuela y Ele-Cravo Norte en Colombia. Cada localidad por sus características propias, requiere adelantar acciones en aspectos específicos.

Además de las localidades señaladas (Tabla 1), deberían identificarse nuevas regiones que representen áreas de importancia para la especie. El río Meta en límites entre Colombia y Venezuela, el río Ventuari y el río Orinoco, deben considerarse entre otras zonas de la Orinoquía y especialmente del sur de la cuenca, como áreas de estudio y evaluación de las poblaciones naturales.

Finalmente se determinaron algunas limitantes que sobre estas acciones pueden tener repercusiones negativas, según lo que se especifica en la tabla 4.

Recomendaciones Específicas

Luego de discutir sobre las acciones inmediatas que se deberían específicamente desarrollar, se recomienda revisar los objetivos, metas, actividades y cronograma planteados en los documentos "Plan de Acción: Supervivencia del Caimán del Orinoco en Venezuela, 1994-1999" (Arteaga et al., 1993) y "Plan Estratégico: Supervivencia del Caimán del Orinoco en Venezuela" (Ojeda et al., 1994). Dichos documentos poseen un conjunto de recomendaciones y acciones específicas que sería necesario reconsiderar.

Para ello se cree conveniente crear un grupo de trabajo conformado por los siguientes responsables Alfredo Arteaga (FUDENA), Mirna Quero (PROFAUNA), Esmeralda Mujica (FUNPZA), John Thorbjarnarson (WCS), Manuel González (MANFAUNA), José Ayarzagüena (Hato el Frío) y Ernesto Boede (Pto. Miranda), para que antes de junio 30 de 1996 se tenga una evaluación de estos documentos y se formulen los avances y retrocesos que han podido tener, así como las recomendaciones específicas para continuar las acciones planteadas.

No creemos importante en este documento hacer un recuento de acciones que ya han sido planteadas, sino más bien que se evalúe su estado de avance a fin de rediseñar lo planteado, y con base en ello poder dar continuidad a las acciones que los dos planes contemplaron, generando igualmente nuevas pautas que en su momento no se tuvieron en cuenta. El documento que prepare este grupo de trabajo deberá ser avalado por el Grupo de Especialistas en Cocodrilos de Venezuela.

Con respecto a la cooperación entre Colombia y Venezuela, se sugiere enviar copia de las recomendaciones hechas sobre los planes a las autoridades involucradas en Colombia, para que a partir de estas se elabore entre ambos países un documento que permita tomar acciones particulares como igualmente desarrollar un trabajo conjunto a partir de la cooperación internacional. Este documento podría estar terminado para finales de 1996 y debería contemplar como mínimo: objetivos específicos, metas, acciones financiamiento y cronograma para su cumplimiento.

Tabla 1. Tamaño de las poblaciones de *Crocodylus intermedius* y calidad de hábitat, en cada una de las localidades donde se determinó hay presencia de la especie.

Localidad	Tamaño Población	Fuente Información	Calidad Hábitat
<u>Venezuela</u>			
1. Cojedes	540	e	A
2. Capanaparo	500 (+ 576 liberados entre 1991 y 1993)	l	O
3. Guaritico	514	l	O
4. Mocapra, Río Guariquito, Bartolo	108	l	A
5. Anaro	10-20	e	O
6. Caparo	<10	r	O
7. Cinaruco	<10	r	A
8. Pao	<10	r	M
9. Caño Iguez	<10	r	O
10. Manapire	<10	r	A
11. Portuguesa	<10	r	A
12. Caura	10	e	A
13. Tiznados	<10	r	A
14. Guarico-Rabanal	<10	r	A
15. Orituco	<10	r	A
16. Tinaco	30-40	r	A
17. Tucupido	20	e	M
18. Camatagua	<10	e	M
19. Matiyure	5	r	M
<u>Colombia</u>			
20. Ríos Ele-Cravo Norte	30	c	O
21. Río Tuparro	<10	r	O
22. Sistema Casanare - Meta	<10	r	A
23. Región del Duda	<10	r	A
<hr/>			
Total	2473		
<hr/>			

r: dato obtenido a partir de reportes no evaluados

c: dato obtenido a partir de evaluaciones de población

e: dato obtenido a partir de estimaciones con base en evaluaciones de población previas.

l: dato obtenido a partir de los eventos de liberación de individuos realizadas con anterioridad.

O: óptimo

A: adecuado

M: marginal

Tabla 2. Cuantificación por localidad de factores más determinantes que impactan las poblaciones de *C. intermedius*.

Localización	Contaminación	Deforestación	Dragado Canalización	Captura Adultos	Captura Adultos	Captura Adultos	Depredación Nidos	Represamiento	Efecto Pesca	Competencia Intersesp.	Total
COJEDES	5	4	3	5	2	0	5	1	3	28	
CAPANAPARO	0	1	0	1	5	5	0	2	1	15	
GUARITICO	0	0	0	1	3	0	0	4	3	11	
ANARO	0	5	0	4	1	5	0	4	3	22	
CAPARO	0	5	0	4	0	5	0	4	3	21	
CINARUCO	0	0	0	1	0	1	0	2	1	5	
PAO	1	4	0	1	0	0	0	3	3	12	
CAÑO IGUEZ	1	0	0	2	1	0	0	3	3	10	
MANAPIRE	0	1	0	1	0	2	0	1	1	6	
PORTUGUESA	3	4	4	2	1	1	0	4	2	21	
CAURA	0	3	0	1	1	1	5	3	1	15	
TIZNADO	3	5	5	1	1	1	0	1	1	18	
GUARICO...	5	4	0	3	1	1	0	1	3	18	
ORITUCO	2	4	0	2	3	1	0	4	3	19	
ELE - CRAVO	3	4	1	3	5	5	1	2	4	28	
TUPARRO	0	1	0	2	2	2	0	2	2	11	
DUDA	0	2	0	2	2	2	0	2	2	12	
CASANARE	4	3	2	4	3	3	2	3	4	28	
TINACO	4	4	0	1	2	1	0	1	3	16	
TUCUPIDO	0	5	0	1	1	1	0	4	2	14	
CAMATAGUA	0	2	0	1	1	1	0	4	1	10	
MATYURE	0	0	0	0	0	0	0	5	3	8	
MACAPRA....	0	0	0	1	1	1	0	4	3	10	
Total	31	61	15	44	36	39	13	64	55	55	
Escala de valores											
NO IMPACTA											
				ALTO IMPACTO							
1	2	3	4	5							

Tabla 3. Valoración de las acciones inmediatas a desarrollar, dentro de la estrategia diseñada para la conservación de *C. intermedium*, en cada una de las localidades definidas.

Localidad	INVESTIGACIÓN	DETERMIN. AREA PROT	EDUCACIÓN	VIGILANCIA	MANEJO Y REST. HAB.	RANCHEO	ZOOCRIA	Total
VENEZUELA:								
COJEDES	2	3	3	3	3	2	0	16
CAPANAPARO	3	0	3	3	0	1	0	10
GUARITICO	3	0	3	3	1	0	2	12
ANARO	3	0	1	1	0	0	0	5
CAPARO	1	0	1	1	0	0	0	3
CINARUCO	2	0	1	1	0	0	0	4
PAO	1	1	1	1	0	0	0	4
CAÑO IGUEZ	3	1	1	1	1	0	0	7
MANAPIRE	2	1	1	1	0	1	0	6
PORTUGUESA	2	1	1	1	1	0	0	6
CAURA	3	3	1	1	0	0	0	8
TIZNADOS	1	1	1	1	1	0	0	5
GUARICO *	1	1	1	2	1	0	0	6
ORITUCO	2	1	1	2	0	1	0	7
TINACO	3	1	1	1	1	0	0	7
TUCUPIDO	1	0	2	2	0	0	0	5
CAMATAGUA	1	0	1	1	1	0	0	4
MATIYURE	0	0	0	0	0	0	0	0
MOCAPRA **	3	0	1	2	0	0	1	7

Localidad	INVESTIGACIÓN	DETERMIN. AREA PROT	EDUCACIÓN	VIGILANCIA	MANEJO Y REST. HAB.	RANCHEO	ZOOCRIA	Total
COLOMBIA								
ELE - CRAVO	3	1	3	2	2	3	3	17
TUPARRO	3	0	2	2	2	1	1	11
DUDA	2	0	2	2	1	1	0	8
CASANARE	2	0	3	1	1	0	0	7
Total	47	15	35	35	16	10	7	

Escala de valores

* Incluye a

** Incluye a Mocapra

0 = NO APLICA

1 = BAJA PRIORIDAD

2 = MEDIO PRIORIDAD

3 = ALTA PRIORIDAD

Tabla 4. Impacto de los factores limitantes sobre las acciones que se definen como prioritarias en la estrategia diseñada para la conservación de *C. intermedium*

	INVESTIGACION	DETERMIN. AREA PROT.	EDUCACION	VIGILANCIA CONTROL	MANEJO Y REST. HAB.	RANCHEO	ZOOCRIA
FONDOS	SI	SI	SI	SI	SI	SI	SI
INFORMACION		SI	SI	NO	SI	SI	NO
LOGISTICA	SI	SI	SI	SI	SI	SI	NO
PERSONAL CAPACITADO	SI	NO	SI	SI	SI	SI	SI

3.2 Historia de Vida y Modelos

Participantes: A. Ochoa, R. Ramírez, J. Thorbjarnarson, G. Hernández, A. de Luca, A. Velasco, U.S. Seal

3.2.1 Identificación de las Poblaciones

Se seleccionaron tres poblaciones del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela, a las que mediante la aplicación de un análisis de viabilidad se les estimarán sus probabilidades de extinción. Este proceso se realizó a través de un modelo de simulación en computadora de nombre VORTEX.

A continuación las poblaciones se clasificaron de acuerdo a los siguientes criterios de densidad:

Criterios	Población	Archivo
Alta densidad	Cojedes	Cojed001
Moderada densidad	Capanaparo	Capan001
Baja densidad	Embalses	Embal001

3.2.2 Descripción breve de las poblaciones seleccionadas

a. Río Cojedes

El Río Cojedes se forma por la confluencia de los ríos Turbio, Buría, Tucuragua (Claro), y otros cauces menores que nacen tanto en la Cordillera de Los Andes (Estado Lara), como en la Cordillera de la Costa (Estado Yaracuy) en la depresión de San Felipe. Constituye una amplia red hidrográfica, que desemboca en el Río Portuguesa. A partir de 1952, en esta área se han observado los siguientes procesos: construcción de una represa (Las Majaguas), canalización y cambios del curso del río como de sus caños, construcción de canales de riego (para conexión con el Río Sarare) y deforestación de los bosques con fines agropecuarios (Seijas, 1994).

b. Río Capanaparo

El Río Capanaparo es un tributario del Río Orinoco y su nacimiento se encuentra en las estribaciones de los Andes colombianos, fluye a través de llanuras aluvionales y está caracterizado por ser un río con grandes variaciones estacionales de sus niveles de agua. Este río presenta muchos meandros con extensas playas de arena, pozos profundos y lagos de herradura o "madre vieja" que lo hacen un hábitat óptimo para esta especie.

enero de 1997

Este río en Venezuela atraviesa en su totalidad el Estado Apure; buena parte de esta área se encuentra bajo la figura jurídica de Parque Nacional Cinaruco-Capanaparo. Dada la alta biodiversidad, especialmente la presencia de una población importante de Caimán del Orinoco, se anexó un sector de la cuenca media de este río a la superficie original de esta área protegida.

Los principales problemas observados en esta localidad son: depredación de nidos por parte de los habitantes locales, recolección de neonatos para su venta como mascotas a turistas y mortalidad ocasional de adultos, principalmente causado por las mallas de los pescadores comerciales y cacería intencional.

c. Embalse

El Embalse de Camatagua ubicado en el Estado Aragua se forma en 1969 por el represamiento del Río Guarico. El río inundó un área montañosa del piedomonte de la Cordillera de la Costa, y formó un embalse caracterizado por orillas muy escarpadas y ocasionalmente regiones pantanosas cerca de la entrada de los tributarios. A lo largo de casi toda la orilla hay una extensa franja de vegetación semiflotante (mayormente *Chara*).

El embalse sustenta una población relativamente alta de babas, que posiblemente actúan como competidores de los caimanes, y quizás prevengan la recuperación natural de esta población. En general, hemos observado que los hábitats lóticos, como son los embalses, representan un hábitat marginal para la Caimán.

3.2.3 Aplicación del Programa VORTEX

3.2.3.1 Río Capanaparo

Todos los valores de reproducción y población utilizados fueron tomados de estudios de la ecología del Caimán del Orinoco en el Río Capanaparo (Thorbjarnarson y Hernández 1992, 1993a, 1993b). Los valores de mortalidad utilizados son estimaciones basados en experiencia de campo y extrapolaciones de otros estudios en cocodrilos.

Lista de parámetros: de los datos que requiere el programa, a continuación definimos los parámetros que no van a ser modificados para las simulaciones.

Parámetros Fijos:

- Corridas del programa: 200
- Número de años de cada simulación: 100

enero de 1997

- Intervalo de reporte de extinción: 10 años
- Número de poblaciones a modelar: 1
- No se considera la condición de migraciones dentro de la población
- No se considera la depresión por consanguinidad
- Número de catástrofes a considerar: 2
- Estrategia reproductiva: polígama
- Tamaño máximo de la postura: 70 huevos
- Tamaño promedio de la postura: 39 huevos
- Desviación estándar del tamaño promedio de la postura: 10 huevos
- Capacidad de carga (K): 2500 individuos
- Población inicial: 500 individuos

Modulo: Reproducción dependiente de la densidad

Para las poblaciones de los Ríos Cojedes y Capanaparo no se incluirá esta variable, porque en las condiciones actuales su efecto no es significativo. Sin embargo, consideramos que si la simulación incrementa el tamaño de la población aproximándolo a su capacidad de carga, esta variable puede comenzar a operar, por lo cual habría que incluirla en algunas simulaciones en el futuro. Con respecto a la población llamada Embalse, posiblemente si opere esta variable, especialmente el "Efecto Allee", que consiste en una disminución de la proporción de hembras reproduciéndose a bajas densidades, debido por ejemplo, a la dificultad de encontrar pareja (Lacy et al, 1995).

Parámetros Variables:

- Edad de la primera reproducción de las hembras (Tabla 9, Fig. 3).
 - Valor base: 12 años
 - Rango de variación: 8, 10, 14 y 16 años
- Edad de la primera reproducción de los machos:
 - Valor base: 25 años
 - Rango de variación: no
- Longevidad máxima (Tabla 7)
 - Valor base: 60 años
 - Rango de variación: 40, 50, 70 y 80 años
- Proporción de sexos de los neonatos (Tabla 9).
 - Valor base: 0.5
 - Rango de variación: 0.25 y 0.75 para ambos sexos

- Proporción de hembras reproductivas no activas (%FO) para un determinado año (Tabla 9, Fig. 4).
 - Valor base: 20
 - Rango de variación: 40, 60 y 80
- Desviación estándar de hembras reproductivas no activas
 - Valor base: 1/4 del promedio de hembras reproductivas no activas
 - Rango de variación: 10, 15 y 20

3.2.3.2 Resultados del Modelaje de Simulación de la Población del Río Capanaparo

1. Condición Base

Utilizando las condiciones bases, la población creció a una tasa de 7.2% por año (Tabla 9, Fig. 1). La población a los veinte años alcanzó a 2000 individuos y mantuvo un valor promedio de 2327 para la simulación de 100 años. Estas condiciones son representativas si no se considera el factor de intervención humana.

2. Análisis de Sensibilidad

Para determinar la importancia de los factores demográficos y genéticos se hicieron análisis de sensibilidad de los siguientes parámetros:

- edad máxima de los individuos (Tabla 7).
- mortalidad de los distintos grupos etarios de la población (Tabla 6 & Fig. 5 y 6):
 - huevos y neonatos (0 a 1 año)
 - juveniles (1-2, 3-5 años)
 - subadultos (6-12 años)
 - adultos (mayores de 12 años)
- proporción de sexos de neonatos (Tabla 9).
- porcentaje de hembras reproductivas no activas (Tabla 9, Fig. 4).

Para modelar la situación presente en el río Capanaparo, incluimos combinaciones de diferentes factores, estos son: porcentaje de nidos saqueados, mortalidad de neonatos y mortalidad de adultos. A continuación se explica como los siguientes factores han sido incluidos dentro del modelo:

- para modelar el saqueo de las nidadas por la gente, se incluyó esto como una variación

en el parámetro de porcentaje de hembras reproductivas no activas, porque para fines prácticos, una hembra cuyo nido ha sido saqueado no contribuye ese año con su aporte genético.

- un aumento del parámetro de mortalidad de neonatos incluirá la recolección de estos por parte de los lugareños.
- un aumento del parámetro de mortalidad de adultos reflejará la muerte incidental e intencional de esta parte de la población por intervención antrópica.

Para modelar el valor de un programa de suplementación utilizamos la recolección de huevos y el levante y liberación de juveniles de 1, 2 y 3 años a su lugar de origen (Tabla 8).

a. Edad Máxima

Con la información base suministrada al modelo, incrementar la edad máxima de 40 a 80 años no afecta la tasa de crecimiento de la población (Tabla 7), porque en esas condiciones los animales no sobreviven más de treinta años (aunque con una tasa de crecimiento menor la edad máxima tiende a incrementarse).

b. Mortalidad (Tabla 6, Fig. 5 y 6).

- **Huevos y Neonatos:** aumentar el valor de este parámetro produjo uno de los mayores efectos de los parámetros manejados, en relación a las tasas de crecimiento de la población. Un incremento de 2% hasta 92% bajo hasta la tasa de crecimiento hasta 6.2% anual y a medida que se acerca al 100% disminuyo la tasa de crecimiento en una forma no lineal. En el caso más extremo con 98% de mortalidad la tasa se redujo hasta 1.1%, lo que indica que la población es muy sensible a cambios en la tasa de mortalidad en esta etapa de su vida y en este rango de valores. Es muy interesante, que a pesar de que haya un 98% de tasa de mortalidad la población todavía presenta una tasa de crecimiento positiva.
- **Juveniles:** a diferencia de lo que ocurre con huevos y neonatos, variaciones en la tasa de mortalidad en este grupo de edades no afectan tan drásticamente la tasa de crecimiento anual de la población, es decir, la población parece ser menos susceptible a cambios en la tasa de mortalidad de este grupo de edades en el rango de valores usados en esta simulación.

Es muy importante destacar que cambios más pequeños en la tasa de mortalidad de juveniles de 3-5 años, producen un cambio en la tasa de crecimiento similar a variaciones de casi el doble pero en la tasa de mortalidad del grupo de edades de 1 a 2 años. Es decir, la población parece ser más sensible a cambios en la tasa de mortalidad del grupo

de edades de 3 a 5 años y menos sensible en los de 1 a 2 años, para los rangos de mortalidad utilizados en el modelo, que reflejan la realidad.

- **Subadultos:** para el rango de valores usados en el modelo no hubo gran cambio en la tasa de crecimiento de la población. Sin embargo, al comparar este grupo de edades con las anteriores se observa, que una variación de 1% de la tasa de mortalidad, produce un aumento mucho mayor, más del doble de la tasa de crecimiento de la población, que el producido por el anterior grupo de edades. Esto refleja una susceptibilidad aún mayor de la población a cambios en la tasa de mortalidad en este grupo de edades.
- **Adultos:** este grupo de edades representa la máxima expresión de la tendencia observada en los anteriores grupos de edades. Esto significa que los cambios que consiste en que cambios menores en sus tasas de mortalidad producen cambios más importantes en la tasa de crecimiento de la población, es decir, que a medida que un animal envejece su muerte representa una pérdida mayor para la población y refleja una importancia demográfica mayor para este grupo de edades

c. Edad de la Primera Reproducción (Tabla 9).

Para las hembras, uno de los parámetros más importantes a considerar es la edad de la primera reproducción. Aparentemente, este es el caso para la mayoría de los vertebrados de gran longevidad. Aunque estimamos de que la edad promedio de reproducción de hembras en el río Capanaparo es de 12 años, pensamos que las hembras podrían alcanzar la madurez sexual en 10 años, y hay reportes de hembras reproduciéndose en cautiverio a 8 años de edad (A.E. Seijas, com. pers.). Esto se reflejó en las simulaciones, ya que disminuyendo la edad reproductiva, la tasa de crecimiento se incrementa a 0.104, lo que indica un aumento de 46% con respecto al valor base.

Aunque los machos alcanzan la madurez sexual a un tamaño similar al de las hembras, para los machos se estableció el valor base de 25 años, tomando en cuenta que la especie es polígama. Basados en los estudios del río Capanaparo, solo los machos más grandes (que significa mayor edad) son los que se encuentran en los grupos reproductivos. Se piensa que los machos adultos de menor tamaño (machos no dominantes) ocupan áreas marginales dentro del río o en lagos "madres viejas".

d. Proporción de los Sexos de Neonatos (Tabla 9).

El incremento de la proporción de hembras de 0.5 a 0.75 se produjo un aumento en el parámetro de crecimiento poblacional de un 25%, por el contrario, si se considera en cambio una proporción de 0.25 el efecto es de una reducción de un 38%. Solo considerando efectos demográficos, si se incrementa la proporción de hembras esto tendría un efecto positivo sobre la tasa de crecimiento de la población.

e. Proporción de Hembras Reproductivas No Activas (Tabla 9, Fig. 4).

Al partir del valor base, se observó que un incremento lineal de esta proporción ocasiona una fuerte disminución no lineal de la tasa de crecimiento de la población. Variaciones de un 20 a un 80% en la proporción de hembras reproductivas no activas, la tasa de crecimiento poblacional bajo de 0.071 a 0.018, que representa una disminución del 75%. En otras palabras, la población es muy susceptible a la disminución de la proporción de hembras reproductivas no activas.

3.2.3.3 Análisis de Escenarios Actuales para la Población del Río Capanaparo

Se simularon las condiciones actuales de esta población, manipulando conjuntamente los siguientes factores: saqueo de nidos, recolección de neonatos y muerte de adultos. Los valores utilizados para cuantificar el saqueo de nidos fueron: 40 a 60%. La recolección de neonatos, que representa un aumento en la tasa de mortalidad de 0 a 1 año, de un 5 a un 7% (mortalidad del primer año en un 95 a 97%). Los valores utilizados para representar la tasa de mortalidad de los adultos variaron de 1 a 4%. Estos resultados dieron tasas de crecimiento desde valores de 0.17 como máximo, -0.04 como mínimo y como promedio 0, para 6 simulaciones específicas.

(Si ocurrieran estas condiciones reflejadas en estas simulaciones). Se evidencia que la población del Río Capanaparo no podría recuperarse de forma natural en un lapso de 100 años, si ocurrieran estas condiciones que alimentaron las simulaciones.

3.2.3.4 Simulación de la Población del Río Cojedes

Para esta simulación la mayoría de los parámetros tuvieron los mismos valores que los usados para el Río Capanaparo, esto debido a la falta de información detallada sobre esta población. La información para las simulaciones del Río Cojedes fueron basados en estudios no publicados de esta población (A.E. Seijas y M. González-Fernández, com. pers.) (Tabla 8, Fig. 7).

Los parámetros que cambiaron son:

- Población inicial: 540 individuos
- Tamaño promedio de la postura: 34 huevos
- Capacidad de carga (K): 2000 individuos
- Mortalidad:
 - 0-1 años: 96%
 - adultos: 4%

enero de 1997

Además, se simularon dos alternativas distintas de manejo para esta población. La primera, remover nidadas completas, expresada como un aumento de la proporción de hembras reproductivas no activas. La segunda, recolectar neonatos, expresada como un aumento de la tasa de mortalidad de 0-1 año de edad.

Resultados

La simulación hecha utilizando los valores base produjo una tasa de crecimiento de la población ligeramente positiva (0.012). Al considerar la cosecha de huevos de 5, 10 y 15%, se produjo una disminución de la tasa de crecimiento de la población de 0.012 a 0.005, es decir, una reducción de 30 a 58%. En comparación, una recolección de neonatos de 5, 10 y 15% produjo una reducción de la tasa de crecimiento de la población de 0.007 a -0.006, lo que representa un efecto significativo y de mayor impacto que la primera alternativa de manejo.

3.2.3.5 Simulación del Embalse de Camatagua

Gran parte de los valores usados en los parámetros fueron los mismos que los usados en el río Cojedes (Tabla 8, Fig. 8). Los valores distintos son:

- Tamaño de la población inicial: 40 individuos
- Capacidad de carga (K): 250 individuos
- Mortalidad
 - 0-1 año: 95%
 - 1-2 años: 75%
 - 3-5 años: 30%
 - 6-12 años: 6%
 - adultos: 2%

Resultados

La simulación dió como resultados una tasa de crecimiento ligeramente negativa ($r = -0.018$), una probabilidad de extinción de 0,26 , una retención de la heterozigosis de 0.915 y una población final de 18 ± 15 individuos al cabo de 100 años.

3.2.3.6 Análisis de Repoblación para una Población

Basado en los datos de la población del Río Capanaparo, donde se tiene un alto nivel de saqueo de nidos (60%), con una alta mortalidad del primer año de vida (97%), una tasa de mortalidad de adultos (4%) y una población inicial de 500 animales. Para los fines de estas simulaciones, la suplementación solo consistió de la liberación de animales provenientes de

otras localidades distintas a la población simulada (Tabla 9, Fig. 9 y 10).

Se simularon cinco esquemas distintos de reintroducción, todos basados en la liberación de juveniles a distintas edades que son:

1. Reintroducir 150 animales cada año de 1 año de edad por 10 años
2. Reintroducir 75 animales cada año de 2 años de edad por 10 años
3. Reintroducir 50 animales cada año de 3 años de edad por 10 años
4. Reintroducir 50 animales cada año de 1 año de edad por 100 años
5. Reintroducir 50 animales un año si y otro no de 1 año de edad por 10 años

Resultados

Las tres primeras simulaciones (casos 1, 2 y 3) produjeron altos incrementos en el tamaño de la población hasta los 10 primeros años, luego de lo cual baja drásticamente, aproximándose a la extinción a los 100 años. Para la simulación cuatro se observa un ligero incremento, que se traduce en más de 800 animales después de 40 años. En la última simulación, la población se mantiene entre 400 y 500 animales durante los 100 años.

3.2.3.7 Interpretación

La falta de información con respecto a parámetros poblaciones y demográficos hace que los resultados de las simulaciones sean solo una representación aproximada de la realidad de las poblaciones consideradas.

Para poder entender mejor la dinámica de la población y poder hacer un manejo efectivo de estas, se requiere intensificar los estudios de campo, especialmente aquellos que produzcan información sobre las tasas de mortalidad de los distintos grupos etarios, tasa de crecimiento de los individuos en vida silvestre, y estudios de incubación de nidos y su efecto sobre la proporción de sexos de los neonatos producidos.

Sin embargo, como resultado de las simulaciones hay algunas tendencias que creemos son confiables y representativas de la realidad. Entre estas, hay que resaltar las siguientes:

1. La resistencia de las poblaciones naturales de la especie a perturbaciones humanas.

El Caimán del Orinoco, al igual que otros reptiles de gran tamaño, es una especie muy fecunda y de gran longevidad, lo que implica una alta resistencia natural de sus poblaciones a elevados niveles de mortalidad durante sus primeros años de vida. En casi todas las simulaciones, a pesar de someter a la población a altas tasas de mortalidad en todos sus grupos etarios, logró mantener una tasa de crecimiento positiva, aunque fuera ligeramente.

Este hecho conlleva a la conclusión que programas de protección integral para uno o más grupos de edades, producirán un incremento en la tasa de crecimiento natural de estas poblaciones.

2. La importancia de la mortalidad durante el primer año de vida y de adultos.

Es bien conocido el hecho que en poblaciones de reptiles de gran tamaño, los adultos tienen una gran importancia demográfica, lo que hace estas poblaciones extremadamente susceptibles a elevadas tasas de mortalidad de este grupo etario. Esto quedó claramente demostrado en los resultados de los análisis de sensibilidad, para las tasas de mortalidad de los adultos. La obvia implicación para el manejo, es la importancia de la protección de este grupo de edades.

Por el contrario, las poblaciones de caimanes son naturalmente resistentes a altos niveles de pérdidas de huevos y neonatos. Sin embargo, los resultados de los análisis de sensibilidad demostraron que incrementos en las tasas de mortalidad de este grupo etario resultaron en una disminución importante de las tasas de crecimiento de la población. Se cree que la población en vida silvestre sufre una alta mortalidad en este grupo de edades, a pesar de esto, a medida que se incrementa esta tasa y se aproxima al 100% los efectos son significativamente negativos sobre su tasa de crecimiento. La disminución de la tasa de mortalidad de huevos y neonatos debe ser considerada como una alternativa de manejo muy importante para esta población.

3. La reintroducción de juveniles ayuda considerablemente a la recuperación de la población.

La reintroducción de juveniles a una población reducida siempre ha sido considerada como una alternativa de manejo viable y de gran valor. Buena parte de los esfuerzos del Programa de Conservación de Caimán del Orinoco de Venezuela han sido dirigidos en este sentido. Los resultados de las simulaciones han validado el uso de esta alternativa de manejo. Un resultado interesante de las simulaciones fue que a pesar de utilizar valores altos para la pérdida de huevos, neonatos y adultos, la reintroducción de juveniles de 1, 2 y 3 años de edad produjo un aumento rápido en la tasa de crecimiento de la población. Por ejemplo, en varias de estas simulaciones, se reintrodujo a la población durante 10 años, período durante el cual aumentó considerablemente. Después de estos 10 años cesó esta reintroducción, produciéndose una rápida disminución de esta población.

Este ejemplo nos demuestra que si no se corrigen los demás factores negativos que afectan la población, esta reintroducción como alternativa de manejo por sí sola, no tiene sentido. Quizás la conclusión más importante que podemos derivar de estas simulaciones es que, aunque la reintroducción como alternativa de manejo si tiene un valor potencial alto, debe estar enmarcado dentro de un programa de protección y manejo integral de la población.

3.2.3.8 Recomendaciones

1. Los resultados de las simulaciones indicaron que en términos de mortalidad, la tasa de crecimiento de la población es más sensible a cambios en huevos/neonatos y adultos. En términos de manejo esto se traduce en la necesidad de proteger playas de nidificación, eliminar la recolección de neonatos, y la matanza de adultos.
2. Las simulaciones indicaron que programas de reintroducción de juveniles criados en cautiverio podría tener un efecto muy positivo en acelerar la recuperación de poblaciones en vida silvestre. Sin embargo, si no se aplican medidas correctivas a los efectos negativos que afectan la población, los programas de suplementación no cumplirían con su objetivo.

CAIMAN DEL ORINOCO CONDICION BASE

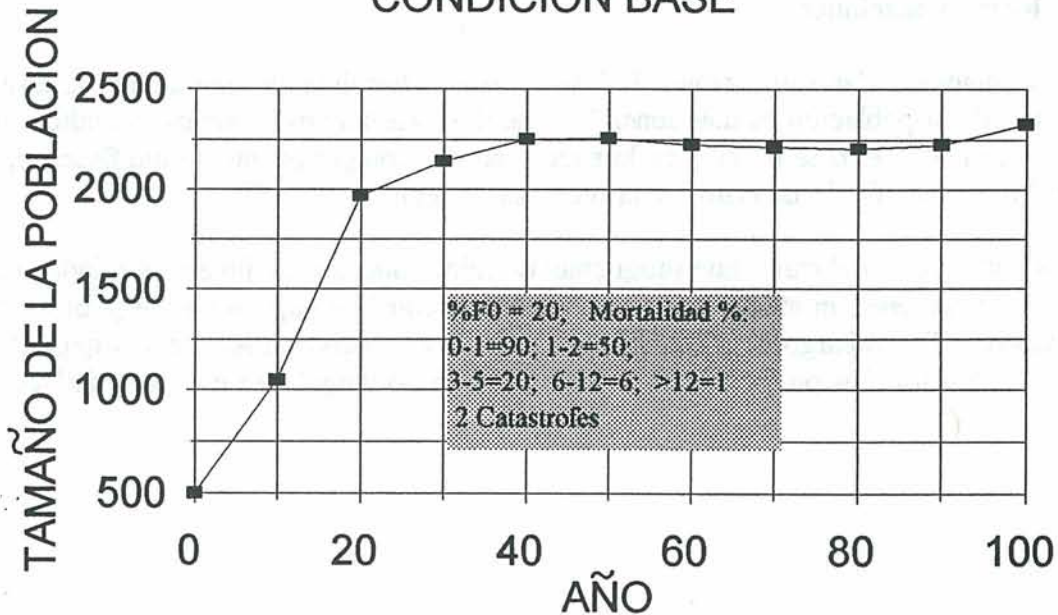


Figura 1. Proyección de la población de caimanes en el río Capanaparo en intervalos de 10 años bajo las condiciones base. La capacidad de carga (K) es de 2500 y las otras condiciones son indicadas en la leyenda de la Tabla 5. La tasa de crecimiento poblacional es $r = 0,072$. La población dobla su tamaño cada 10 años hasta que alcanza la capacidad de carga.

ESTRUCTURA DE EDAD EFECTO DE LA MORTALIDAD DE 0-1

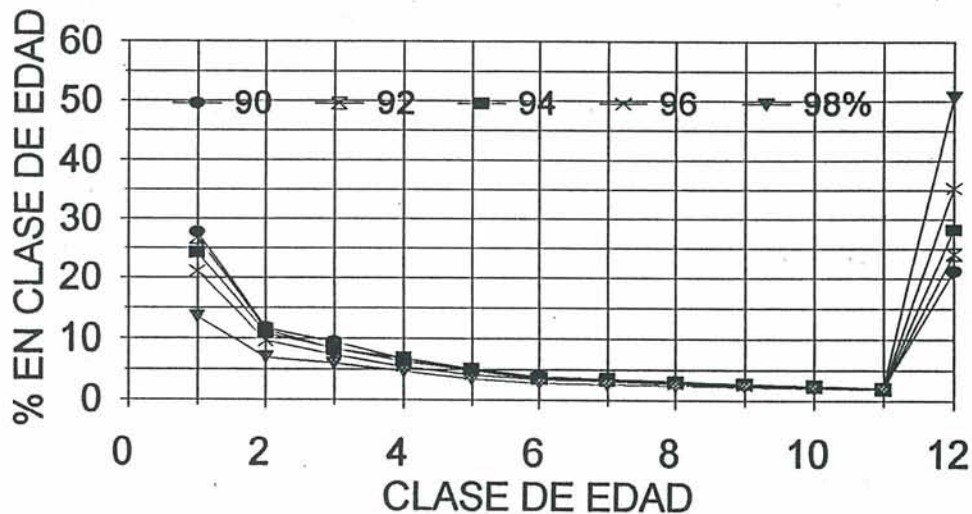


Figura 2. Proporción de la población en cada clase de edad. Al incrementar la mortalidad en la clase de edad 0-1 desde 90% hasta 98% (un intervalo que pensamos factible de encontrar en condiciones silvestres) decrece el tamaño de la clase de 1 año (reclutamiento) y aumenta la proporción de animales en la clase >12 años.

TASA TAMAÑO DE LA POBLACION EDAD DE LA PRIMERA REPRODUCCION

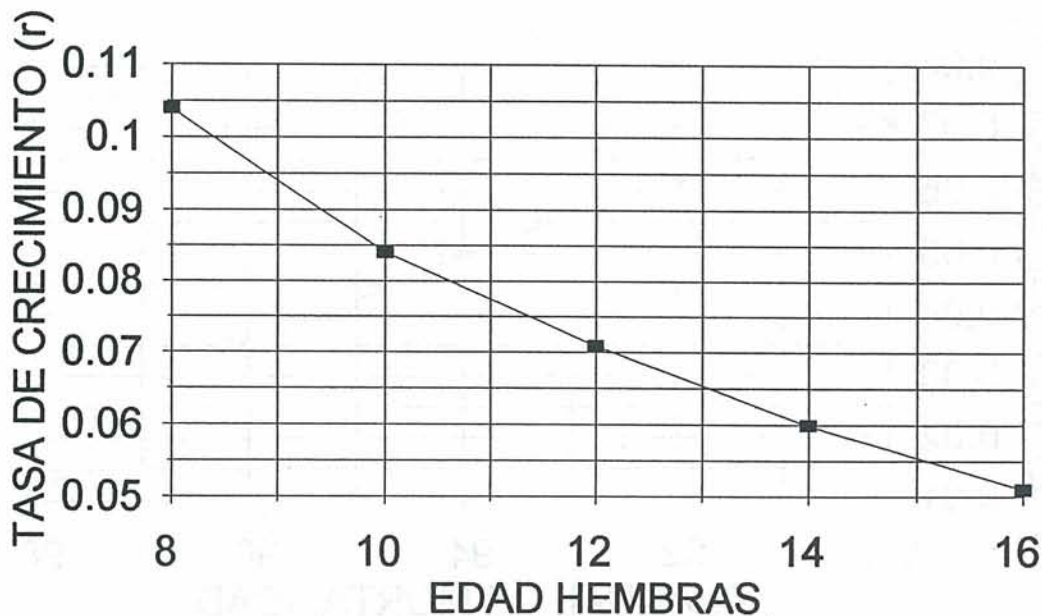


Figura 3. Efecto de la edad de la primera reproducción de las hembras. Esta edad fue fijada en 12 años en las condiciones base, pero podría ser tan temprana como 8 años en cautividad.

NIDADAS DE HEMBRAS POR AÑO

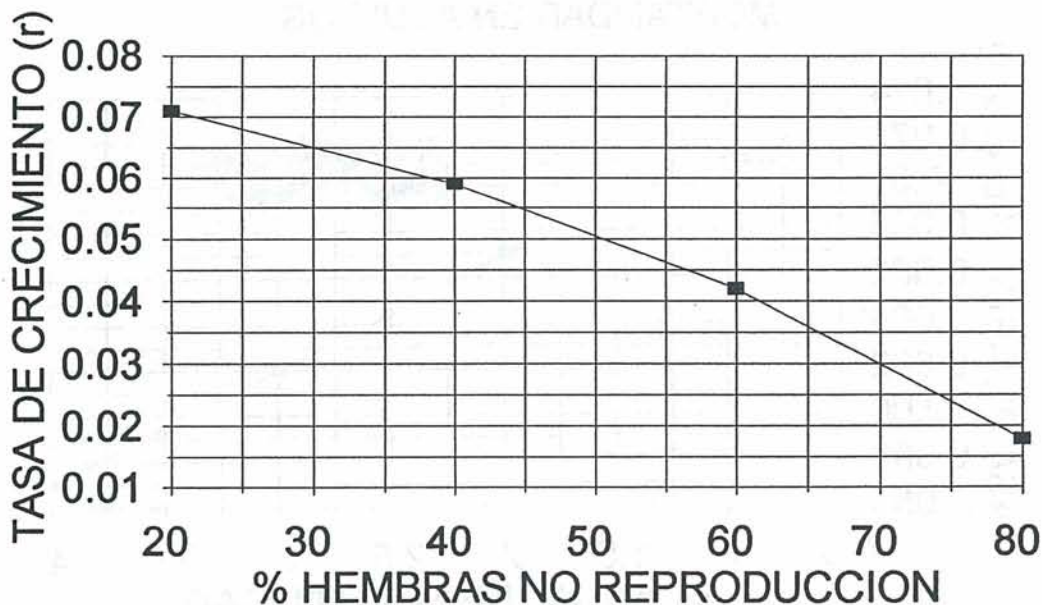


Figura 4. Efecto del número de hembras que producen crías cada año sobre el crecimiento poblacional. La depredación de huevos por parte de humanos resulta en la pérdida completa de la nidada. Una alta tasa de remoción de nidadas es suficiente para explicar la falta de crecimiento poblacional. Una población creciendo a una tasa del 1% requiere de 70 años para duplicar su tamaño.

EFECTOS DE LA MORTALIDAD MORTALIDAD EN EL PRIMERO AÑO

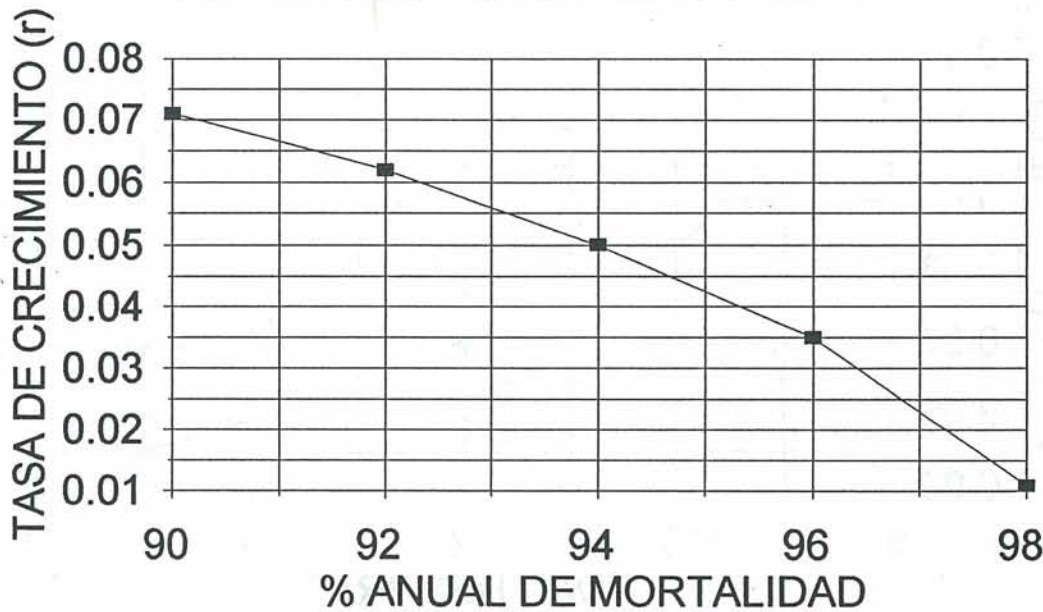


Figura 5. Efecto de incrementar la mortalidad del primer año sobre la tasa de crecimiento de la población bajo simulación. Tasas de mortalidad cercanas al 100% han sido observadas en poblaciones naturales. Esas poblaciones pueden eventualmente extinguirse debido a la falta de reclutamiento de nuevos individuos.

MORTALIDAD EN ADULTOS

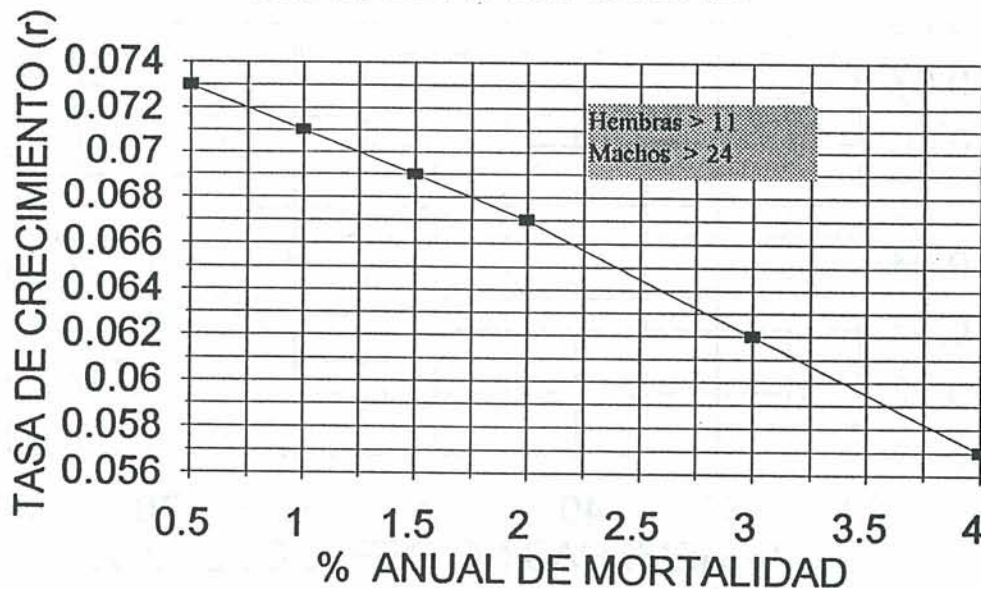


Figura 6. Efecto del incremento de la mortalidad de adultos sobre la tasa de crecimiento poblacional, manteniendo los otros parámetros bajo las condiciones base. Un incremento en la mortalidad de los adultos en un 1% produce una reducción de r en 0,005. Cerca del 20% de las hembras de la población deberían ser adultas bajo las condiciones base. Esto significa 50 hembras adultas en una población de 500 individuos.

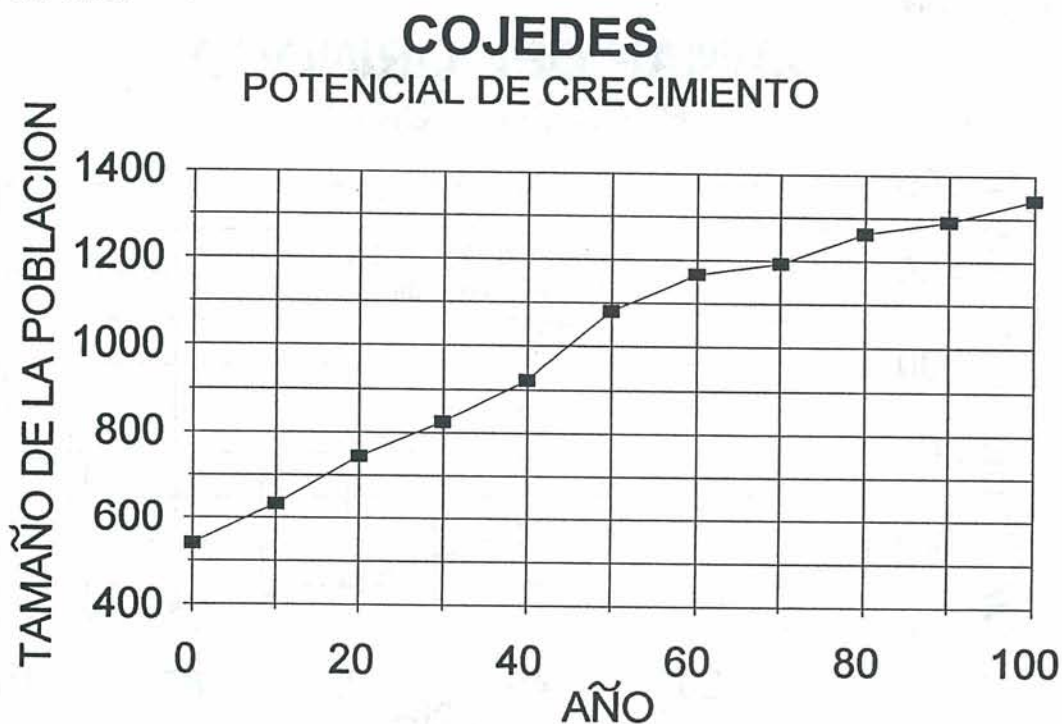


Figura 7. La población de caimanes del río Cojedes podría tener una tasa de crecimiento muy pequeña bajo las condiciones actuales, con un tiempo de 50 años para duplicar su población. Ella estaría bajo riesgo a causa de factores nuevos o inesperados que incrementen la mortalidad o decrezcan la reproducción.

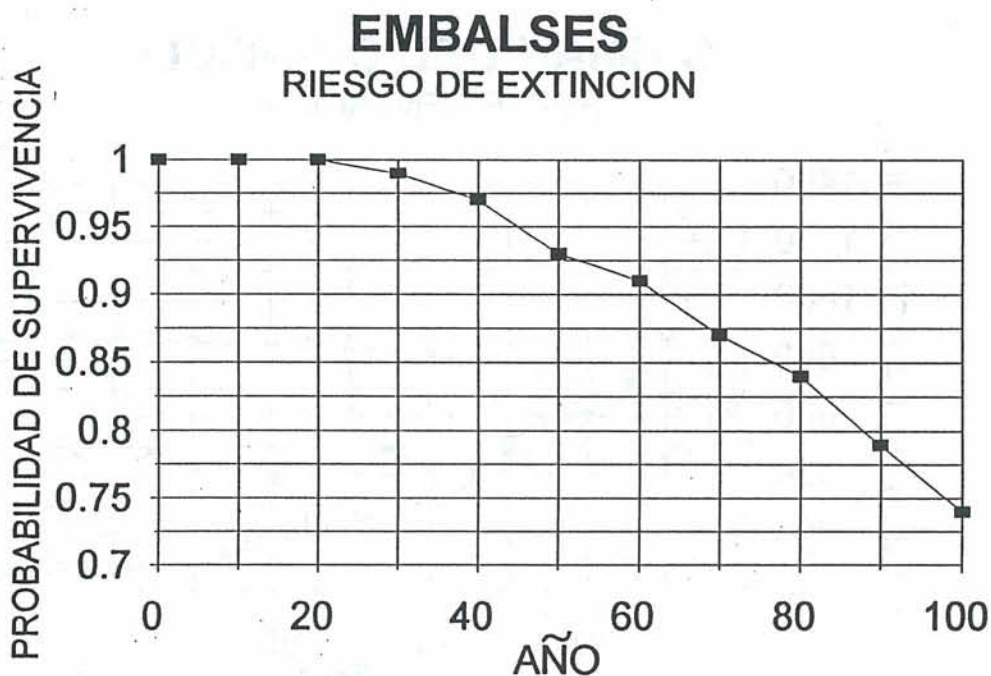


Figura 8. La población de Caimán del Orinoco en un embalse, bajo las condiciones indicadas en la Tabla 8, estaría bajo un alto riesgo de extinción. Las poblaciones sobrevivientes permanecerían con un tamaño pequeño y compuestas principalmente de animales viejos.

CAIMAN DEL ORINOCO PEOR SITUACION

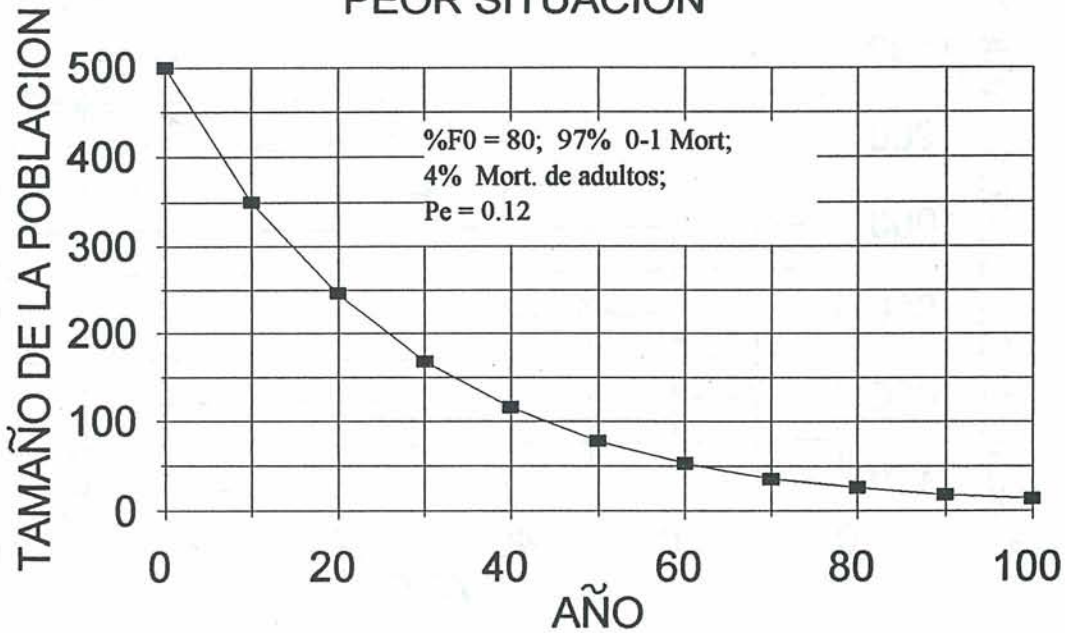


Figura 9. Bajo las peores condiciones la población declina hasta su eventual extinción. La tasa de declinación es de 4% anual. La sobrevivencia de una población bajo esas condiciones requiere de la reducción ya sea de la mortalidad de los individuos de 0-1 año (remoción de nidadas), de la reducción de la mortalidad de los adultos, o una combinación de esas dos estrategias.

CAIMAN DEL ORINOCO SUPLEMENTACION

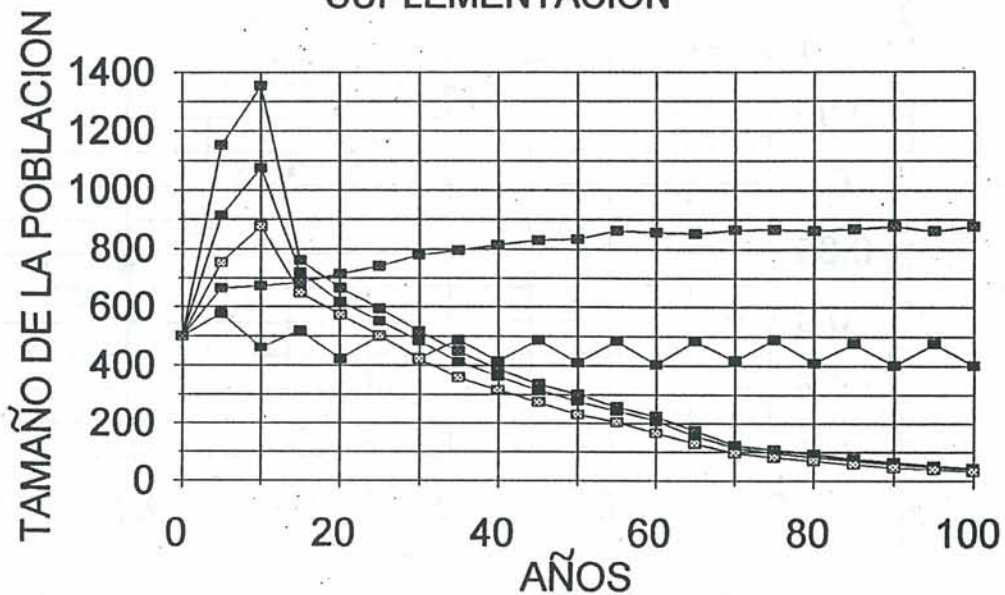


Figura 10. La supervivencia y mantenimiento de una población bajo las peores condiciones requeriría de una suplementación continua. Los factores que provocan la declinación poblacional deben ser cambiados.

Tabla 5. Efectos de la variación de los parámetros reproductivos sobre la dinámica de la población de caimanes del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) del Río Capanaparo, bajo las condiciones base.

Archivo	Variable	Mortalidad por Clase de edades - %					Valores de la población proyectados a 100 años por la simulación				
		0-1	1-2	3-5	6-12	>12	r(estocástica)	N	Desv. est. (DE)	Adultas ♀ % de N	♂/♀ Adultos
Valores de los Parámetros en el Escenario Base											
30	%F0 = 20	90	50	20	6	1	0.072	2327	273	9.7	72/225
Proporción de hembras que no nidificaron											
42	%F0 = 40	90	50	20	6	1	0.059	2264	294	11.9	101/270
43	= 60						0.042	2218	278	15.9	153/353
44	= 80						0.018	1981	463	22.8	259/451
Proporción de Sexos de las crías.											
45	Prop.sexos = 0.25	90	50	20	6	1	0.090	2296	282	11.8	23/271
46	= 0.75						0.044	2286	245	7.5	238/172
Edad de la primera reproducción para hembras.											
61	Edad pri. rep. = 8	90	50	20	6	1	0.104	2269	331	12.4	31/282
62	= 10						0.084	2266	296	11.6	54/264
63	= 14						0.060	2245	304	9.4	110/212
64	= 16						0.051	2215	290	8.9	130/198

Los valores de los parámetros globales y constantes para estas simulaciones fueron: 200 repeticiones, 100 años, una sola población, proporción de sexos de las crías = 0.5, tamaño máximo de la postura de 70 huevos con un promedio de 39 y una DE de 10, edad de la primera reproducción para hembras = 12 años y para machos = 25 años, edad máxima = 60 años. No se considera depresión por consanguinidad, no se considera la reproducción como dependiente de la densidad, 40% de los machos se reproducen, dos catástrofes (crecida del río, $f=2\%$, $R=0.0$, $S=1.0$ y enfermedad, $f=2\%$, $R=1.0$, $S=0.80$), una población inicial de 500, $K= 2.500$, sin cosecha, y sin suplementación.

Tabla 6. Efecto de la variación de los parámetros de mortalidad sobre la dinámica de la población de caimanes del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) del Río Capanaparo, bajo las condiciones base.

Archivo	Variable	Mortalidad Clases de tamaño - %					Valores de la población proyectados a 100 años por la simulación				
		0-1	1-2	3-5	6-12	>12	r(estocástica)	N	Desv. est. (DE)	Adultas ♀ % de N	σ/♀ Adultos
Valores de los Parámetros en el Escenario Base											
30	%FO = 20	90	50	20	6	1	0.072	2327	273	9.7	72/225
Variación de Mortalidad 0 - 1 Años											
53	%FO = 20	92	50	20	6	1	0.062	2249	298	11.9	96/268
54		94					0.050	2237	288	14.1	131/316
55		96					0.035	2288	261	17.0	195/389
56		98					0.011	1527	569	24.5	227/374
Variación de Mortalidad 1 - 2 Años											
57	%FO = 20	90	30	20	6	1	0.087	2345	242	9.1	57/213
58			40				0.080	2342	232	9.5	67/222
59			60				0.061	2179	349	11.2	90/243
60			70				0.048	2030	440	12.4	103/252
Variación de Mortalidad 3 - 5 Años											
65	%FO = 0	90	50	10	6	1	0.088	2319	261	9.5	57/221
66				15			0.079	2284	283	10.2	71/234
67				25			0.064	2282	281	10.2	83/233
68				35			0.055	2234	327	10.1	91/226

Archivo	Variable	Mortalidad Clases de tamaño - %				Valores de la población proyectados a 100 años por la simulación					
		0-1	1-2	3-5	6-12	>12	r(estocástica)	N	Desv. est. (DE)	Adultas % de N	σ/ρ Adultos
Variación de Mortalidad 6 - 12 Años											
69	%Fo = 20	90	50	20	2	1	0.083	2275	265	10.5	66/239
70					4	1	0.077	2262	310	10.0	72/226
71					8	1	0.065	2262	300	10.3	78/232
72					10	1	0.060	2238	293	10.0	80/223
Variación de Mortalidad >12 Años											
73	%Fo = 20	90	50	20	2	0.5	0.073	2236	337	11.0	81/245
74						1.5	0.069	2246	296	10.1	72/227
75						2	0.067	2231	326	10.4	69/233
76						3	0.062	2237	299	9.9	62/221
Catástrofes Adicionales (Pesca y Cacería)											
51	F=4%, R =1.0 S =0.8	90	50	20	2	1	0.062	2149	390	10.6	70/227
52	F=3%, R =0.6 S =0.8						0.064	2223	338	10.4	72/231

Los valores de los parámetros globales y constantes para estas simulaciones fueron: 200 repeticiones, 100 años, una sola población, proporción de sexos de las crías = 0.500, tamaño máximo de la postura de 70 huevos con un promedio de 39 y una des. est. de 10, edad de la primera reproducción para hembras = 12 años y para machos = 25 años, edad máxima = 60 años, no se considera depresión por consanguinidad, no se considera la reproducción como dependiente de la densidad, 40% de los machos se reproducen, dos catástrofes (crecida del río, f=2%, R=0.0, S=1.0 y enfermedad, f=2%, R=1.0, S=0.80), una población inicial de 500, K= 2.500, sin cosecha, y sin suplementación.

Tabla 7. Efectos de la interacción de %F0, de mortalidad de 0-1 años, mortalidad de adultos, edad máxima, y catástrofes, sobre la dinámica de la población de caimanes del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) del río Capanaparo, bajo las condiciones base.

Archivo	Variable	Mortalidad por Clase de edades - %						Valores de la población proyectados a 100 años por la simulación					
		0-1	1-2	3-5	6-12	>12	r(estocástica)	N	Des. est. (DE)	Adultas % de N	σ^2 Adultos		
Valores de los Parámetros del Escenario Base													
30	%F0 = 20	90	50	20	6	1	0.072	2327	273	9.7			72/225
Escenario Con Las Peores Condiciones (Pe=12%, 100 años)													
41	%F0 = 80	97	50	20	6	4	-0.040	14	10				3/5
Variaciones de Población Capanaparo													
33	%F0 = 40	90	50	20	6	1	0.058	2233	349	12.9			110/287
34	= 60	90				1	0.042	2226	309	15.5			153/345
35	= 80	90				1	0.018	1959	435	22.7			252/444
36	= 60	95				1	0.017	1986	441	23.1			267/458
37	= 60	97				1	0.002	696	368	27.9			125/194
38	= 60	95				2	0.012	1542	588	21.9			180/330
39	= 60	95				3	0.006	1014	517	21.4			118/217
40	= 60	95				4	-0.0014	572	343	21.9			62/125
Variación en Edad Máxima de Hembras													
47	Age = 40	90	50	20	6	1	0.069	2262	309	10.4			64/235
48	= 50						0.070	2271	332	10.0			72/228
49	= 70						0.071	2238	295	10.4			78/233
50	= 80						0.072	2218	309	10.7			80/238

Archivo	Variable	Mortalidad por Clase de edades - %					Valores de la población proyectados a 100 años por la simulación				
		0-1	1-2	3-5	6-12	>12	r(estocástica)	N	Des. est. (DE)	Adultas % de N	♂/♀ Adultos
Interacción 1-2 Mortalidad 3-5 @ 0-1 = 95%											
4	%F0 = 20	95	60	20	6	1	0.037	2154	304	16.7	210/359
5			60	20		0.7	0.038	2213	315	15.7	219/348
6			50	20		0.7	0.046	2275	282	14.9	185/340
7			60	20		0.7	0.058	2252	276	16.7	158/376
8			50	20		0.7	0.067	2282	246	14.9	128/341
Variación de Mortalidad Adultos con 0-1 = 95%											
14	%F0 = 20	95	50	20	6	1	0.046	2275	282	14.9	185/340
15						2	0.040	2232	281	14.2	179/318
16						3	0.035	2204	248	13.9	202/307
17						4	0.029	2139	335	13.6	211/290
						5	0.024	1937	453	13.8	206/267

Los valores de los parámetros globales y constantes para estas simulaciones fueron: 200 repeticiones, 100 años, una sola población, proporción de sexos de las crías = 0.500, tamaño máximo de la postura de 70 huevos con un promedio de 39 y una des. est. de 10, edad de la primera reproducción para hembras = 12 años y para machos = 25 años, edad máxima = 60 años, no se considera depresión por consanguinidad, no se considera la reproducción como dependiente de la densidad, 40% de los machos se reproducen, dos catástrofes (crecida del río, f=2%, R=0.0, S=1.0 y enfermedad, f=2%, R=1.0, S=0.80), una población inicial de 500, K= 2.500, sin cosecha, y sin suplementación.

Tabla 8. Escenarios para las poblaciones de Caimanes del Orinoco de Cojedes y Embalse de caimanes del Orinoco (Crocodylus intermedius).

Archivo	Variable	Mortalidad por Clase de edades - %					Valores de la población proyectados a 100 años por la simulación.					
		Parámetro	0-1	1-2	3-5	6-12	>12	r(estocástica)	N	Des. est.	Adultas ♀ % de N	σ/♀ Adultos
Escenario Base Valores de los Parámetros												
30	%F0 = 20	90	50	20	6	1	0.072	2327	273	9.7	72/225	
Población Embalse (N=40, K=250, Postura Promedio=34)(Pe=26%, Te=68 años)												
EM01	%F0 = 20	95	75	30	6	2	-0.018	18	15	22.2	3/4	
Población Cojedes (N=540, K=2000)												
Co01	%F0 = 22	96	50	20	6	4	0.012	1341	414	18.9	114/253	
Población Cojedes - Variación de %F0 para Reflejar la Recolección de Nidos.												
Co02	= 26						0.009	1287	445	19.0	119/245	
Co03	= 30						0.007	1157	503	23.9	107/276	
Co04	= 34						0.005	998	483	20.1	98/201	
Población Cojedes - Efectos de Variación de Mortalidad (0-1 año), para Reflejar la Recolección de Neonatos.												
Co05	%F0 = 22	96.5	50	20	6	4	0.007	1120	501	19.8	105/222	
Co06		97.0					0.0004	680	436	21.2	72/144	
Co07		97.5					-0.006	395	289	23.8	48/94	

Los valores de los parámetros globales y constantes para las simulaciones de Cojedes fueron: 200 repeticiones, 100 años, una sola población, proporción de sexos de las crías = 0.500, tamaño máximo de la postura de 70 huevos con un promedio de 34 y una des. est. de 10, edad de la primera reproducción para hembras = 12 años y para machos = 25 años, edad máxima = 60 años, no se considera depresión por consanguinidad, no se considera la reproducción como dependiente de la densidad, 40% de los machos se reproducen, dos catástrofes (crecida del río, f=2%, R=0.0, S=1.0 y enfermedad, f=2%, R=1.0, S=0.80), una población inicial de 540, K= 2.000, sin cosecha, y sin reintroducción.

peores condiciones.

Archivo Tabla 9. Efectos de suplementación	Mortalidad por Clase de edades - % sobre la dinámica de la población de caimanes					Valores de la población proyectados a 100 años por la simulación.					
	Parámetro	0-1	1-2	3-5	6-12	>12	r(estoc ás-tica)	N	Des. est.	Adultas ♀ % de N	♂/♀ Adultos
Escenario con las peores condiciones (Pe=12%, 100 años)											
41	%FO = 80	97	50	20	6	1	-0.040	14	10	35.7	3/5
Escenario de reintroducción con las peores condiciones											
SU01	150♂/150♀ 1 año edad/año -10 años	97	50	20	6	1	-0.040	44	22	34.1	11/15
SU02	75/75 2 año edad /año - 10 años						-0.039	41	27	34.1	10/14
SU03	50/50 3 año edad/año -10 años						-0.039	34	23	35.3	8/12
SU04	50/50 1 año edad/ año - 100 años						-0.005	879	182	21.5	92/189
SU05	50/50 1 año edad / 1 año sí, 1 año no por 100 años						-0.169	403	105	24.1	48/97

Los valores de los parámetros globales y constantes para estas simulaciones fueron: 200 repeticiones, 100 años, una sola población, proporción de sexos de las crías = 0.500, tamaño máximo de la postura de 70 huevos con un promedio de 39 y una DE de 10, edad de la primera reproducción para hembras = 12 años y para machos = 25 años, edad máxima = 60 años, no se considera depresión por consanguinidad, no se considera la reproducción como dependiente de la densidad, 40% de los machos se reproducen, dos catástrofes (crecida del río, f=2%, R=0.0, S=1.0 y enfermedad, f=2%, R=1.0, S=0.80), una población inicial de 500, K= 2.500, sin cosecha, y sin suplementación.

3.3 Cría en Cautiverio

Participantes: E. Boede, E. Mujica, I. Cañizales, P. A. Blanco, G. Fernández, M.C. Lamas, S. J. Leal, R.L. Alanis, A. de Luca, A. Ochoa, R. Ramírez

3.3.1 Antecedentes

Se ha determinado que la falta de un plan de manejo global de cría en cautiverio de *Crocodylus intermedius*, que establezca las directrices del programa, para que cada centro de cría tenga un basamento de acción. Este plan debe incluir el protocolo de manejo (infraestructura, plan nutricional y sanitario y manejo de individuos).

Se ha determinado la inexistencia del manejo genético y demográfico del pie de cría. Si se considera el proyecto a largo plazo deberá maximizarse y asegurarse la variabilidad genética del mismo. Se propone diseñar una estrategia de manejo genético entre los reproductores.

El valor de conservación de la cría en cautiverio dependerá de los objetivos de la misma, por ejemplo: reintroducción de animales, control genético, entre otros.

3.3.2 Plan Global de Cría en Cautiverio

Objetivo

Producir y levantar animales para su liberación y reintroducción en el medio natural.

Tiempo de Duración

Se considera que el Plan debe incorporar un período de tiempo de dos (2) generaciones, aproximadamente 30 años. Como mínimo hay que conocer la capacidad reproductiva de la F1, para evaluar y decidir si se continua con el programa.

Tipo de Criadero

La estrategia de cría se basa en un sistema mixto que incluye recolección de huevos y animales recién nacidos en el medio natural (ranching) y/o la reproducción de animales en cautiverio (captive breeding).

Infraestructura Necesaria

Se refiere a toda edificación y necesidades básicas requeridas para realizar una actividad de
enero de 1997

cría en cautiverio, tales como:

- Suministro de agua y energía eléctrica
- Tanquillas de cemento (aprox. 12 metros cuadrados) crecimiento y corrales
- Tanquillas de cuarentena
- Sala de preparación de alimento y cava de refrigeración
- Incubadora
- Corrales para los reproductores
- Laguna de oxidación
- Equipos de manejo y captura
- Depósito
- Almacén para medicamentos y drogas

Plan Nutricional

Se refiere a la formulación y elaboración de dietas/raciones para satisfacer las necesidades energéticas y proteicas en las diferentes etapas de desarrollo.

Este plan nutricional se debe basar en los datos obtenidos de estudios de la alimentación en estado silvestre.

Insumos necesarios:

- Pescado de agua dulce y marino (sardinas en Masaguaral)
- Carnes rojas y blancas
- Desecho de matadero y/o granja
- Trampas de luz para insectos
- Suplementos vitamínicos y minerales
- Alimentos concentrados

Frecuencia: se refiere a la periodicidad en el suministro del alimento de acuerdo a la edad.

Cantidad y calidad: se debe calcular de acuerdo al peso y/o biomasa de los ejemplares.

Tiempo de alimentación: se debe tomar en cuenta la hora y/o temperatura óptima de alimentación durante el día.

Competencia intraespecífica por el alimento: debe tomarse en cuenta el número de crías (densidad). En ejemplares adultos "reproductores" la jerarquía o dominancia.

Es necesario que la dieta se elabore de acuerdo a los diferentes grupos de edades, con requerimientos nutricionales diferentes.

enero de 1997

Salud Animal

Consiste en mantener el equilibrio de las condiciones fisiológicas de los especímenes. Esto incluye una rutina de actividades a lo largo del desarrollo del plan de manejo de la especie. tales como:

- Elaboración de la historia clínica y exámen físico de cada ejemplar.
- Exámenes:
 - Diagnostico para conocer el estado de salud de los ejemplares.
 - Coprológicos (determinación de la carga parasitaria con una frecuencia no menor a los 3 meses)
 - Histopatológicos (los exámenes a realizar en muestras tomadas en necropsias)
 - Hematológicos (hematozoarios, química y hematología completa)
 - Microbiológicos
- Plan sanitario: consiste en medidas de prevención, control y erradicación de enfermedades.
- Prevención: en este sentido es la cuarentena
- Control: tratamiento médico-veterinario.
- Erradicación de enfermedades: eliminación de focos infecciosos.
- Control de plagas: entendiendo los elementos como los no deseados dentro de un sistema de producción

Previo a la liberación de los ejemplares, se deber expedir y enviar a la Dirección de Especies Comerciales del Servicio Autónomo de Fauna (PROFAUNA-MARNR) una certificación médico-sanitario. Igualmente se sugiere que PROFAUNA evalúe las condiciones técnicas de cada uno de las instituciones involucradas en el programa, siempre y cuando su personal se capacite previamente para ello.

Manejo de Ejemplares

Es necesario que se tomen en cuenta las técnicas de manipulación ya conocidas y se adopten medidas de seguridad con caimanes adultos o reproductores.

Métodos de identificación y marcaje: es necesario unificar los criterios de identificación.

Hasta ahora los mejores resultados han sido corte en las escamas caudales y marcas metálicas en las membranas interdigitales en las patas posteriores.

Registros que incluye: # ID, morfometría, procedencia, genealogía (F1 y F2), destino.

Elaboración de inventarios semestrales (o para los juveniles inventarios trimestrales).

Monitoreo talla/peso, con una frecuencia según los criterios del programa.

Manejo de Neonatos, Crías y Juveniles en Tanquillas

Métodos de captura y manipulación.

Monitoreo regular de:

- Raciones del alimento
- Infraestructura
- Densidad
- Morfometría
- Mortalidad

Control de plagas: existen diferentes depredadores de los neonatos, crías y juveniles, por lo que se requiere proteger con rejas metálicas, etc. las tanquillas.

Manejo de Reproductores

Es necesario que se tomen en cuenta las técnicas de manipulación y se adopten medidas de seguridad con caimanes adultos o reproductores. Se debe evitar mantener parejas reproductoras genéticamente relacionadas.

Protocolo de captura y manipulación.

Selección fenotípica y genealógica de los reproductores.

Ubicación de parejas reproductoras.

Evaluación reproductiva de las parejas.

Manejo de las Nidadas

Se debe cumplir con las técnicas adecuadas para manipular huevos de caimanes.

- Recolección.
- Incubación.
- Eclosión.

Selección de Ejemplares a Liberar

Los individuos a liberar deben tener condición mínima de talla/peso para su liberación, que se ubica en un intervalo de 70 a 90 cm. que por lo general se alcanza durante el primer año de vida. También debe considerarse lo siguiente:

- Aspectos fenotípicos y genealógicos.
- Aspectos sanitarios.

Transporte

Debe tomarse en cuenta al momento de la recolección o de la liberación de los ejemplares:

- Tipo de vehículo
- Caja de transporte
- Humedad
- Hora del día
- Tiempo de traslado

IMPLEMENTACIÓN DEL PROGRAMA:

- Crear un comité encargado de dirigir y obtener los recursos financieros para el Plan de Acción de Cría en Cautiverio (corto plazo).
- Nombrar el coordinador del mismo (aprox. 3 meses).
- Elaborar y distribuir los manuales existentes sobre manipulación y equipos necesarios para el manejo de los animales.
- Elaborar y distribuir los manuales sobre nutrición de los animales.
- Elaborar y distribuir los manuales sobre manejo médico-sanitario de cocodrilos.

Problema 1

La información existente de los ejemplares potencialmente reproductores que se encuentran identificados para crear el Studbook se haya dispersa.

Plan de Acción

Para la elaboración del Studbook es necesario definirlo como:

“El libro de registros reproductivos de una especie en cautiverio”

Para formar estos registros es necesario recopilar para cada individuo la siguiente información:

- Numero asignado a cada ejemplar, que se conoce como # ID
- Sexo
- Origen y procedencia: en caso de ser silvestre o proveniente de cautiverio
- Progenitores
- Institución donde se encuentra el ejemplar
- Ubicación anterior

Para esto se deberá contar con la cooperación de todas las instituciones que posean ejemplares de la especie y designarse a la persona que lo realice.

Problema 2

No existe la incorporación de los zoológicos al programa de cría en cautiverio.

Plan de Acción

- Incorporar a las diferentes zoológicos y acuarios venezolanos de la conveniencia de su incorporación al Programa.
- Promover la relación interinstitucional en la cooperación y ejecución del programa.
- Promover el intercambio de material genético potencialmente reproductor de zoológicos a zocriaderos y obtener de ellos individuos que no sean aptos para la reproducción y pueden ser utilizados con fines de exhibición.

Problema 3

Los incentivos para la actividad de cría en cautiverio del *Crocodylus intermedius* son escasos.

Plan de Acción

Se sugiere que a corto y mediano plazo los incentivos se concentren en actividades turístico-recreacionales y a largo plazo su uso en el mercado peletero.

Transporte

Debe tomarse en cuenta al momento de la recolección o de la liberación de los ejemplares:

- Tipo de vehículo
- Caja de transporte
- Humedad
- Hora del día
- Tiempo de traslado

IMPLEMENTACIÓN DEL PROGRAMA:

- Crear un comité encargado de dirigir y obtener los recursos financieros para el Plan de Acción de Cría en Cautiverio (corto plazo).
- Nombrar el coordinador del mismo (aprox. 3 meses).
- Elaborar y distribuir los manuales existentes sobre manipulación y equipos necesarios para el manejo de los animales.
- Elaborar y distribuir los manuales sobre nutrición de los animales.
- Elaborar y distribuir los manuales sobre manejo médico-sanitario de cocodrilos.

Problema 1

La información existente de los ejemplares potencialmente reproductores que se encuentran identificados para crear el Studbook se haya dispersa.

Plan de Acción

Para la elaboración del Studbook es necesario definirlo como:

"El libro de registros reproductivos de una especie en cautiverio"

Para formar estos registros es necesario recopilar para cada individuo la siguiente información:

- Numero asignado a cada ejemplar, que se conoce como # ID
- Sexo
- Origen y procedencia: en caso de ser silvestre o proveniente de cautiverio
- Progenitores
- Institución donde se encuentra el ejemplar
- Ubicación anterior

Para esto se deberá contar con la cooperación de todas las instituciones que posean ejemplares de la especie y designarse a la persona que lo realice.

Problema 2

No existe la incorporación de los zoológicos al programa de cría en cautiverio.

Plan de Acción

- o Incorporar a las diferentes zoológicos y acuarios venezolanos de la conveniencia de su incorporación al Programa.
- o Promover la relación interinstitucional en la cooperación y ejecución del programa.
- o Promover el intercambio de material genético potencialmente reproductor de zoológicos a zocriaderos y obtener de ellos individuos que no sean aptos para la reproducción y pueden ser utilizados con fines de exhibición.

Problema 3

Los incentivos para la actividad de cría en cautiverio del *Crocodylus intermedius* son escasos.

Plan de Acción

Se sugiere que a corto y mediano plazo los incentivos se concentren en actividades turístico-recreacionales y a largo plazo su uso en el mercado peletero.

The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions and activities. It emphasizes the need for transparency and accountability in financial reporting.

It is essential to ensure that all data is properly documented and stored in a secure manner. This includes maintaining backup copies of all critical information and implementing robust security protocols to protect against data loss or unauthorized access.

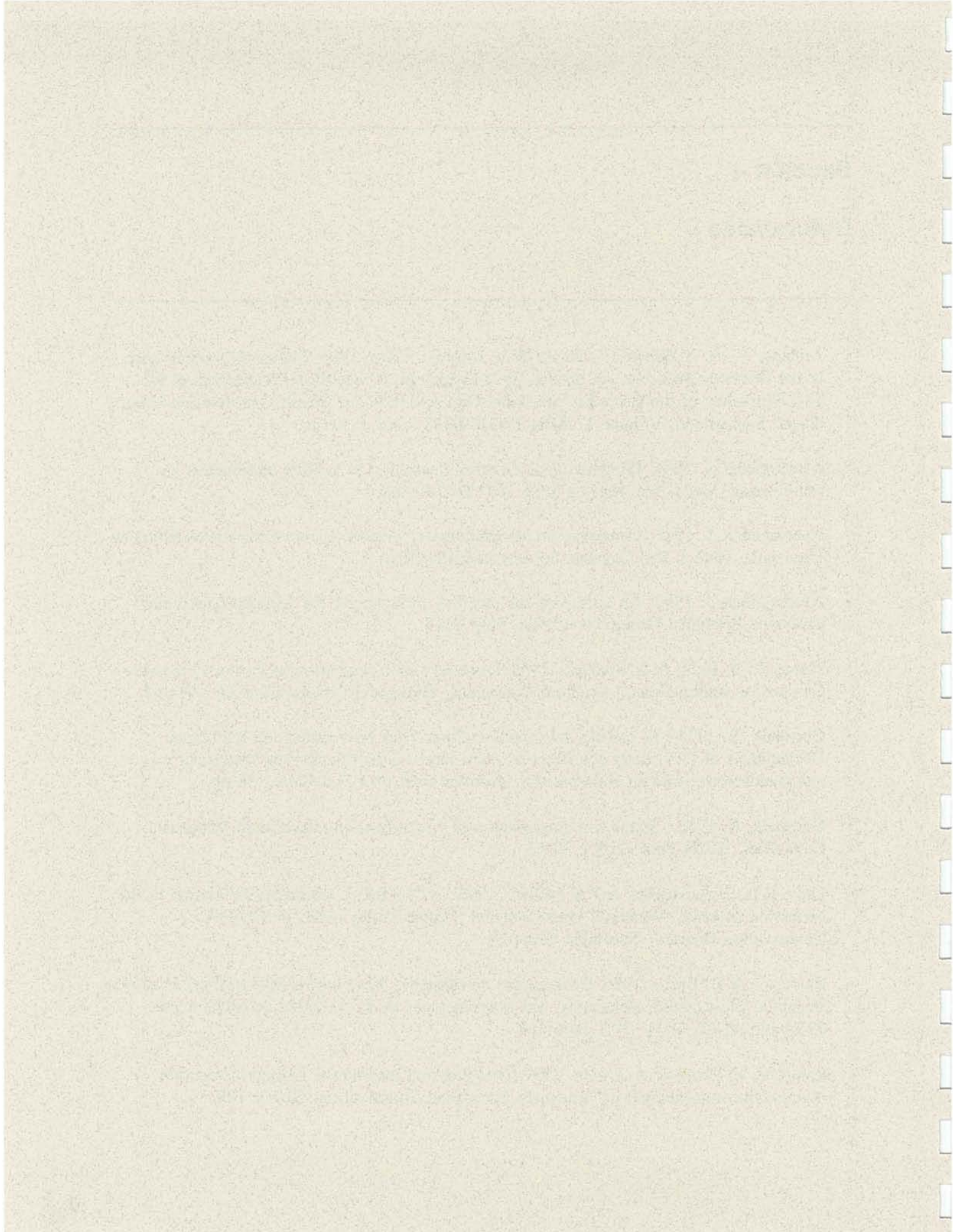
The second part of the document outlines the various methods used to collect and analyze data. It describes the use of surveys, interviews, and focus groups to gather qualitative information, as well as the application of statistical techniques to quantitative data.

Finally, the document concludes by highlighting the importance of continuous monitoring and evaluation. It stresses that data analysis is an ongoing process that requires regular updates and adjustments to ensure that the information remains relevant and useful for decision-making.

Sección 4

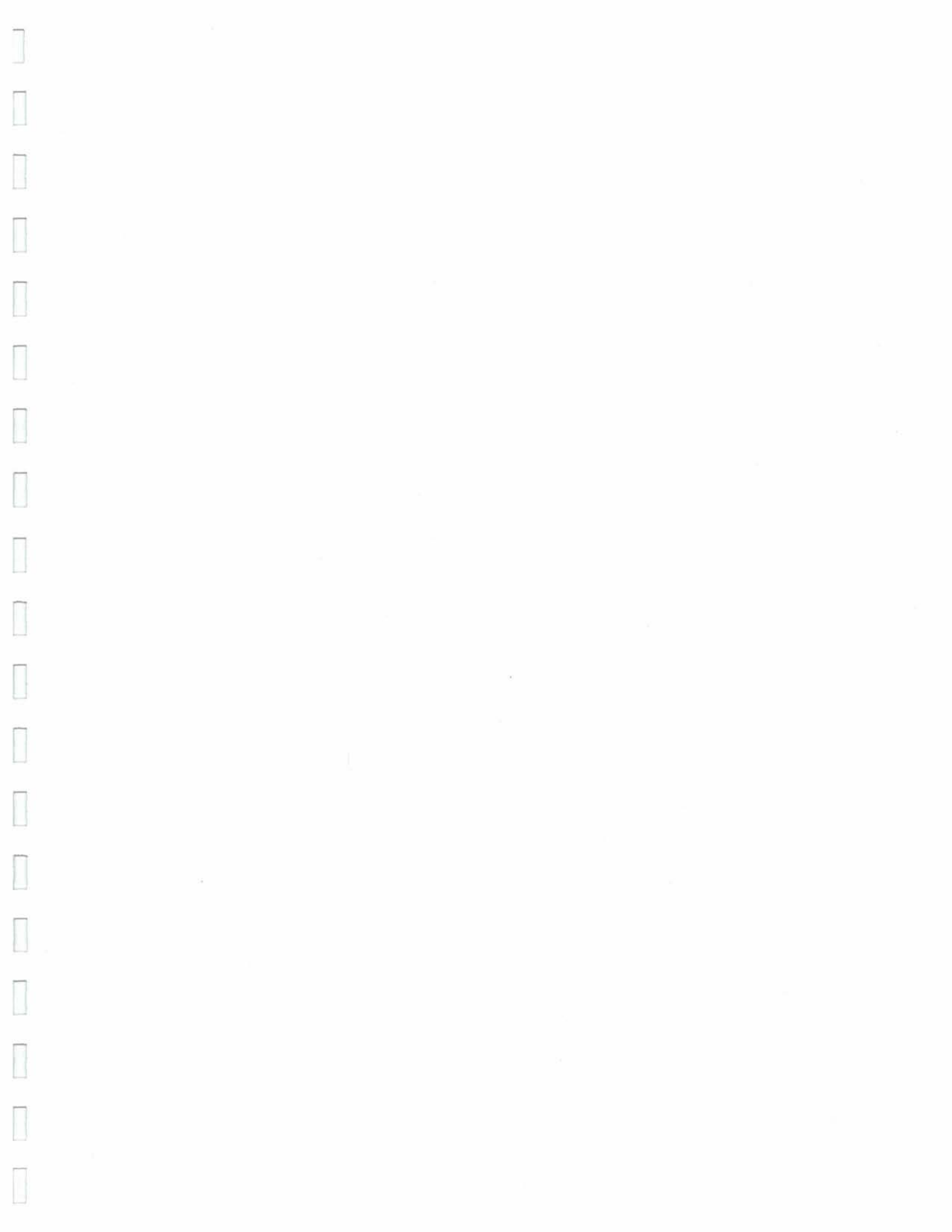
Referencias

- Arteaga, A., A. E. Seijas, C. Chavez & J. Thorbjarnarson. 1994. Status and conservation of the Orinoco Crocodile: An update. pp. 143-150. En: Crocodiles. Proceedings of the 12th Workshop of the Crocodile Specialist Group, IUCN-The World Conservation Union, Gland, Switzerland. Volume 1. ISBN 2-8317-0238-0. xii + 309 p.
- Ayarzagüena, J. 1984. Primeros datos de crecimiento de *Crocodylus intermedius* en semilibertad. Mem. Soc. Nat. La Salle. 44(122):149-150.
- Ayarzagüena, J. 1987. Conservación del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela. Parte I. Río Cojedes. Informe para FUDENA.
- Ayarzagüena, J. 1990. An update on the recovery program for the Orinoco Crocodile. Crocodile Specialist Group. Newsletter. 9(3):16-18.
- Franz, R., S. Reid, & C. Puckett. 1985. Discovery of a population of Orinoco crocodile *Crocodylus intermedius* in Southern Venezuela. Biological Conservation 32: 137-147.
- Godshalk, R. 1978. El caimán del Orinoco, *Crocodylus intermedius*, en los Llanos Occidentales de Venezuela con observaciones sobre su distribución en Venezuela y recomendaciones para su conservación. Informe final para FUDENA. 58 pp.
- Godshalk, R. 1982. Status and conservation of *Crocodylus intermedius* in Venezuela. Crocodiles, IUCN Publ. (N.S.): 39-53.
- Lacy, R.L., K.A. Hughes & P.S. Miller. 1995. VORTEX: a stochastic simulation of the extinction process. Version 7 User's Manual. Apple Valley, MN: IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group.
- Ramo, C. & B. Busto. 1986. Censo aéreo de caimanes (*Crocodylus intermedius*) en el río Tucupido (Portuguesa, Venezuela) con observaciones de su actividad de soleamiento. Crocodiles IUCN Publ. (N.S.):109-119.
- Ramo, C; B. Busto & A. Utrera. 1992. Breeding and rearing the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. Biological Conservation. 60:101-108.



- Seijas, A. E. 1993. Captive breeding and rearing. A conservation tool for the Orinoco Crocodile. Pages 596-598 in J. A. Bissonette and P.R. Krausman (Eds.), Integrating people and wildlife for a sustainable future. Proc. First Int. Wildlife Management Congress. Bethesda, MD: The Wildlife Society.
- Seijas, A. E. 1993. Cría de caimanes del Orinoco en la UNELLEZ, Venezuela. En Zoocria de los Crocodylia. Memorias de la I Reunión del CSG, Grupo de Especialistas en Cocodrilos de la IUCN: IUCN-The World Conservation Union, Gland, Switzerland. IBSN 2-8317-01-47-3.
- Seijas, A. E. 1994a. Ríos Cojedes y Sarare: Localidades claves para la conservación del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*). Informe final Proyecto código UNELLEZ 23191106. 45 pp.
- Seijas, A. E. 1994b. El Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el Embalse de Tucupido. Informe final Proyecto código UNELLEZ 23191107. 20 pp.
- Seijas, A. E. y Chávez, C. 1994. Plan Estratégico: Supervivencia del Caimán del Orinoco en Venezuela. Republica de Venezuela, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables y el Servicio Autonomo de Fauna (PROFAUNA).
- Seijas, A. E. 1994c. Zoocriadero de caimanes de la UNELLEZ (informe 1992-1994). Informe final Proyecto código 23189209. 27 pp.
- Thorbjarnarson, J & T. Blohm. 1986. Captive rearing of Orinoco Crocodiles on Hato Masaguaral, Venezuela. en: Crocodiles, IUCN Publ. (N.S.):120-123.
- Thorbjarnarson, J. & R. Franz. 1987. Reptilia: Crocodylia: Crocodylidae: *Crocodylus intermedius*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles. Society for the study of Amphibians and Reptiles (SSAR).
- Thorbjarnarson, J. & M. F. Rodriguez. 1992. Manual del zoocriadero de Caimán del Orinoco para el personal de Masaguaral, Edo. Guárico. Mimiografiado de FUDENA. 12 pp.
- Thorbjarnarson, J. & G. Hernandez. 1992. Recent investigations into the status of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. Biological Conservation. 62:179-188.
- Thorbjarnarson, J. & G. Hernandez. 1993a. Reproductive ecology of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. I. Nesting ecology and egg and clutch relationships. Journal of Herpetology. 27(4):363-370.

- Thorbjarnarson, J. & G. Hernandez. 1993b. Reproductive ecology of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. II. Reproductive and social behavior. *Journal of Herpetology*. 27(4):371-379.
- Velasco, Alvaro. 1995. Orinoco's crocodile reintroduction in Caño de Agua river, Cojedes state, Venezuela. *NEWSLETTER, Grupo de Especialistas en Cocodrilos*. Vol 14(3):16-17.





Sección 5

Lista de Participantes

Alfredo Arteaga
FUDENA
Apdo. 70376
Caracas 1071-A
Venezuela
Tel 58-2-238-2930/235-9454/238-1761
Fax 58-2-239-6547
email fudena@dino.conicit.ve
93-78060@usb.ve
73050.3233@compuserve.com

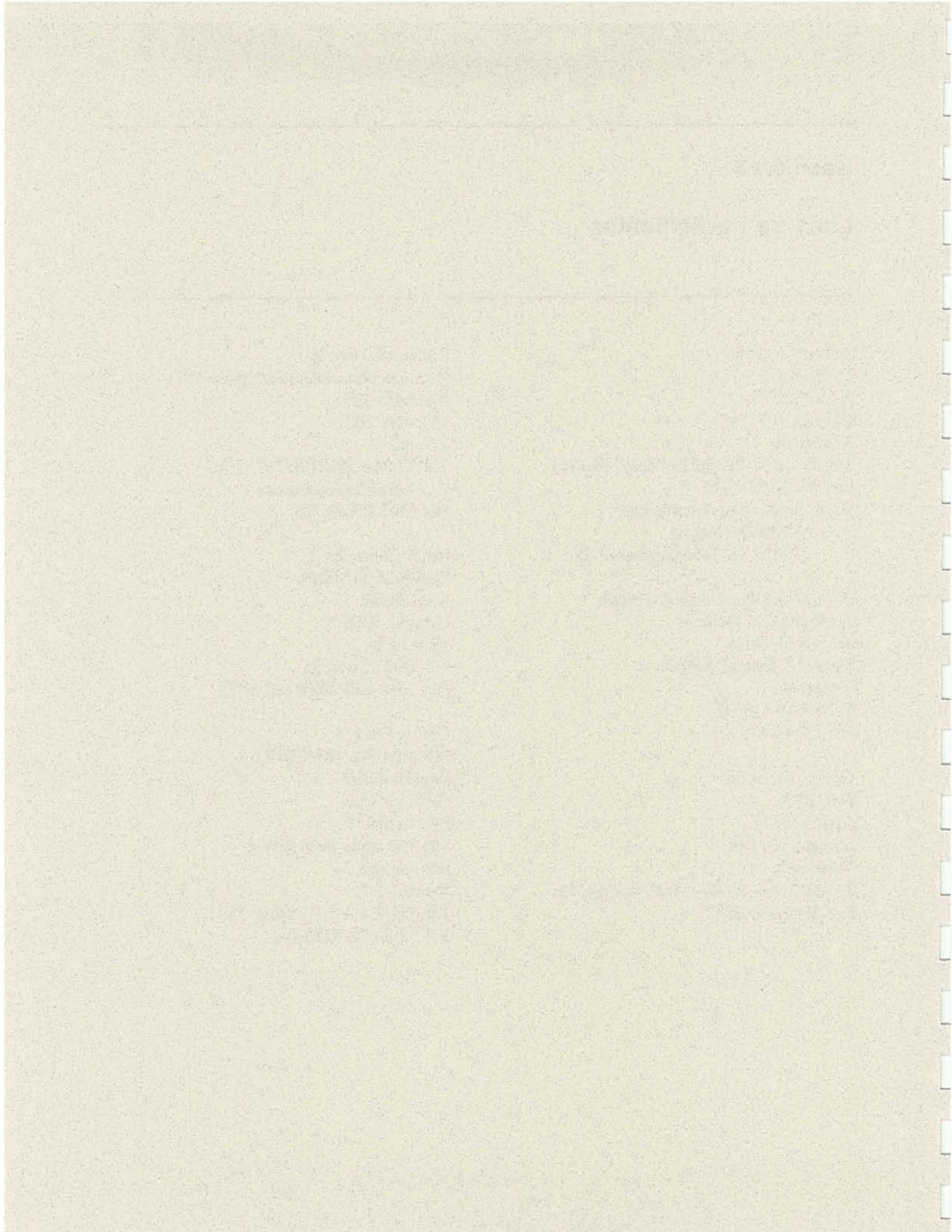
Pilar Alexander Blanco Márquez
Zoológico las Delicias
Av. las Delicias
Maracay, Estado Aragua
Venezuela
Tel 58-43-413933
Fax 58-43-419909

Cecilia de Blohm
FUDENA
Apdo. 70376
Caracas 1071-A
Venezuela
Tel 58-2-238-2930/235-9454/238-1761
Fax 58-2-239-6547

Ernesto O. Boede
(Agropecuaria Puerto Miranda CA)
Apartado 1595
Valencia 2001
Venezuela
Tel 58-041-583919/585277 (of.)
58-041-224503 (per.)
Fax 58-2-793-0572

Israel Cañizales
FUNPZA/MARNR
A.P. 68387
Caracas 1062-A
Venezuela
Tel 58-2-239-2523
Fax 58-2-239-2523/262-3073

Carlos Chávez
PROFAUNA (MARNR)
Región Apure
Calle La Miel
Detrás del M.A.C.
San Fernando de Apure
Edo. Apure
Venezuela
Tel 58-47-21061; 21434; 23837
Tel 58-2-672-4182 (per.)



Gregory Colmine
IZT-UCV
Apdo. 47058
Caracas
Venezuela
email gvillar@dino.conicit.ve

Susie Ellis
IUCN/SSC/CBSG
138 Reservoir Road
Strasburg, VA 22657
USA
Tel/fax 1-540-465-9589
email: 76105.111@compuserve.com

Gibson Fernandez
Zoológico de Maracaibo
Km 11 Carretera Via la Cañada
Maracaibo
Estado Zulia,
Venezuela
Tel 58-61-617804
Fax 58-61-306488/306005

Manuel Gonzales-Fernandez
Museo de Zoología
UNELLEZ
Mesa de Cavacas
Guanare, Estado de Portuguesa
Venezuela
Tel 58-57-68006 al 08 (ext. 310)

Gustavo Hernández
FUDENA
Apdo. 70376
Caracas 1071-A
Venezuela
Tel 58-2-238-2930/235-9454/238-1761
Fax 58-2-239-6547
email: fudena@dino.conicit.ve

Mary Cruz Lamas
FUNPZA/MARNR
Mérida, Mérida
Venezuela
Tel/fax 58-74-715705

Sara Julia Leal
Zoológico Gustavo Rivera
Av. 6 Frente al Comisariato,
Comunidad Cardón
Maraven, Punto Fijo
Falcón
Venezuela
Tel 58-69-404041/484232
Fax 58-69-484222

Rafael López Alanis
Zoológico de Maracaibo
Km 11 Carretera Via la Cañada
Maracaibo
Estado Zulia
Venezuela
Tel 58-61-617804
Fax 58-61-306488/306005

Ana de Luca
Soluciones Laser. C.A.
Av. Libertador, Multicentro
Empresarial del Este
Fac. Libertador, PP, Leal 4
Cacas, Caracas 1060A
Venezuela
Tel 58-2-262050/2621614 (ofc.)
Fax 58-2-2620590

Romary Martinez
Lab. de Biología de Poblaciones
y Evolución
Universidad Simón Bolívar
Caracas,
Venezuela
Tel 58-2-906-3040
Fax 58-2-906-3036
email: 88-19972@usb.ve

Esmeralda Mujica Jorquera
FUNPZA/MARNR
Apartado Postal 68387
Caracas 1062A
Venezuela
Tel 58-0-239-2523/
o 238-3133 ext 2371/2372
Fax 58-2-239-2523/261-3073

María del C. Muñoz
Univ. Simón Bolívar
Departamento Estudios Ambientales
Apdo. 8900
Caracas 1086A
Venezuela
email: 94-78472@usb.ve

Argenis Ochoa V.
Personal: Avenida Intercomunal del Valle
Conjunto Res. San Antonio,
Edf. B piso 10, Apto. 102,
Caracas
Venezuela
Tel 58-16-359841/264-1157 (per.)
58-2-408-1514 (oficina)
Fax 58-2-545-3912

Bernardo Ortiz
UICN-Oficina para la América del Sur
Av. Atahualpa 955 y Republica
Quito
Ecuador
Tel 5932-466622/466623
Fax 5932-466624
email: bernardo@uicn.ecx.ec

Mirna Quero de Peña
PROFAUNA-MARNR
Dirección de Manejo de Especies
Comerciales
Edificio Camejo, Entrada Oeste,
Nivel Mezzanina
CSB Caracas 1010
Venezuela
Tel 58-2-545-4256
Fax 58-2-545-3912
email profauna@conicit.ve

Hugh Quinn
Cleveland Metroparks Zoo
3900 Brookside Park Drive
Cleveland, OH 44109
USA
Tel 1-216-661-6500 ext. 213
Fax 1-216-661-3312
email hquinn@ix.netcom.com

Richard Ramírez
Agro Puerto Miranda
Frente Urb. San Fernando 2000
Guarico
Venezuela
Tel 58-047-29225

Ulysses S. Seal
IUCN/SSC/CBSG
12101 Johnny Cake Ridge Road
Apple Valley, MN 55124
USA
Tel 1-612-431-9325
Fax 1-612-432-2757
email: cbsg@epx.cis.umn.edu

Andres Seijas
UNELLEZ
Mesa de Cavacas
Guanare, Portuguesa
Venezuela
Tel 58-57-517126
(hasta Octubre 1997 la próxima)
366-6 Maguire Village
Gainesville, FL 32611
USA
Tel 1-352-846-5565
email: seijas@ufcc.ufl.edu

Roldan De Sola
PROFAUNA/MARNR
Edificio Camejo, Entrada Oeste
Mezzanina, CSB
Caracas 1010
Venezuela
Tel 58-2-408-1779/1514
Fax 58-2-545-3912
email: profauna@conicit.ve

John Thorbjarnarson
Wildlife Conservation Society
185th St. & Southern Blvd.
New York, NY 10460-10999
Tel 1-718-220-7158
Fax 1-718-364-4275
email: jcaiman@aol.com

Alvaro Velasco
PROFAUNA/MARNR
Edificio Camejo, Entrada Oeste
Mezzanina, CSB
Caracas 1010
Venezuela
Tel 58-2-408-1779/1514
Fax 58-2-545-3912
email: profauna@conicit.ve

Harrie Vredenburg
Environmental Mgmt. &
Sustainable Development Programs
Faculty of Management
University of Calgary
2500 University Drive NW
Calgary, Alberta,
Canada T2N 1N4
Tel 1-403-220-7450
Fax 1-403-282-0095
email: vredenbu@acs.ucalgary.ca

Hernando Zambrano L.
Ministerio del Medio Ambiente
de Colombia
Kra 8A #15-73 Piso 10
Santafe de Bogotá D.C.
Colombia
Tel 57-1-284-7700
Fax 57-1-284-7825

1. The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records. It highlights the need for consistency and the potential consequences of errors.

2. The second part of the document provides a detailed overview of the current state of affairs. It includes a list of key findings and recommendations for improvement.

3. The third part of the document outlines the proposed changes and the timeline for implementation. It also includes a summary of the expected benefits.

4. The fourth part of the document discusses the role of each department in the process. It emphasizes the need for collaboration and communication.

5. The fifth part of the document provides a detailed analysis of the data collected. It includes charts and graphs to illustrate the trends and patterns.

6. The sixth part of the document discusses the challenges faced during the process. It includes a list of potential risks and mitigation strategies.

7. The seventh part of the document provides a final summary and conclusions. It includes a list of key takeaways and a call to action.

Sección 6

Referencia de VORTEX

Wildl. Res., 1993, 20, 45-65

VORTEX: A Computer Simulation Model for Population Viability Analysis

Robert C. Lacy

Department of Conservation Biology, Chicago Zoological Society,
Brookfield, Illinois 60513, U.S.A.

Abstract

Population Viability Analysis (PVA) is the estimation of extinction probabilities by analyses that incorporate identifiable threats to population survival into models of the extinction process. Extrinsic forces, such as habitat loss, over-harvesting, and competition or predation by introduced species, often lead to population decline. Although the traditional methods of wildlife ecology can reveal such deterministic trends, random fluctuations that increase as populations become smaller can lead to extinction even of populations that have, on average, positive population growth when below carrying capacity. Computer simulation modelling provides a tool for exploring the viability of populations subjected to many complex, interacting deterministic and random processes. One such simulation model, VORTEX, has been used extensively by the Captive Breeding Specialist Group (Species Survival Commission, IUCN), by wildlife agencies, and by university classes. The algorithms, structure, assumptions and applications of VORTEX are described in this paper.

VORTEX models population processes as discrete, sequential events, with probabilistic outcomes. VORTEX simulates birth and death processes and the transmission of genes through the generations by generating random numbers to determine whether each animal lives or dies, to determine the number of progeny produced by each female each year, and to determine which of the two alleles at a genetic locus are transmitted from each parent to each offspring. Fecundity is assumed to be independent of age after an animal reaches reproductive age. Mortality rates are specified for each pre-reproductive age-sex class and for reproductive-age animals. Inbreeding depression is modelled as a decrease in viability in inbred animals.

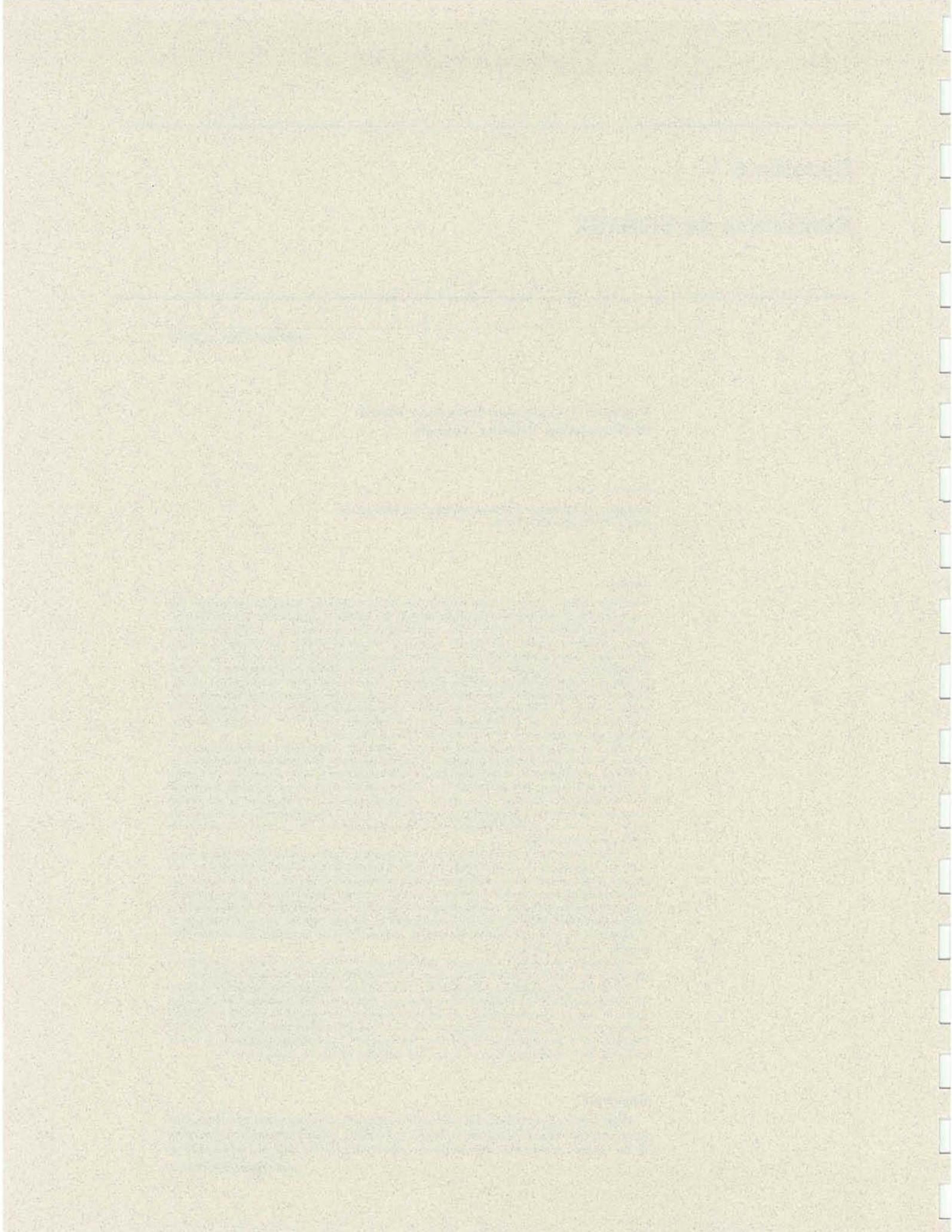
The user has the option of modelling density dependence in reproductive rates. As a simple model of density dependence in survival, a carrying capacity is imposed by a probabilistic truncation of each age class if the population size exceeds the specified carrying capacity. VORTEX can model linear trends in the carrying capacity. VORTEX models environmental variation by sampling birth rates, death rates, and the carrying capacity from binomial or normal distributions. Catastrophes are modelled as sporadic random events that reduce survival and reproduction for one year. VORTEX also allows the user to supplement or harvest the population, and multiple subpopulations can be tracked, with user-specified migration among the units.

VORTEX outputs summary statistics on population growth rates, the probability of population extinction, the time to extinction, and the mean size and genetic variation in extant populations.

VORTEX necessarily makes many assumptions. The model it incorporates is most applicable to species with low fecundity and long lifespans, such as mammals, birds and reptiles. It integrates the interacting effects of many of the deterministic and stochastic processes that have an impact on the viability of small populations, providing opportunity for more complete analysis than is possible by other techniques. PVA by simulation modelling is an important tool for identifying populations at risk of extinction, determining the urgency of action, and evaluating options for management.

Introduction

Many wildlife populations that were once widespread, numerous, and occupying contiguous habitat, have been reduced to one or more small, isolated populations. The causes of the original decline are often obvious, deterministic forces, such as over-harvesting,



habitat destruction, and competition or predation from invasive introduced species. Even if the original causes of decline are removed, a small isolated population is vulnerable to additional forces, intrinsic to the dynamics of small populations, which may drive the population to extinction (Shaffer 1981; Soulé 1987; Clark and Seebeck 1990). Of particular impact on small populations are stochastic processes. With the exception of aging, virtually all events in the life of an organism are stochastic. Mating, reproduction, gene transmission between generations, migration, disease and predation can be described by probability distributions, with individual occurrences being sampled from these distributions. Small samples display high variance around the mean, so the fates of small wildlife populations are often determined more by random chance than by the mean birth and death rates that reflect adaptations to their environment.

Although many processes affecting small populations are intrinsically indeterminate, the average long-term fate of a population and the variance around the expectation can be studied with computer simulation models. The use of simulation modelling, often in conjunction with other techniques, to explore the dynamics of small populations has been termed Population Viability Analysis (PVA). PVA has been increasingly used to help guide management of threatened species. The Resource Assessment Commission of Australia (1991) recently recommended that 'estimates of the size of viable populations and the risks of extinction under multiple-use forestry practices be an essential part of conservation planning'. Lindenmayer *et al.* (1993) describe the use of computer modelling for PVA, and discuss the strengths and weaknesses of the approach as a tool for wildlife management.

In this paper, I present the PVA program VORTEX and describe its structure, assumptions and capabilities. VORTEX is perhaps the most widely used PVA simulation program, and there are numerous examples of its application in Australia, the United States of America and elsewhere.

The Dynamics of Small Populations

The stochastic processes that have an impact on populations have been usefully categorised into demographic stochasticity, environmental variation, catastrophic events and genetic drift (Shaffer 1981). Demographic stochasticity is the random fluctuation in the observed birth rate, death rate and sex ratio of a population even if the probabilities of birth and death remain constant. On the assumption that births and deaths and sex determination are stochastic sampling processes, the annual variations in numbers that are born, die, and are of each sex can be specified from statistical theory and would follow binomial distributions. Such demographic stochasticity will be important to population viability only in populations that are smaller than a few tens of animals (Goodman 1987), in which cases the annual frequencies of birth and death events and the sex ratios can deviate far from the means. The distribution of annual adult survival rates observed in the remnant population of whooping cranes (*Grus americana*) (Mirande *et al.* 1993) is shown in Fig. 1. The innermost curve approximates the binomial distribution that describes the demographic stochasticity expected when the probability of survival is 92.7% (mean of 45 non-outlier years).

Environmental variation is the fluctuation in the probabilities of birth and death that results from fluctuations in the environment. Weather, the prevalence of enzootic disease, the abundances of prey and predators, and the availability of nest sites or other required microhabitats can all vary, randomly or cyclically, over time. The second narrowest curve on Fig. 1 shows a normal distribution that statistically fits the observed frequency histogram of crane survival in non-outlier years. The difference between this curve and the narrower distribution describing demographic variation must be accounted for by environmental variation in the probability of adult survival.

Catastrophic variation is the extreme of environmental variation, but for both methodological and conceptual reasons rare catastrophic events are analysed separately from the more typical annual or seasonal fluctuations. Catastrophes such as epidemic disease,

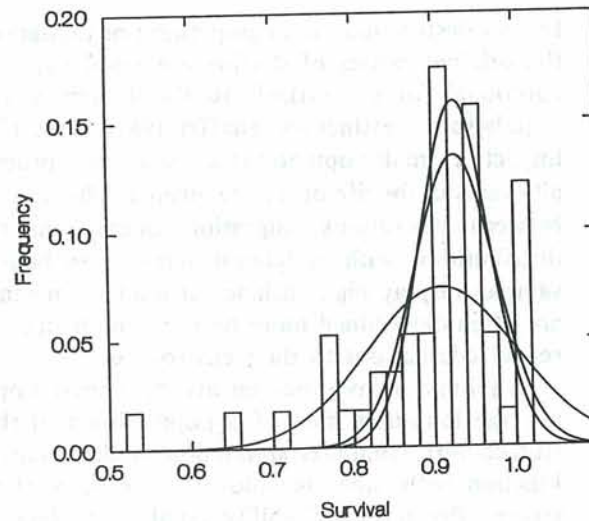


Fig. 1. Frequency histogram of the proportion of whooping cranes surviving each year, 1938–90. The broadest curve is the normal distribution that most closely fits the overall histogram. Statistically, this curve fits the data poorly. The second highest and second broadest curve is the normal distribution that most closely fits the histogram, excluding the five leftmost bars (7 outlier ‘catastrophe’ years). The narrowest and tallest curve is the normal approximation to the binomial distribution expected from demographic stochasticity. The difference between the tallest and second tallest curves is the variation in annual survival due to environmental variation.

hurricanes, large-scale fires, and floods are outliers in the distribution of environmental variation (e.g. five leftmost bars on Fig. 1). As a result, they have quantitatively and sometimes qualitatively different impacts on wildlife populations. (A forest fire is not just a very hot day.) Such events often precipitate the final decline to extinction (Simberloff 1986, 1988). For example, one of two populations of whooping crane was decimated by a hurricane in 1940 and soon after went extinct (Doughty 1989). The only remaining population of the black-footed ferret (*Mustela nigripes*) was being eliminated by an outbreak of distemper when the last 18 ferrets were captured (Clark 1989).

Genetic drift is the cumulative and non-adaptive fluctuation in allele frequencies resulting from the random sampling of genes in each generation. This can impede the recovery or accelerate the decline of wildlife populations for several reasons (Lacy 1993). Inbreeding, not strictly a component of genetic drift but correlated with it in small populations, has been documented to cause loss of fitness in a wide variety of species, including virtually all sexually reproducing animals in which the effects of inbreeding have been carefully studied (Wright 1977; Falconer 1981; O’Brien and Evermann 1988; Ralls *et al.* 1988; Lacy *et al.* 1993). Even if the immediate loss of fitness of inbred individuals is not large, the loss of genetic variation that results from genetic drift may reduce the ability of a population to adapt to future changes in the environment (Fisher 1958; Robertson 1960; Selander 1983).

Thus, the effects of genetic drift and consequent loss of genetic variation in individuals and populations have a negative impact on demographic rates and increase susceptibility to environmental perturbations and catastrophes. Reduced population growth and greater fluctuations in numbers in turn accelerate genetic drift (Crow and Kimura 1970). These synergistic destabilising effects of stochastic process on small populations of wildlife have been described as an ‘extinction vortex’ (Gilpin and Soulé 1986). The size below which a population is likely to be drawn into an extinction vortex can be considered a ‘minimum

viable population' (MVP) (Seal and Lacy 1989), although Shaffer (1981) first defined a MVP more stringently as a population that has a 99% probability of persistence for 1000 years. The estimation of MVPs or, more generally, the investigation of the probability of extinction constitutes PVA (Gilpin and Soulé 1986; Gilpin 1989; Shaffer 1990).

Methods for Analysing Population Viability

An understanding of the multiple, interacting forces that contribute to extinction vortices is a prerequisite for the study of extinction-recolonisation dynamics in natural populations inhabiting patchy environments (Gilpin 1987), the management of small populations (Clark and Seebeck 1990), and the conservation of threatened wildlife (Shaffer 1981, 1990; Soulé 1987; Mace and Lande 1991). Because demographic and genetic processes in small populations are inherently unpredictable, the expected fates of wildlife populations can be described in terms of probability distributions of population size, time to extinction, and genetic variation. These distributions can be obtained in any of three ways: from analytical models, from empirical observation of the fates of populations of varying size, or from simulation models.

As the processes determining the dynamics of populations are multiple and complex, there are few analytical formulae for describing the probability distributions (e.g. Goodman 1987; Lande 1988; Burgmann and Gerard 1990). These models have incorporated only few of the threatening processes. No analytical model exists, for example, to describe the combined effect of demographic stochasticity and loss of genetic variation on the probability of population persistence.

A few studies of wildlife populations have provided empirical data on the relationship between population size and probability of extinction (e.g. Belovsky 1987; Berger 1990; Thomas 1990), but presently only order-of-magnitude estimates can be provided for MVPs of vertebrates (Shaffer 1987). Threatened species are, by their rarity, unavailable and inappropriate for the experimental manipulation of population sizes and long-term monitoring of undisturbed fates that would be necessary for precise empirical measurement of MVPs. Retrospective analyses will be possible in some cases, but the function relating extinction probability to population size will differ among species, localities and times (Lindenmayer *et al.* 1993).

Modelling the Dynamics of Small Populations

Because of the lack of adequate empirical data or theoretical and analytical models to allow prediction of the dynamics of populations of threatened species, various biologists have turned to Monte Carlo computer simulation techniques for PVA. By randomly sampling from defined probability distributions, computer programs can simulate the multiple, interacting events that occur during the lives of organisms and that cumulatively determine the fates of populations. The focus is on detailed and explicit modelling of the forces impinging on a given population, place, and time of interest, rather than on delineation of rules (which may not exist) that apply generally to most wildlife populations. Computer programs available to PVA include SPGPC (Grier 1980a, 1980b), GAPPs (Harris *et al.* 1986), RAMAS (Ferson and Akçakaya 1989; Akçakaya and Ferson 1990; Ferson 1990), FORPOP (Possingham *et al.* 1991), ALEX (Possingham *et al.* 1992), and SIMPOP (Lacy *et al.* 1989; Lacy and Clark 1990) and its descendant VORTEX.

SIMPOP was developed in 1989 by converting the algorithms of the program SPGPC (written by James W. Grier of North Dakota State University) from BASIC to the C programming language. SIMPOP was used first in a PVA workshop organised by the Species Survival Commission's Captive Breeding Specialist Group (IUCN), the United States Fish and Wildlife Service, and the Puerto Rico Department of Natural Resources to assist in planning and assessing recovery efforts for the Puerto Rican crested toad (*Peltophryne lemur*). SIMPOP was subsequently used in PVA modelling of other species threatened

with extinction, undergoing modification with each application to allow incorporation of additional threatening processes. The simulation program was renamed VORTEX (in reference to the extinction vortex) when the capability of modelling genetic processes was implemented in 1989. In 1990, a version allowing modelling of multiple populations was briefly named VORTICES. The only version still supported, with all capabilities of each previous version, is VORTEX Version 5.1.

VORTEX has been used in PVA to help guide conservation and management of many species, including the Puerto Rican parrot (*Amazona vittata*) (Lacy *et al.* 1989), the Javan rhinoceros (*Rhinoceros sondaicus*) (Seal and Foose 1989), the Florida panther (*Felis concolor coryi*) (Seal and Lacy 1989), the eastern barred bandicoot (*Perameles gunnii*) (Lacy and Clark 1990; Maguire *et al.* 1990), the lion tamarins (*Leontopithecus rosalia* ssp.) (Seal *et al.* 1990), the brush-tailed rock-wallaby (*Petrogale penicillata penicillata*) (Hill 1991), the mountain pygmy-possum (*Burramys parvus*), Leadbeater's possum (*Gymnobelideus leadbeateri*), the long-footed potoroo (*Potorous longipes*), the orange-bellied parrot (*Neophema chrysogaster*) and the helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) (Clark *et al.* 1991), the whooping crane (*Grus americana*) (Mirande *et al.* 1993), the Tana River crested mangabey (*Cercocebus galeritus galeritus*) and the Tana River red colobus (*Colobus badius rufomitatus*) (Seal *et al.* 1991), and the black rhinoceros (*Diceros bicornis*) (Foose *et al.* 1992). In some of these PVAs, modelling with VORTEX has made clear the insufficiency of past management plans to secure the future of the species, and alternative strategies were proposed, assessed and implemented. For example, the multiple threats to the Florida panther in its existing habitat were recognised as probably insurmountable, and a captive breeding effort has been initiated for the purpose of securing the gene pool and providing animals for release in areas of former habitat. PVA modelling with VORTEX has often identified a single threat to which a species is particularly vulnerable. The small but growing population of Puerto Rican parrots was assessed to be secure, except for the risk of population decimation by hurricane. Recommendations were made to make available secure shelter for captive parrots and to move some of the birds to a site distant from the wild flock, in order to minimise the damage that could occur in a catastrophic storm. These recommended actions were only partly implemented when, in late 1989, a hurricane killed many of the wild parrots. The remaining population of about 350 Tana River red colobus were determined by PVA to be so fragmented that demographic and genetic processes within the 10 subpopulations destabilised population dynamics. Creation of habitat corridors may be necessary to prevent extinction of the taxon. In some cases, PVA modelling has been reassuring to managers: analysis of black rhinos in Kenya indicated that many of the populations within sanctuaries were recovering steadily. Some could soon be used to provide animals for re-establishment or supplementation of populations previously eliminated by poaching. For some species, available data were insufficient to allow definitive PVA with VORTEX. In such cases, the attempt at PVA modelling has made apparent the need for more data on population trends and processes, thereby helping to justify and guide research efforts.

Description of VORTEX

Overview

The VORTEX computer simulation model is a Monte Carlo simulation of the effects of deterministic forces, as well as demographic, environmental and genetic stochastic events, on wildlife populations. VORTEX models population dynamics as discrete, sequential events that occur according to probabilities that are random variables, following user-specified distributions. The input parameters used by VORTEX are summarised in the first part of the sample output given in the Appendix.

VORTEX simulates a population by stepping through a series of events that describe an annual cycle of a typical sexually reproducing, diploid organism: mate selection,

reproduction, mortality, increment of age by one year, migration among populations, removals, supplementation, and then truncation (if necessary) to the carrying capacity. The program was designed to model long-lived species with low fecundity, such as mammals, birds and reptiles. Although it could and has been used in modelling highly fecund vertebrates and invertebrates, it is awkward to use in such cases as it requires complete specification of the percentage of females producing each possible clutch size. Moreover, computer memory limitations often hamper such analyses. Although VORTEX iterates life events on an annual cycle, a user could model 'years' that are other than 12 months' duration. The simulation of the population is itself iterated to reveal the distribution of fates that the population might experience.

Demographic Stochasticity

VORTEX models demographic stochasticity by determining the occurrence of probabilistic events such as reproduction, litter size, sex determination and death with a pseudo-random number generator. The probabilities of mortality and reproduction are sex-specific and pre-determined for each age class up to the age of breeding. It is assumed that reproduction and survival probabilities remain constant from the age of first breeding until a specified upper limit to age is reached. Sex ratio at birth is modelled with a user-specified constant probability of an offspring being male. For each life event, if the random value sampled from the uniform 0-1 distribution falls below the probability for that year, the event is deemed to have occurred, thereby simulating a binomial process.

The source code used to generate random numbers uniformly distributed between 0 and 1 was obtained from Maier (1991), according to the algorithm of Kirkpatrick and Stoll (1981). Random deviates from binomial distributions, with mean p and standard deviation s , are obtained by first determining the integral number of binomial trials, N , that would produce the value of s closest to the specified value, according to

$$N = p(1-p)/s^2.$$

N binomial trials are then simulated by sampling from the uniform 0-1 distribution to obtain the desired result, the frequency or proportion of successes. If the value of N determined for a desired binomial distribution is larger than 25, a normal approximation is used in place of the binomial distribution. This normal approximation must be truncated at 0 and at 1 to allow use in defining probabilities, although, with such large values of N , s is small relative to p and the truncation would be invoked only rarely. To avoid introducing bias with this truncation, the normal approximation to the binomial (when used) is truncated symmetrically around the mean. The algorithm for generating random numbers from a unit normal distribution follows Latour (1986).

VORTEX can model monogamous or polygamous mating systems. In a monogamous system, a relative scarcity of breeding males may limit reproduction by females. In polygamous or monogamous models, the user can specify the proportion of the adult males in the breeding pool. Males are randomly reassigned to the breeding pool each year of the simulation, and all males in the breeding pool have an equal chance of siring offspring.

The 'carrying capacity', or the upper limit for population size within a habitat, must be specified by the user. VORTEX imposes the carrying capacity via a probabilistic truncation whenever the population exceeds the carrying capacity. Each animal in the population has an equal probability of being removed by this truncation.

Environmental Variation

VORTEX can model annual fluctuations in birth and death rates and in carrying capacity as might result from environmental variation. To model environmental variation, each

demographic parameter is assigned a distribution with a mean and standard deviation that is specified by the user. Annual fluctuations in probabilities of reproduction and mortality are modelled as binomial distributions. Environmental variation in carrying capacity is modelled as a normal distribution. The variance across years in the frequencies of births and deaths resulting from the simulation model (and in real populations) will have two components: the demographic variation resulting from a binomial sampling around the mean for each year, and additional fluctuations due to environmental variation and catastrophes (see Fig. 1 and section on The Dynamics of Small Populations, above).

Data on annual variations in birth and death rates are important in determining the probability of extinction, as they influence population stability (Goodman 1987). Unfortunately, such field information is rarely available (but see Fig. 1). Sensitivity testing, the examination of a range of values when the precise value of a parameter is unknown, can help to identify whether the unknown parameter is important in the dynamics of a population.

Catastrophes

Catastrophes are modelled in VORTEX as random events that occur with specified probabilities. Any number of types of catastrophes can be modelled. A catastrophe will occur if a randomly generated number between zero and one is less than the probability of occurrence. Following a catastrophic event, the chances of survival and successful breeding for that simulated year are multiplied by severity factors. For example, forest fires might occur once in 50 years, on average, killing 25% of animals, and reducing breeding by survivors by 50% for the year. Such a catastrophe would be modelled as a random event with 0.02 probability of occurrence each year, and severity factors of 0.75 for survival and 0.50 for reproduction.

Genetic Processes

Genetic drift is modelled in VORTEX by simulation of the transmission of alleles at a hypothetical locus. At the beginning of the simulation, each animal is assigned two unique alleles. Each offspring is randomly assigned one of the alleles from each parent. Inbreeding depression is modelled as a loss of viability during the first year of inbred animals. The impacts of inbreeding are determined by using one of two models available within VORTEX: a Recessive Lethals model or a Heterosis model.

In the Recessive Lethals model, each founder starts with one unique recessive lethal allele and a unique, dominant non-lethal allele. This model approximates the effect of inbreeding if each individual in the starting population had one recessive lethal allele in its genome. The fact that the simulation program assumes that all the lethal alleles are at the same locus has a very minor impact on the probability that an individual will die because of homozygosity for one of the lethal alleles. In the model, homozygosity for different lethal alleles are mutually exclusive events, whereas in a multilocus model an individual could be homozygous for several lethal alleles simultaneously. By virtue of the death of individuals that are homozygous for lethal alleles, such alleles would be removed slowly by natural selection during the generations of a simulation. This reduces the genetic variation present in the population relative to the case with no inbreeding depression, but also diminishes the subsequent probability that inbred individuals will be homozygous for a lethal allele. This model gives an optimistic reflection of the impacts of inbreeding on many species, as the median number of lethal equivalents per diploid genome observed for mammalian populations is about three (Ralls *et al.* 1988).

The expression of fully recessive deleterious alleles in inbred organisms is not the only genetic mechanism that has been proposed as a cause of inbreeding depression. Some or

most of the effects of inbreeding may be a consequence of superior fitness of heterozygotes (heterozygote advantage or 'heterosis'). In the Heterosis model, all homozygotes have reduced fitness compared with heterozygotes. Juvenile survival is modelled according to the logarithmic model developed by Morton *et al.* (1956):

$$\ln S = A - BF$$

in which S is survival, F is the inbreeding coefficient, A is the logarithm of survival in the absence of inbreeding, and B is a measure of the rate at which survival decreases with inbreeding. B is termed the number of 'lethal equivalents' per haploid genome. The number of lethal equivalents per diploid genome, $2B$, estimates the number of lethal alleles per individual in the population if all deleterious effects of inbreeding were due to recessive lethal alleles. A population in which inbreeding depression is one lethal equivalent per diploid genome may have one recessive lethal allele per individual (as in the Recessive Lethals model, above), it may have two recessive alleles per individual, each of which confer a 50% decrease in survival, or it may have some other combination of recessive deleterious alleles that equate in effect with one lethal allele per individual. Unlike the situation with fully recessive deleterious alleles, natural selection does not remove deleterious alleles at heterotic loci because all alleles are deleterious when homozygous and beneficial when present in heterozygous combination with other alleles. Thus, under the Heterosis model, the impact of inbreeding on survival does not diminish during repeated generations of inbreeding.

Unfortunately, for relatively few species are data available to allow estimation of the effects of inbreeding, and the magnitude of these effects varies considerably among species (Falconer 1981; Ralls *et al.* 1988; Lacy *et al.* 1993). Moreover, whether a Recessive Lethals model or a Heterosis model better describes the underlying mechanism of inbreeding depression and therefore the response to repeated generations of inbreeding is not well-known (Brewer *et al.* 1990), and could be determined empirically only from breeding studies that span many generations. Even without detailed pedigree data from which to estimate the number of lethal equivalents in a population and the underlying nature of the genetic load (recessive alleles or heterosis), applications of PVA must make assumptions about the effects of inbreeding on the population being studied. In some cases, it might be considered appropriate to assume that an inadequately studied species would respond to inbreeding in accord with the median (3.14 lethal equivalents per diploid) reported in the survey by Ralls *et al.* (1988). In other cases, there might be reason to make more optimistic assumptions (perhaps the lower quartile, 0.90 lethal equivalents), or more pessimistic assumptions (perhaps the upper quartile, 5.62 lethal equivalents).

Deterministic Processes

VORTEX can incorporate several deterministic processes. Reproduction can be specified to be density-dependent. The function relating the proportion of adult females breeding each year to the total population size is modelled as a fourth-order polynomial, which can provide a close fit to most plausible density-dependence curves. Thus, either positive population responses to low-density or negative responses (e.g. Allee effects), or more complex relationships, can be modelled.

Populations can be supplemented or harvested for any number of years in each simulation. Harvest may be culling or removal of animals for translocation to another (unmodelled) population. The numbers of additions and removals are specified according to the age and sex of animals. Trends in the carrying capacity can also be modelled in VORTEX, specified as an annual percentage change. These changes are modelled as linear, rather than geometric, increases or decreases.

Migration among Populations

VORTEX can model up to 20 populations, with possibly distinct population parameters. Each pairwise migration rate is specified as the probability of an individual moving from one population to another. This probability is independent of the age and sex. Because of between-population migration and managed supplementation, populations can be recolonised. VORTEX tracks the dynamics of local extinctions and recolonisations through the simulation.

Output

VORTEX outputs (1) probability of extinction at specified intervals (e.g., every 10 years during a 100-year simulation), (2) median time to extinction if the population went extinct in at least 50% of the simulations, (3) mean time to extinction of those simulated populations that became extinct, and (4) mean size of, and genetic variation within, extant populations (see Appendix and Lindenmayer *et al.* 1993).

Standard deviations across simulations and standard errors of the mean are reported for population size and the measures of genetic variation. Under the assumption that extinction of independently replicated populations is a binomial process, the standard error of the probability of extinction (SE) is reported by VORTEX as

$$SE(p) = \sqrt{[p \times (1 - p) / n]},$$

in which the frequency of extinction was p over n simulated populations. Demographic and genetic statistics are calculated and reported for each subpopulation and for the metapopulation.

Availability of the VORTEX Simulation Program

VORTEX Version 5.1 is written in the C programming language and compiled with the Lattice 80286C Development System (Lattice Inc.) for use on microcomputers using the MS-DOS (Microsoft Corp.) operating system. Copies of the compiled program and a manual for its use are available for nominal distribution costs from the Captive Breeding Specialist Group (Species Survival Commission, IUCN), 12101 Johnny Cake Ridge Road, Apple Valley, Minnesota 55124, U.S.A. The program has been tested by many workers, but cannot be guaranteed to be error-free. Each user retains responsibility for ensuring that the program does what is intended for each analysis.

Sequence of Program Flow

- (1) The seed for the random number generator is initialised with the number of seconds elapsed since the beginning of the 20th century.
- (2) The user is prompted for input and output devices, population parameters, duration of simulation, and number of iterations.
- (3) The maximum allowable population size (necessary for preventing memory overflow) is calculated as

$$N_{max} = (K + 3s) \times (1 + L)$$

in which K is the maximum carrying capacity (carrying capacity can be specified to change linearly for a number of years in a simulation, so the maximum carrying capacity can be greater than the initial carrying capacity), s is the annual environmental variation in the carrying capacity expressed as a standard deviation, and L is the specified maximum litter size. It is theoretically possible, but very unlikely, that a simulated population will exceed the calculated N_{max} . If this occurs then the program will give an error message and abort.

(4) Memory is allocated for data arrays. If insufficient memory is available for data arrays then N_{max} is adjusted downward to the size that can be accommodated within the available memory and a warning message is given. In this case it is possible that the analysis may have to be terminated because the simulated population exceeds N_{max} . Because N_{max} is often several-fold greater than the likely maximum population size in a simulation, a warning it has been adjusted downward because of limiting memory often will not hamper the analyses. Except for limitations imposed by the size of the computer memory (VORTEX can use extended memory, if available), the only limit to the size of the analysis is that no more than 20 populations exchanging migrants can be simulated.

(5) The expected mean growth rate of the population is calculated from mean birth and death rates that have been entered. Algorithms follow cohort life-table analyses (Ricklefs 1979). Generation time and the expected stable age distribution are also estimated. Life-table estimations assume no limitation by carrying capacity, no limitation of mates, and no loss of fitness due to inbreeding depression, and the estimated intrinsic growth rate assumes that the population is at the stable age distribution. The effects of catastrophes are incorporated into the life-table analysis by using birth and death rates that are weighted averages of the values in years with and without catastrophes, weighted by the probability of a catastrophe occurring or not occurring.

(6) Iterative simulation of the population proceeds via steps 7–26 below. For exploratory modelling, 100 iterations are usually sufficient to reveal gross trends among sets of simulations with different input parameters. For more precise examination of population behaviour under various scenarios, 1000 or more simulations should be used to minimise standard errors around mean results.

(7) The starting population is assigned an age and sex structure. The user can specify the exact age–sex structure of the starting population, or can specify an initial population size and request that the population be distributed according to the stable age distribution calculated from the life table. Individuals in the starting population are assumed to be unrelated. Thus, inbreeding can occur only in second and later generations.

(8) Two unique alleles at a hypothetical genetic locus are assigned to each individual in the starting population and to each individual supplemented to the population during the simulation. VORTEX therefore uses an infinite alleles model of genetic variation. The subsequent fate of genetic variation is tracked by reporting the number of extant alleles each year, the expected heterozygosity or gene diversity, and the observed heterozygosity. The expected heterozygosity, derived from the Hardy–Weinberg equilibrium, is given by

$$H_e = 1 - \sum(p_i^2),$$

in which p_i is the frequency of allele i in the population. The observed heterozygosity is simply the proportion of the individuals in the simulated population that are heterozygous. Because of the starting assumption of two unique alleles per founder, the initial population has an observed heterozygosity of 1.0 at the hypothetical locus and only inbred animals can become homozygous. Proportional loss of heterozygosity by means of random genetic drift is independent of the initial heterozygosity and allele frequencies of a population (assuming that the initial value was not zero) (Crow and Kimura 1970), so the expected heterozygosity remaining in a simulated population is a useful metric of genetic decay for comparison across scenarios and populations. The mean observed heterozygosity reported by VORTEX is the mean inbreeding coefficient of the population.

(9) The user specifies one of three options for modelling the effect of inbreeding: (a) no effect of inbreeding on fitness, that is, all alleles are selectively neutral, (b) each founder individual has one unique lethal and one unique non-lethal allele (Recessive Lethals option), or (c) first-year survival of each individual is exponentially related to its inbreeding coefficient (Heterosis option). The first case is clearly an optimistic one, as almost all diploid

If the Recessive Lethals model is used, all offspring that are homozygous for a lethal allele are killed.

(18) The age of each animal is incremented by 1, and any animal exceeding the maximum age is killed.

(19) If more than one population is being modelled, migration among populations occurs stochastically with specified probabilities.

(20) If population harvest is to occur that year, the number of harvested individuals of each age and sex class are chosen at random from those available and removed. If the number to be removed do not exist for an age-sex class, VORTEX continues but reports that harvest was incomplete.

(21) Dead animals are removed from the computer memory to make space for future generations.

(22) If population supplementation is to occur in a particular year, new individuals of the specified age class are created. Each immigrant is assigned two unique alleles, one of which will be a recessive lethal in the Recessive Lethals model of inbreeding depression. Each immigrant is assumed to be genetically unrelated to all other individuals in the population.

(23) The population growth rate is calculated as the ratio of the population size in the current year to the previous year.

(24) If the population size (N) exceeds the carrying capacity (K) for that year, additional mortality is imposed across all age and sex classes. The probability of each animal dying during this carrying capacity truncation is set to $(N-K)/N$, so that the expected population size after the additional mortality is K .

(25) Summary statistics on population size and genetic variation are tallied and reported. A simulated population is determined to be extinct if one of the sexes has no representatives.

(26) Final population size and genetic variation are determined for the simulation.

(27) Summary statistics on population size, genetic variation, probability of extinction, and mean population growth rate, are calculated across iterations and printed out.

Assumptions Underpinning VORTEX

It is impossible to simulate the complete range of complex processes that can have an impact on wild populations. As a result there are necessarily a range of mathematical and biological assumptions that underpin any PVA program. Some of the more important assumptions in VORTEX include the following.

(1) Survival probabilities are density independent when population size is less than carrying capacity. Additional mortality imposed when the population exceeds K affects all age and sex classes equally.

(2) The relationship between changes in population size and genetic variability are examined for only one locus. Thus, potentially complex interactions between genes located on the same chromosome (linkage disequilibrium) are ignored. Such interactions are typically associated with genetic drift in very small populations, but it is unknown if, or how, they would affect population viability.

(3) All animals of reproductive age have an equal probability of breeding. This ignores the likelihood that some animals within a population may have a greater probability of breeding successfully, and breeding more often, than other individuals. If breeding is not at random among those in the breeding pool, then decay of genetic variation and inbreeding will occur more rapidly than in the model.

populations studied intensively have shown deleterious effects of inbreeding on a variety of fitness components (Wright 1977; Falconer 1981). Each of the two models of inbreeding depression may also be optimistic, in that inbreeding is assumed to have an impact only on first-year survival. The Heterosis option allows, however, for the user to specify the severity of inbreeding depression on juvenile survival.

(10) Years are iterated via steps 11–25 below.

(11) The probabilities of females producing each possible litter size are adjusted to account for density dependence of reproduction (if any).

(12) Birth rate, survival rates and carrying capacity for the year are adjusted to model environmental variation. Environmental variation is assumed to follow binomial distributions for birth and death rates and a normal distribution for carrying capacity, with mean rates and standard deviations specified by the user. At the outset of each year a random number is drawn from the specified binomial distribution to determine the percentage of females producing litters. The distribution of litter sizes among those females that do breed is maintained constant. Another random number is drawn from a specified binomial distribution to model the environmental variation in mortality rates. If environmental variations in reproduction and mortality are chosen to be correlated, the random number used to specify mortality rates for the year is chosen to be the same percentile of its binomial distribution as was the number used to specify reproductive rate. Otherwise, a new random number is drawn to specify the deviation of age- and sex-specific mortality rates for their means. Environmental variation across years in mortality rates is always forced to be correlated among age and sex classes.

The carrying capacity (K) of the year is determined by first increasing or decreasing the carrying capacity at year 1 by an amount specified by the user to account for linear changes over time. Environmental variation in K is then imposed by drawing a random number from a normal distribution with the specified values for mean and standard deviation.

(13) Birth rates and survival rates for the year are adjusted to model any catastrophes determined to have occurred in that year.

(14) Breeding males are selected for the year. A male of breeding age is placed into the pool of potential breeders for that year if a random number drawn for that male is less than the proportion of breeding-age males specified to be breeding.

(15) For each female of breeding age, a mate is drawn at random from the pool of breeding males for that year. The size of the litter produced by that pair is determined by comparing the probabilities of each potential litter size (including litter size of 0, no breeding) to a randomly drawn number. The offspring are produced and assigned a sex by comparison of a random number to the specified sex ratio at birth. Offspring are assigned, at random, one allele at the hypothetical genetic locus from each parent.

(16) If the Heterosis option is chosen for modelling inbreeding depression, the genetic kinship of each new offspring to each other living animal in the population is determined. The kinship between a new animal, A , and another existing animal, B is

$$f_{AB} = 0.5 \times (f_{MB} + f_{PB})$$

in which f_{ij} is the kinship between animals i and j , M is the mother of A , and P is the father of A . The inbreeding coefficient of each animal is equal to the kinship between its parents, $F = f_{MP}$, and the kinship of an animal to itself is $f_{AA} = 0.5 \times (1 + F)$. [See Ballou (1983) for a detailed description of this method for calculating inbreeding coefficients.]

(17) The survival of each animal is determined by comparing a random number to the survival probability for that animal. In the absence of inbreeding depression, the survival probability is given by the age and sex-specific survival rate for that year. If the Heterosis model of inbreeding depression is used and an individual is inbred, the survival probability is multiplied by e^{-bF} in which b is the number of lethal equivalents per haploid genome.

(4) The life-history attributes of a population (birth, death, migration, harvesting, supplementation) are modelled as a sequence of discrete and therefore seasonal events. However, such events are often continuous through time and the model ignores the possibility that they may be aseasonal or only partly seasonal.

(5) The genetic effects of inbreeding on a population are determined in VORTEX by using one of two possible models: the Recessive Lethals model and the Heterosis model. Both models have attributes likely to be typical of some populations, but these may vary within and between species (Brewer *et al.* 1990). Given this, it is probable that the impacts of inbreeding will fall between the effects of these two models. Inbreeding is assumed to depress only one component of fitness: first-year survival. Effects on reproduction could be incorporated into this component, but longer-term impacts such as increased disease susceptibility or decreased ability to adapt to environmental change are not modelled.

(6) The probabilities of reproduction and mortality are constant from the age of first breeding until an animal reaches the maximum longevity. This assumes that animals continue to breed until they die.

(7) A simulated catastrophe will have an effect on a population only in the year that the event occurs.

(8) Migration rates among populations are independent of age and sex.

(9) Complex, interspecies interactions are not modelled, except in that such community dynamics might contribute to random environmental variation in demographic parameters. For example, cyclical fluctuations caused by predator-prey interactions cannot be modelled by VORTEX.

Discussion

Uses and Abuses of Simulation Modelling for PVA

Computer simulation modelling is a tool that can allow crude estimation of the probability of population extinction, and the mean population size and amount of genetic diversity, from data on diverse interacting processes. These processes are too complex to be integrated intuitively and no analytic solutions presently, or are likely to soon, exist. PVA modelling focuses on the specifics of a population, considering the particular habitat, threats, trends, and time frame of interest, and can only be as good as the data and the assumptions input to the model (Lindenmayer *et al.* 1993). Some aspects of population dynamics are not modelled by VORTEX nor by any other program now available. In particular, models of single-species dynamics, such as VORTEX, are inappropriate for use on species whose fates are strongly determined by interactions with other species that are in turn undergoing complex (and perhaps synergistic) population dynamics. Moreover, VORTEX does not model many conceivable and perhaps important interactions among variables. For example, loss of habitat might cause secondary changes in reproduction, mortality, and migration rates, but ongoing trends in these parameters cannot be simulated with VORTEX. It is important to stress that PVA does not predict in general what will happen to a population; PVA forecasts the likely effects only of those factors incorporated into the model.

Yet, the use of even simplified computer models for PVA can provide more accurate predictions about population dynamics than the even more crude techniques available previously, such as calculation of expected population growth rates from life tables. For the purpose of estimating extinction probabilities, methods that assess only deterministic factors are almost certain to be inappropriate, because populations near extinction will commonly be so small that random processes dominate deterministic ones. The suggestion by Mace and Lande (1991) that population viability be assessed by the application of simple rules (e.g., a taxon be considered Endangered if the total effective population size is below 50 or the

total census size below 250) should be followed only if knowledge is insufficient to allow more accurate quantitative analysis. Moreover, such preliminary judgments, while often important in stimulating appropriate corrective measures, should signal, not obviate, the need for more extensive investigation and analysis of population processes, trends and threats.

Several good population simulation models are available for PVA. They differ in capabilities, assumptions and ease of application. The ease of application is related to the number of simplifying assumptions and inversely related to the flexibility and power of the model. It is unlikely that a single or even a few simulation models will be appropriate for all PVAs. The VORTEX program has some capabilities not found in many other population simulation programs, but is not as flexible as are some others (e.g., GAPPS; Harris *et al.* 1986). VORTEX is user-friendly and can be used by those with relatively little understanding of population biology and extinction processes, which is both an advantage and a disadvantage.

Testing Simulation Models

Because many population processes are stochastic, a PVA can never specify what will happen to a population. Rather, PVA can provide estimates of probability distributions describing possible fates of a population. The fate of a given population may happen to fall at the extreme tail of such a distribution even if the processes and probabilities are assessed precisely. Therefore, it will often be impossible to test empirically the accuracy of PVA results by monitoring of one or a few threatened populations of interest. Presumably, if a population followed a course that was well outside of the range of possibilities predicted by a model, that model could be rejected as inadequate. Often, however, the range of plausible fates generated by PVA is quite broad.

Simulation programs can be checked for internal consistency. For example, in the absence of inbreeding depression and other confounding effects, does the simulation model predict an average long-term growth rate similar to that determined from a life-table calculation? Beyond this, some confidence in the accuracy of a simulation model can be obtained by comparing observed fluctuations in population numbers to those generated by the model, thereby comparing a data set consisting of tens to hundreds of data points to the results of the model. For example, from 1938 to 1991, the wild population of whooping cranes had grown at a mean exponential rate, r , of 0.040, with annual fluctuations in the growth rate, SD (r), of 0.141 (Mirande *et al.* 1993). Life-table analysis predicted an r of 0.052. Simulations using VORTEX predicted an r of 0.046 into the future, with a SD (r) of 0.081. The lower growth rate projected by the stochastic model reflects the effects of inbreeding and perhaps imbalanced sex ratios among breeders in the simulation, factors that are not considered in deterministic life-table calculations. Moreover, life-table analyses use mean birth and death rates to calculate a single estimate of the population growth rate. When birth and death rates are fluctuating, it is more appropriate to average the population growth rates calculated separately from birth and death rates for each year. This mean growth rate would be lower than the growth rate estimated from mean life-table values.

When the simulation model was started with the 18 cranes present in 1938, it projected a population size in 1991 ($N \pm SD = 151 \pm 123$) almost exactly the same as that observed ($N = 146$). The large variation in population size across simulations, however, indicates that very different fates (including extinction) were almost equally likely. The model slightly underestimated the annual fluctuations in population growth [model SD (r) = 0.112 v. actual SD (r) = 0.141]. This may reflect a lack of full incorporation of all aspects of stochasticity into the model, or it may simply reflect the sampling error inherent in stochastic phenomena. Because the data input to the model necessarily derive from analysis of past trends, such retrospective analysis should be viewed as a check of consistency, not as proof that the model correctly describes current population dynamics. Providing another confir-

mation of consistency, both deterministic calculations and the simulation model project an over-wintering population of whooping cranes consisting of 12% juveniles (less than 1 year of age), while the observed frequency of juveniles at the wintering grounds in Texas has averaged 13%.

Convincing evidence of the accuracy, precision and usefulness of PVA simulation models would require comparison of model predictions to the distribution of fates of many replicate populations. Such a test probably cannot be conducted on any endangered species, but could and should be examined in experimental non-endangered populations. Once simulation models are determined to be sufficiently descriptive of population processes, they can guide management of threatened and endangered species (see above and Lindenmayer *et al.* 1993). The use of PVA modelling as a tool in an adaptive management framework (Clark *et al.* 1990) can lead to increasingly effective species recovery efforts as better data and better models allow more thorough analyses.

Directions for Future Development of PVA Models

The PVA simulation programs presently available model life histories as a series of discrete (seasonal) events, yet many species breed and die throughout much of the year. Continuous-time models would be more realistic and could be developed by simulating the time between life-history events as a random variable. Whether continuous-time models would significantly improve the precision of population viability estimates is unknown. Even more realistic models might treat some life-history events (e.g., gestation, lactation) as stages of specified duration, rather than as instantaneous events.

Most PVA simulation programs were designed to model long-lived, low fecundity (K-selected) species such as mammals, birds and reptiles. Relatively little work has been devoted to developing models for short-lived, high-fecundity (r-selected) species such as many amphibians and insects. Yet, the viability of populations of r-selected species may be highly affected by stochastic phenomena, and r-selected species may have much greater minimum viable populations than do most K-selected species. Assuring viability of K-selected species in a community may also afford adequate protection for r-selected species, however, because of the often greater habitat-area requirements of large vertebrates. Populations of r-selected species are probably less affected by intrinsic demographic stochasticity because large numbers of progeny will minimise random fluctuations, but they are more affected by environmental variations across space and time. PVA models designed for r-selected species would probably model fecundity as a continuous distribution, rather than as a completely specified discrete distribution of litter or clutch sizes; they might be based on life-history stages rather than time-increment ages; and they would require more detailed and accurate description of environmental fluctuations than might be required for modelling K-selected species.

The range of PVA computer simulation models becoming available is important because the different assumptions of the models provide capabilities for modelling diverse life histories. Because PVA models always simplify the life history of a species, and because the assumptions of no model are likely to match exactly our best understanding of the dynamics of a population of interest, it will often be valuable to conduct PVA modelling with several simulation programs and to compare the results. Moreover, no computer program can be guaranteed to be free of errors. There is a need for researchers to compare results from different PVA models when applied to the same analysis, to determine how the different assumptions affect conclusions and to cross-validate algorithms and computer code.

Acknowledgments

James W. Grier made available his simulation program, SPGPC, which provided many of the algorithms on which the first version of VORTEX (SIMPOP) was based. I thank Ulysses S. Seal, Thomas J. Foose, Jon Ballou, Nathan R. Flesness, Tim W. Clark, Gary Backhouse,

David Lindenmayer, Simon Bennett, and many of the staff of the Department of Conservation and Environment, Victoria, Australia, for many helpful comments on VORTEX and PVA. Tim W. Clark, David Lindenmayer and two anonymous reviewers provided valuable critiques of drafts of this paper.

References

- Akçakaya, H. R., and Ferson, S. (1990). 'RAMAS/Space User Manual. Spatially Structured Population Models for Conservation Biology.' (Applied Biomathematics: Setauket, New York.)
- Ballou, J. (1983). Calculating inbreeding coefficients from pedigrees. In 'Genetics and Conservation: A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations'. (Eds C. M. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde and W. L. Thomas.) pp. 509-20. (Benjamin/Cummings: Menlo Park, California.)
- Belovsky, G. E. (1987). Extinction models and mammalian persistence. In 'Viable Populations for Conservation'. (Ed. M. E. Soulé.) pp. 35-57. (Cambridge University Press: Cambridge.)
- Berger, J. (1990). Persistence of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep. *Conservation Biology* 4, 91-8.
- Brewer, B. A., Lacy, R. C., Foster, M. L., and Alaks, G. (1990). Inbreeding depression in insular and central populations of *Peromyscus* mice. *Journal of Heredity* 81, 257-66.
- Burgmann, M. A., and Gerard, V. A. (1990). A stage-structured, stochastic model for giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology* 105, 15-23.
- Clark, T. W. (1989). 'Conservation Biology of the Black-footed Ferret. Special Scientific Report.' (Wildlife Preservation Trust International: Philadelphia.)
- Clark, T. W., and Seebeck, J. H. (Eds) (1990). 'Management and Conservation of Small Populations.' (Chicago Zoological Society: Brookfield, Illinois.)
- Clark, T. W., Warneke, R. M., and George, G. G. (1990). Management and conservation of small populations. In 'Management and Conservation of Small Populations'. (Eds T. W. Clark and J. H. Seebeck.) pp. 1-18. (Chicago Zoological Society: Brookfield, Illinois.)
- Clark, T. W., Backhouse, G. N., and Lacy, R. C. (1991). Report of a workshop on population viability assessment as a tool for threatened species management and conservation. *Australian Zoologist* 27, 28-35.
- Crow, J. F., and Kimura, M. (1970). 'Introduction to Population Genetics Theory.' (Harper and Row: New York.)
- Doughty, R. W. (1989). 'Return of the Whooping Crane.' (University of Texas Press: Austin.)
- Falconer, D. S. (1981). 'Introduction to Quantitative Genetics.' 2nd Edn. (Longman: New York.)
- Ferson, S. (1990). 'RAMAS/Stage. Generalized Stage-based Modeling for Population Dynamics.' (Applied Biomathematics: Setauket, New York.)
- Ferson, S., and Akçakaya, H. R. (1989). 'RAMAS/Age User Manual. Modeling Fluctuations in Age-structured Populations.' (Applied Biomathematics: Setauket, New York.)
- Fisher, R. A. (1958). 'The Genetical Theory of Natural Selection.' 2nd Edn. (Dover: New York.)
- Foose, T. J., Lacy, R. C., Brett, R., and Seal, U. S. (1992). Kenya black rhinoceros population and habitat viability assessment. (Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN: Apple Valley, Minnesota.)
- Gilpin, M. E. (1987). Spatial structure and population vulnerability. In 'Viable Populations for Conservation'. (Ed. M. E. Soulé.) pp. 125-39. (Cambridge University Press: Cambridge.)
- Gilpin, M. E. (1989). Population viability analysis. *Endangered Species Update* 6, 15-18.
- Gilpin, M. E., and Soulé, M. E. (1986). Minimum viable populations: processes of species extinction. In 'Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity'. (Ed. M. E. Soulé.) pp. 19-34. (Sinauer: Sunderland, Massachusetts.)
- Goodman, D. (1987). The demography of chance extinction. In 'Viable Populations for Conservation'. (Ed. M. E. Soulé.) pp. 11-34. (Cambridge University Press: Cambridge.)
- Grier, J. W. (1980a). A simulation model for small populations of animals. *Creative Computing* 6, 116-21.
- Grier, J. W. (1980b). Modeling approaches for bald eagle population dynamics. *Wildlife Society Bulletin* 8, 316-22.

- Harris, R. B., Metzger, L. H., and Bevins, C. D. (1986). 'GAPPS. Version 3.0.' (Montana Cooperative Research Unit, University of Montana: Missoula.)
- Hill, F. A. R. (1991). A research recovery plan for the brush-tailed rock wallaby *Petrogale pencillata* (Gray 1825). Report to Australian National Parks and Wildlife Service. (Department of Conservation and Environment: Melbourne.)
- Kirkpatrick, S., and Stoll, E. (1981). A very fast shift-register sequence random number generator. *Journal of Computational Physics* 40, 517.
- Lacy, R. C. (1993). Impacts of inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: implications for conservation. *Perspectives in Biology and Medicine*. (In press.)
- Lacy, R. C., and Clark, T. W. (1990). Population viability assessment of eastern barred bandicoot. In 'The Management and Conservation of Small Populations'. (Eds T. W. Clark and J. H. Seebeck.) pp. 131-46. (Chicago Zoological Society: Brookfield, Illinois.)
- Lacy, R. C., Flesness, N. R., and Seal, U. S. (1989). 'Puerto Rican Parrot Population Viability Analysis.' (Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN: Apple Valley, Minnesota.)
- Lacy, R. C., Petric, A. M., and Warneke, M. (1993). Inbreeding and outbreeding depression in captive populations of wild species. In 'The Natural History of Inbreeding and Outbreeding'. (Ed. N. W. Thornhill.) (University of Chicago Press: Chicago.) (In press.)
- Lande, R. (1988). Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75, 601-7.
- Latour, A. (1986). Polar normal distribution. *Byte* August 1986, 131-2.
- Lindenmayer, D. B., Clark, T. W., Lacy, R. C., and Thomas, V. C. (1993). Population viability analysis as a tool in wildlife management: a review with reference to Australia. *Environmental Management*. (In press.)
- Mace, G. M., and Lande, R. (1991). Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* 5, 148-57.
- Maguire, L. A., Lacy, R. C., Begg, R. J., and Clark, T. W. (1990). An analysis of alternative strategies for recovering the eastern barred bandicoot. In 'The Management and Conservation of Small Populations'. (Eds T. W. Clark and J. H. Seebeck.) pp. 147-64. (Chicago Zoological Society: Brookfield, Illinois.)
- Maier, W. L. (1991). A fast pseudo random number generator. *Dr. Dobb's Journal* May 1991, 152-7.
- Mirande, C., Lacy, R. C., and Seal, U. S. (1993). Whooping crane conservation viability assessment workshop. (Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN: Apple Valley, Minnesota.)
- Morton, N. E., Crow, J. F., and Muller, H. J. (1956). An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 42, 855-63.
- O'Brien, S. J., and Evermann, J. F. (1988). Interactive influence of infectious diseases and genetic diversity in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 3, 254-9.
- Possingham, H., Davies, I., and Noble, I. R. (1991). 'An Evaluation of Population Viability Analysis for Assessing the Risk of Extinction.' (Resource Assessment Commission: Canberra.)
- Possingham, H. P., Davies, I., Noble, I. R., and Norton, T. W. (1992). A metapopulation simulation model for assessing the likelihood of plant and animal extinctions. *Mathematics and Computers in Simulation* 33, 367-72.
- Ralls, K., Ballou, J. D., and Templeton, A. R. (1988). Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology* 2, 185-93.
- Resource Assessment Commission (1991). Forest and timber inquiry. Draft report. Vol. 2. July 1991. (Australian Government Publishing Service: Canberra.)
- Ricklefs, R. E. (1979). 'Ecology.' 2nd Edn. (Chiron: New York.)
- Robertson, A. (1960). A theory of limits in artificial selection. *Proceedings of the Royal Society of London* 153B, 234-49.
- Seal, U. S., and Foose, T. J. (1989). Javan rhinoceros population viability analysis and recommendations. (Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN: Apple Valley, Minnesota.)
- Seal, U. S., and Lacy, R. C. (1989). Florida panther population viability analysis. (Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN: Apple Valley, Minnesota.)
- Seal, U. S., Ballou, J. D., and Padua, C. V. (1990). *Leontopithecus* population viability analysis workshop report. (Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN: Apple Valley, Minnesota.)
- Seal, U. S., Lacy, R. C., Medley, K., Seal, R., and Foose, T. J. (1991). Tana River Primate Reserve Conservation Assessment Workshop. (Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN: Apple Valley, Minnesota.)

- Selander, R. K. (1983). Evolutionary consequences of inbreeding. In 'Genetics and Conservation: A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations'. (Eds C. M. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde and W. L. Thomas.) pp. 201-15. (Benjamin/Cummings: Menlo Park, California.)
- Shaffer, M. L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31, 131-4.
- Shaffer, M. L. (1987). Minimum viable populations: coping with uncertainty. In 'Viable Populations for Conservation'. (Ed. M. E. Soulé.) pp. 69-86. (Cambridge University Press: Cambridge.)
- Shaffer, M. L. (1990). Population viability analysis. *Conservation Biology* 4, 39-40.
- Simberloff, D. A. (1986). The proximate causes of extinction. In 'Patterns and Processes in the History of Life'. (Eds D. M. Raup and D. Jablonski.) pp. 259-76. (Springer-Verlag: Berlin.)
- Simberloff, D. A. (1988). The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 473-511.
- Soulé, M. E. (Ed.) (1987). 'Viable Populations for Conservation.' (Cambridge University Press: Cambridge.)
- Thomas, C. D. (1990). What do real population dynamics tell us about minimum population sizes? *Conservation Biology* 4, 324-7.
- Wright, S. (1977). 'Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions.' (University of Chicago Press: Chicago.)

Appendix. Sample Output from VORTEX

Explanatory comments are added in italics

VORTEX—simulation of genetic and demographic stochasticity

TEST

Simulation label and output file name

Fri Dec 20 09:21:18 1991

2 population(s) simulated for 100 years, 100 runs

VORTEX first lists the input parameters used in the simulation:

HETEROSIS model of inbreeding depression
with 3.14 lethal equivalents per diploid genome

Migration matrix:

	1	2
1	0.9900	0.0100
2	0.0100	0.9900

*i.e. 1% probability of migration from
Population 1 to 2, and from Population 2 to 1*

First age of reproduction for females: 2 for males: 2

Age of senescence (death): 10

Sex ratio at birth (proportion males): 0.5000

Population 1:

Polygynous mating; 50.00 per cent of adult males in the breeding pool.

Reproduction is assumed to be density independent.

50.00 (EV=12.50 SD) per cent of adult females produce litters of size 0

25.00 per cent of adult females produce litters of size 1

25.00 per cent of adult females produce litters of size 2

EV is environmental variation

50.00 (EV=20.41 SD) per cent mortality of females between ages 0 and 1

10.00 (EV=3.00 SD) per cent mortality of females between ages 1 and 2

10.00 (EV=3.00 SD) per cent annual mortality of adult females (2<=age<=10)

50.00 (EV=20.41 SD) per cent mortality of males between ages 0 and 1

10.00 (EV=3.00 SD) per cent mortality of males between ages 1 and 2

10.00 (EV=3.00 SD) per cent annual mortality of adult males (2<=age<=10)

EVs have been adjusted to closest values possible for binomial distribution.

EV in reproduction and mortality will be correlated.

Frequency of type 1 catastrophes: 1.000 per cent
with 0.500 multiplicative effect on reproduction
and 0.750 multiplicative effect on survival

Frequency of type 2 catastrophes: 1.000 per cent
with 0.500 multiplicative effect on reproduction
and 0.750 multiplicative effect on survival

Initial size of Population 1: (set to reflect stable age distribution)

Age	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	5 Males
	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	5 Females

Carrying capacity = 50 (EV = 0.00 SD)

with a 10.000 per cent decrease for 5 years.

Animals harvested from population 1, year 1 to year 10 at 2 year intervals:

- 1 females 1 years old
- 1 female adults ($2 \leq \text{age} \leq 10$)
- 1 males 1 years old
- 1 male adults ($2 \leq \text{age} \leq 10$)

Animals added to population 1, year 10 through year 50 at 4 year intervals:

- 1 females 1 years old
- 1 females 2 years old
- 1 males 1 years old
- 1 males 2 years old

Input values are summarised above, results follow.

VORTEX now reports life-table calculations of expected population growth rate.

Deterministic population growth rate (based on females, with assumptions of no limitation of mates and no inbreeding depression):

$$r = -0.001 \quad \lambda = 0.999 \quad RO = 0.997$$

Generation time for: females = 5.28 males = 5.28

Note that the deterministic life-table calculations project approximately zero population growth for this population.

Stable age distribution:	Age class	females	males
	0	0.119	0.119
	1	0.059	0.059
	2	0.053	0.053
	3	0.048	0.048
	4	0.043	0.043
	5	0.038	0.038
	6	0.034	0.034
	7	0.031	0.031
	8	0.028	0.028
	9	0.025	0.025
	10	0.022	0.022

Ratio of adult (≥ 2) males to adult (≥ 2) females: 1.000

Population 2:

*Input parameters for Population 2 were identical to those for Population 1.
Output would repeat this information from above.*

Simulation results follow.

Population1

Year 10

N[Extinct] = 0, P[E] = 0.000
 N[Surviving] = 100, P[S] = 1.000
 Population size = 4.36 (0.10 SE, 1.01 SD)
 Expected heterozygosity = 0.880 (0.001 SE, 0.012 SD)
 Observed heterozygosity = 1.000 (0.000 SE, 0.000 SD)
 Number of extant alleles = 8.57 (0.15 SE, 1.50 SD)

Population summaries given, as requested by user, at 10-year intervals.

Year 100

N[Extinct] = 86, P[E] = 0.860
 N[Surviving] = 14, P[S] = 0.140
 Population size = 8.14 (1.27 SE, 4.74 SD)
 Expected heterozygosity = 0.577 (0.035 SE, 0.130 SD)
 Observed heterozygosity = 0.753 (0.071 SE, 0.266 SD)
 Number of extant alleles = 3.14 (0.35 SE, 1.29 SD)

In 100 simulations of 100 years of Population1:

86 went extinct and 14 survived.

This gives a probability of extinction of 0.8600 (0.0347 SE),
or a probability of success of 0.1400 (0.0347 SE).

99 simulations went extinct at least once.

Median time to first extinction was 5 years.

Of those going extinct,

mean time to first extinction was 7.84 years (1.36 SE, 13.52 SD).

123 recolonisations occurred.

Mean time to recolonisation was 4.22 years (0.23 SE, 2.55 SD).

110 re-extinctions occurred.

Mean time to re-extinction was 54.05 years (2.81 SE, 29.52 SD).

Mean final population for successful cases was 8.14 (1.27 SE, 4.74 SD)

Age 1	Adults	Total	
0.14	3.86	4.00	Males
0.36	3.79	4.14	Females

During years of harvest and/or supplementation

mean growth rate (r) was 0.0889 (0.0121 SE, 0.4352 SD)

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation,

mean growth rate (r) was -0.0267 (0.0026 SE, 0.2130 SD)

Population growth in the simulation ($r = -0.0267$) was depressed relative to the projected growth rate calculated from the life table ($r = -0.001$) because of inbreeding depression and occasional lack of available mates.

Note: 497 of 1000 harvests of males and 530 of 1000 harvests of females could not be completed because of insufficient animals.

Final expected heterozygosity was 0.5768 (0.0349 SE, 0.1305 SD)

Final observed heterozygosity was 0.7529 (0.0712 SE, 0.2664 SD)

Final number of alleles was 3.14 (0.35 SE, 1.29 SD)

Population2

Similar results for Population 2, omitted from this Appendix, would follow.

***** Metapopulation Summary *****

Year 10

N[Extinct] = 0, P[E] = 0.000
 N[Surviving] = 100, P[S] = 1.000
 Population size = 8.65 (0.16 SE, 1.59 SD)
 Expected heterozygosity = 0.939 (0.000 SE, 0.004 SD)
 Observed heterozygosity = 1.000 (0.000 SE, 0.000 SD)
 Number of extant alleles = 16.92 (0.20 SE, 1.96 SD)

Metapopulation summaries are given at 10-year intervals.

Year 100

N[Extinct] = 79, P[E] = 0.790
 N[Surviving] = 21, P[S] = 0.210
 Population size = 10.38 (1.37 SE, 6.28 SD)
 Expected heterozygosity = 0.600 (0.025 SE, 0.115 SD)
 Observed heterozygosity = 0.701 (0.050 SE, 0.229 SD)
 Number of extant alleles = 3.57 (0.30 SE, 1.36 SD)

In 100 simulations of 100 years of Metapopulation:

79 went extinct and 21 survived.

This gives a probability of extinction of 0.7900 (0.0407 SE),

or a probability of success of 0.2100 (0.0407 SE).

97 simulations went extinct at least once.

Median time to first extinction was 7 years.

Of those going extinct,

mean time to first extinction was 11.40 years (2.05 SE, 20.23 SD).

91 recolonisations occurred.

Mean time to recolonisation was 3.75 years (0.15 SE, 1.45 SD).

73 re-extinctions occurred.

Mean time to re-extinction was 76.15 years (1.06 SE, 9.05 SD).

Mean final population for successful cases was 10.38 (1.37 SE, 6.28 SD)

Age 1	Adults	Total	
0.48	4.71	5.19	Males
0.48	4.71	5.19	Females

During years of harvest and/or supplementation

mean growth rate (r) was 0.0545 (0.0128 SE, 0.4711 SD)

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation,

mean growth rate (r) was -0.0314 (0.0021 SE, 0.1743 SD)

Final expected heterozygosity was 0.5997 (0.0251 SE, 0.1151 SD)

Final observed heterozygosity was 0.7009 (0.0499 SE, 0.2288 SD)

Final number of alleles was 3.57 (0.30 SE, 1.36 SD)

Manuscript received 4 March 1992; revised and accepted 13 August 1992