



Revista de CIENCIAS AMBIENTALES

Tropical Journal of Environmental Sciences



Efecto potencial del cambio climático en la proporción de sexos del caimán en Costa Rica

Potential Impact of Climate Change in the Sex Ratio of Caymans in Costa Rica

**Armando Escobedo-Galván ^a, José Alberto Retana ^b, Cristina Méndez ^c y José González-
Maya ^d**

^a A. Escobedo es biólogo, Costa Rica, elchorvis@gmail.com. J. Retana, ingeniero agrónomo especialista en agrometeorología, es investigador del Grupo Técnico de Cambio Climático del Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica, jretana@imn.ac.cr. C. Méndez, bióloga, es funcionaria del Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica, cmendezesquivel@yahoo.es. J. González, biólogo especialista en conservación y biodiversidad, es director de Sierra to Sea Institute & ProCAT Internacional/Colombia, Las Alturas, Coto Brus, Costa Rica., Costa Rica, jfgonzalez@procat-conservation.org.

Director y Editor:

Dr. Eduardo Mora-Castellanos

Consejo Editorial:

Enrique Lahmann, UICN, Suiza

Enrique Leff, UNAM, México

Marielos Alfaro, Universidad Nacional, Costa Rica

Olman Segura, Universidad Nacional, Costa Rica

Rodrigo Zeledón, Universidad de Costa Rica

Gerardo Budowski, Universidad para la Paz, Costa Rica

Asistente:

Rebeca Bolaños-Cerdas



Efecto potencial del cambio climático en la proporción de sexos del caimán en Costa Rica

Armando Escobedo-Galván, José Alberto Retana, Cristina Méndez y José González-Maya

A. Escobedo es biólogo. J. Retana, ingeniero agrónomo especialista en agrometeorología, es investigador del Grupo Técnico de Cambio Climático del Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica. C. Méndez, bióloga, es funcionaria del Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro. J. González, biólogo especialista en conservación y biodiversidad, es director de Sierra to Sea Institute & ProCAT Internacional/Colombia, Las Alturas, Coto Brus, Costa Rica.

Resumen

Las especies que exhiben determinación sexual ambiental son vulnerables a los cambios continuos en las condiciones ambientales. Para evaluar cómo las poblaciones silvestres de cocodrilos podrían verse afectadas por las condiciones ambientales y el cambio climático, se consideró las relaciones entre las variables climáticas y la proporción de sexos en una población natural de caimanes, *Caiman crocodilus*, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, en el norte de Costa Rica. Se observó un sesgo en la proporción de sexos a favor de los machos para el caimán en nuestro estudio. Estos resultados sugieren que el aumento de la temperatura y la disminución de la precipitación asociada con eventos climáticos de El

Abstract

Ectotherm species that exhibit environmental sex determination are vulnerable to changing environmental conditions. To address how wild populations of crocodilians could potentially be affected by environmental conditions and climate change, we considered the relationship between climate variables and sex ratio in a natural population of Spectacled Caiman, *Caiman crocodilus*, in Caño Negro National Wildlife Refuge, in northern Costa Rica. We found a high male-biased sex ratio for the spectacled caiman in our study. Our results suggest that this bias was partly explained by increases in temperature, and decreases in precipitation associated with El Niño events in this region. Speci-

Introducción

El Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés), en su cuarto informe, da una nueva definición de cambio climático y determina que dentro de los cambios climáticos más probables están el aumento en la precipitación media en las zonas tropicales y una disminución en las regiones subtropicales. Al mismo tiempo, se espera un aumento en los eventos extremos lluviosos, donde el estado promedio del Pacífico Tropical se volverá similar a un evento de El Niño permanente, siendo las temperaturas máximas más frecuentes y los extremos de temperatura mínima más escasos (IPCC, 2007); sin embargo, el cambio climático actual no ocurre de forma homogénea entre los diferentes ecosistemas. Loarie et al. (2009) sugirieron que la velocidad del aumento de temperatura en ecosistemas de pastizales inundables, manglares y desiertos, es ma-

Niño podrían explicar parte del sesgo. Específicamente, se encontró evidencia de que el aumento de la temperatura mínima del aire produce aumento de la temperatura de incubación, lo que podría favorecer la producción y la supervivencia de machos sobre las hembras. Además, se reveló que la disminución de la precipitación se asocia con una mayor producción de machos. El sesgo en la proporción de sexos no parece ser explicada por otros procesos, tales como la presión de caza, que pueden ser un factor que afecta a las poblaciones de cocodrilos. Se concluye que el cambio climático previsto en esta región probablemente conducirá a un menor número de hembras reproductoras, lo que podría comprometer la viabilidad de esta población de caimanes a largo plazo.

Palabras claves: caimán, *Caiman crocodilus*, cambio climático, Costa Rica, temperatura de incubación, determinación sexual.

Finally, we found evidence that increased minimum air temperatures produced increased incubation temperatures, which favored production and survival of males over females. Additionally, we found that decreased precipitation was associated with increased production of males. Our results do not seem to be explained by other processes, such as differential hunting pressures, which may be more important for other crocodilian populations. We conclude that the forecasted climate change in this region will likely lead to fewer reproductive females, potentially undermining the viability of this caiman population on the long term.

Key words: *Caiman crocodilus*, climate change, Costa Rica, nest temperature, sex determination, spectacled caiman.

yor que en ecosistemas montañosos, por lo que el efecto de las modificaciones del clima sobre las especies y los ecosistemas será consecuencia del lapso de tiempo en que ocurra y la intensidad con que se manifieste, así como de la capacidad de respuesta de los sistemas naturales. Algunas respuestas de la biodiversidad al cambio climático tienen que ver con variaciones en la distribución espacio-temporal, relaciones tróficas y sobrevivencia (Parmesan, 2006), mientras que cambios a nivel genético, como respuesta adaptativa, pueden darse en especies con periodos de vida cortos y tasas altas de reproducción (Bradshaw y Holzapfel, 2001).

En los últimos años se ha sugerido que las especies de vertebrados ectotérmicas podrían ser uno de los grupos más vulnerables al cambio climático debido a sus ámbitos de distribución limitados y nichos tróficos especializados (Laurance et al., 2011). En el caso particular de los reptiles con determinación sexual por temperatura, las condiciones ambientales afectan las características fenotípicas de las crías durante el desarrollo embrionario, lo cual repercute en la reproducción y sobrevivencia a futuro (Booth, 2006). Algunos estudios publicados han mostrado cambios en la época de reproducción y anidación en los últimos años como respuestas a los cambios en las condiciones ambientales (Hawkes et al., 2007; Mazaris et al., 2008; Pike, 2008; Tucker et al., 2008; Weishampel et al., 2004; Zhang et al., 2009). Algunos investigadores han sugerido que el cambio climático podría conducir a un desequilibrio en la proporción de sexos y, por consiguiente, poner en peligro la viabilidad poblacional de reptiles con determinación sexual por temperatura (Janzen, 1994; Wapstra et al., 2009), ya que la determinación sexual por temperatura podría

no ser una ventaja adaptativa ante la rapidez con que ocurren los cambios ambientales (Hulin et al., 2009). Sin embargo, hasta la fecha existe poca información disponible que evalúe los efectos potenciales sobre la proporción de sexos en cocodrilos y sus implicaciones ecológicas y evolutivas. Por otro lado, conocer los factores que afectan la proporción de sexos en cocodrilos es importante para promover e implementar políticas de conservación y manejo que permitan mantener la viabilidad de las poblaciones y actuar sobre los posibles efectos del cambio climático en estas especies. El conocimiento del efecto del clima sobre la determinación y proporción de sexos en cocodrilos, como medida para conservar la viabilidad de sus poblaciones naturales a futuro, constituye uno de los aspectos relevantes para el manejo de sus poblaciones en función de un bienestar económico, ambiental y cultural de las comunidades aledañas a las zonas donde habitan los cocodrilos. El objetivo de este estudio fue determinar el efecto del clima sobre la proporción de sexos del caimán (*Caiman crocodilus*) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro –Costa Rica- y las implicaciones potenciales del cambio climático.

Área de estudio

El estudio se realizó en el Refugio de Vida Silvestre Caño Negro, localizado en el norte de Costa Rica (10°54'N, 84°47'W), el cual cuenta con una extensión de 9 969 ha de pastos, humedales y parches de bosque tropical (Méndez, 2004). En esta región, durante la temporada de lluvias (de mayo a diciembre) los niveles de agua pueden subir más de 2 m, y durante la estación seca (de enero a abril) el río y las lagunas se reducen hasta secarse en su mayoría (Castillo y March, 1993).

Especie de estudio

El caimán, *Caiman crocodilus*, está ampliamente distribuido en el Neotrópico; en el Pacífico se encuentra desde Oaxaca (México) hasta Ecuador, mientras que en el Atlántico abarca desde Honduras hasta la región del Amazonas y el sur de Brasil (Velasco y Ayarzagüena, 2010). La temporada de puesta e incubación de huevos va de junio a agosto, durante el incremento de los niveles de agua al comienzo de la época lluviosa, y la eclosión ocurre de septiembre a octubre en Caño Negro (Allsteadt, 1994). Los nidos son montículos de vegetación construidos en la base de los árboles en zonas boscosas cercanas a los cuerpos de agua (Álvarez del Toro, 1974; Cintra, 1988). El periodo de incubación varía entre 73 y 90 días (Allsteadt, 1994). En Caño Negro, el tamaño de puesta reportado por Allsteadt (1994) fue 27 huevos (rango de 17 a 40 huevos), mientras que Junier (2000) reportó un tamaño promedio de nidada de 21 huevos (rango de 12 a 32 huevos). El tamaño de las hembras anidando varía entre 1,4 m y 1,5 m (Junier, 2000).

Métodos

Temperatura de incubación en nidos silvestres

Durante la temporada de anidación 2004 de *C. crocodilus* en Caño Negro, se hicieron recorridos a pie en zonas donde se había observado nidos. Una vez localizado el nido, se procedió a abrirlo para confirmar la presencia de los huevos (los caimanes en ocasiones construyen nidos sin ovipositar -Álvarez del Toro, 1974-). Con base en el ancho de banda opaca alrededor del huevo (Ferguson, 1987) se calculó el tiempo transcurrido desde la ovoposición hasta el momento en que fue localizado, estimando un tiempo de desarrollo embrionario de entre 35 y 45 días. Esto sugiere que los nidos fueron localizados al final del período

do termo-sensible (periodo en que se determina el sexo). A pesar de que no se evaluó la temperatura de incubación durante el período termo-sensible, la temperatura del nido se mantiene constante durante el período de incubación (Rhodes y Lang, 1996), lo que permite asumir que la temperatura de incubación es similar a la temperatura durante el periodo previo a la localización del nido. En tres nidos de *C. crocodilus* se colocó un sensor de temperatura (HOBO®, StowAway TidbiT Temp Logger) en el centro de cada nidada para registrar la temperatura de incubación cada diez minutos hasta el momento de la eclosión. Los datos de temperatura fueron promediados por día para facilitar el análisis y la interpretación.

Estructura poblacional y estimación de edad

Se capturaron 103 caimanes durante 22 recorridos nocturnos a partir de mayo de 2004 hasta mayo de 2005 (cinco recorridos en la época seca y 17 en la época lluviosa). Los caimanes fueron localizados por el reflejo de sus ojos usando linternas de 4,8 voltios. Los caimanes menores de 1 m de longitud total fueron capturados con la mano, animales de mayor tamaño fueron capturados utilizando lazos. Cada individuo capturado fue medido ventralmente, desde la punta del hocico hasta el extremo de la cola (LT) y desde la punta del hocico hasta el final de la cloaca (LHC). El sexo fue determinado mediante el examen cloacal (Brazaitis, 1968). El sexo no fue identificado para los neonatos (<40 cm de longitud total). La edad de los caimanes se estimó mediante el modelo de Von Bertalanffy (Rebêlo et al., 1997). Debido a que la tasa de crecimiento difiere entre sexos (Chabreck y Joanen, 1979) se utilizó un modelo para machos y otro para hembras. El modelo de Von Bertalanffy ha sido utilizado comúnmente en estudios de caimanes y cocodrilos (e.g., Webb et al., 1983; Rebêlo et al., 1997; Cupul-Magaña et al., 2004).

Datos meteorológicos

Se obtuvo datos de temperatura del aire (°C), temperatura mínima diaria (°C), temperatura máxima diaria (°C), precipitación (mm), precipitación acumulada (mm) y humedad relativa (%), para la época de anidación (junio-octubre de 2004), de la estación meteorológica del Instituto Meteorológico Nacional en Caño Negro (10°54'N, 84°47'O). También se obtuvo datos de las precipitaciones medias mensuales y anuales para el periodo de enero de 1987 a diciembre de 2004 de la estación meteorológica Upala (10°54'N, 85°01'W, aproximadamente a 30 km de la zona de estudio).

Análisis estadístico

Se evaluó la relación entre la temperatura del aire de la estación meteorológica de Caño Negro y la temperatura de incubación por hora, utilizando una regresión lineal simple. Además, un modelo a priori de regresión múltiple (Mallow's CP model; Mallows 1973) se utilizó para examinar la relación entre la temperatura media diaria de incubación con los datos meteorológicos de Caño Negro (temperatura mínima diaria, temperatura máxima diaria, promedio de la temperatura diaria máxima y mínima, precipitación diaria, precipitación acumulada y humedad relativa).

Posteriormente se realizó una regresión múltiple para evaluar las relaciones entre las variables de mayor correlación según el modelo Mallow's CP.

A partir de la estimación de la edad de los caimanes, se evaluó la relación entre la edad y la longitud total de caimanes mediante una regresión logarítmica. Se utilizaron los datos de la estructura de edades para calcular la proporción de sexos en los últimos años, asumiendo que los mecanismos que afectan la mortalidad en etapas tempranas de desarrollo y el reclutamiento de nuevos individuos para la población están ausentes o no son suficientemente fuertes para producir algún cambio en la proporción de sexos de las

camadas (Kallimanis, 2010). Se comparó la frecuencia de hembras y machos entre los años con una prueba de Chi-cuadrado. También se evaluó si el número de machos y hembras nacidos cada año se correlacionó con la precipitación anual desde 1987 hasta 2004.

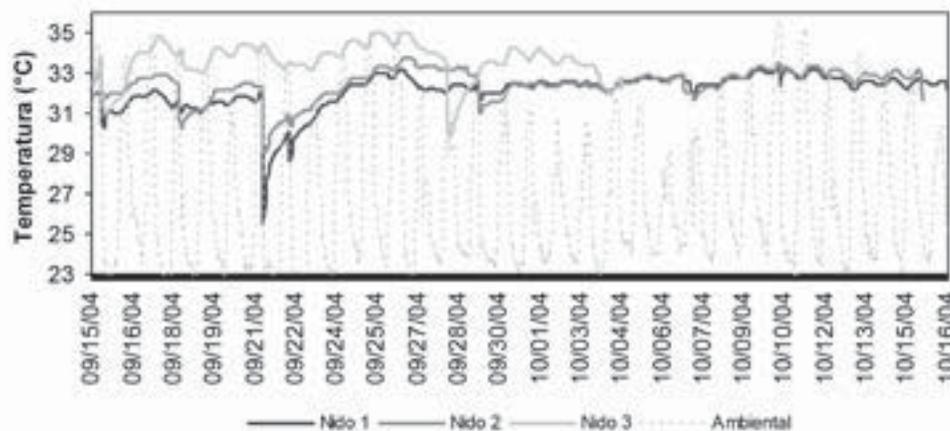
Resultados

Relación entre temperatura de incubación y clima

La temperatura de incubación se registró en tres nidos, N1, N2 y N3 durante 32, 31 y 20 días, respectivamente, desde el 15 de septiembre hasta el 16 de octubre de 2004. La temperatura de incubación más alta se registró en el nido 3 ($33,6 \pm 0,95$ °C), seguido del nido 2 ($32,5 \pm 0,77$ °C), y el nido 1 ($32,1 \pm 0,92$ °C). La temperatura promedio del aire durante el periodo de estudio fue $26,5 \pm 3,40$ °C, con una fluctuación de entre 22,0 °C y 35,4 °C. No se observó una relación im-

portante entre la temperatura promedio del aire y la temperatura de incubación en los tres nidos de *C. crocodilus* ($R^2 < 0,12$; $P > 0,05$, en los tres nidos -figura 1-). La relación entre la temperatura promedio de incubación y las variables climáticas durante el periodo de estudio no fue significativa ($R^2 < 0,11$; $P > 0,05$, en todos los casos). Sin embargo, la temperatura de incubación de los nidos 1 y 2 se relacionó significativamente con la temperatura mínima promedio (figura 2). Con base en el modelo de regresión múltiple se determinó que la precipitación y la temperatura mínima afectan significativamente la temperatura de incubación con el nido 1 y 2 (N1: $R^2 = 0,53$; $F_{2,29} = 16,9$; $P < 0,0001$; N2: $R^2 = 0,30$; $F_{2,28} = 6,2$; $P < 0,006$). El nido 3 no mostró relación con los datos de la estación meteorológica de Caño Negro. La temperatura promedio de los tres nidos mostró una relación con la temperatura mínima y máxima y la precipitación acumulada ($R^2 = 0,41$; $F_{3,16} = 3,9$; $P = 0,030$).

Figura 1. Temperatura del aire y temperatura de incubación durante septiembre y octubre 2004. La línea punteada muestra el intervalo de temperatura de transición (intervalo en que se producen ambos sexos en diferente proporción).



Relación entre edad, proporción de sexos y clima

La tasa de encuentro de las hembras durante los muestreos nocturnos fue menor que la de los machos tanto en la época seca (1 hembra; 7 machos) como en la época lluviosa (1 hembra; 5,8 machos) en Caño Negro. Se observó una relación significativa entre la edad de los caimanes y la longitud total de cada individuo con base en el modelo de Von Bertalanffy (relación logarítmica, $R^2 = 0,971$; $P < 0,05$). Esta relación permitió estimar que la mayoría de los caimanes capturados ($n = 67$) tienen entre 4 y 12 años. El caimán de mayor tamaño fue una hembra de 2,10 m y el modelo predice una edad de 17 años. La frecuencia de machos estuvo significativamente asociada con la estructura de edades ($X^2 = 35$; g.l. = 8; $P < 0,005$ -figura 3-).

Con base en la edad de los caimanes, la frecuencia de hembras como indicativo no varió significativamente entre los años ($X^2 = 20$; g.l. = 20; $P > 0,05$), mientras que la frecuencia de los machos varió entre los años ($X^2 = 54$; g.l. = 20; $P < 0,005$), observándose un incremento durante la década de 1990, pero esta no se asoció con la precipitación ($r = -0,42$; $P = 0,11$ -figura 4-). Durante el período 1993-2011 se observó una disminución de la precipitación anual relacionada con el fenómeno El Niño (figura 5).

Discusión

El sesgo en la proporción de sexos hacia los machos podría ser explicado en parte por las disminuciones en las precipitaciones debido al fenómeno El Niño. El número de machos nacidos desde 1992 se asoció con una disminución de la precipitación anual, la cual a su vez se asocia a los eventos de El Niño durante 1994 y 1997. Rhodes y Lang (1996) observaron que la proporción de sexos en condiciones naturales se relaciona con la variabilidad climática local anual, en el

Figura 2. Relación entre la de incubación y la temperatura mínima diaria del aire (N1: $r = 0,58$, $R^2 = 0,34$, $F_{1,30} = 15,48$, $P < 0,0005$; N2: $r = 0,47$, $R^2 = 0,22$, $F_{1,29} = 8,50$; $P < 0,006$; N3: $R^2 = 0,01$, $F_{1,18} = 0,23$, $P > 0,05$). La temperatura de incubación se registró durante 32 días en el N1, 31 días para el N2 y 20 días para el N3 (15 septiembre al 16 octubre 2004).

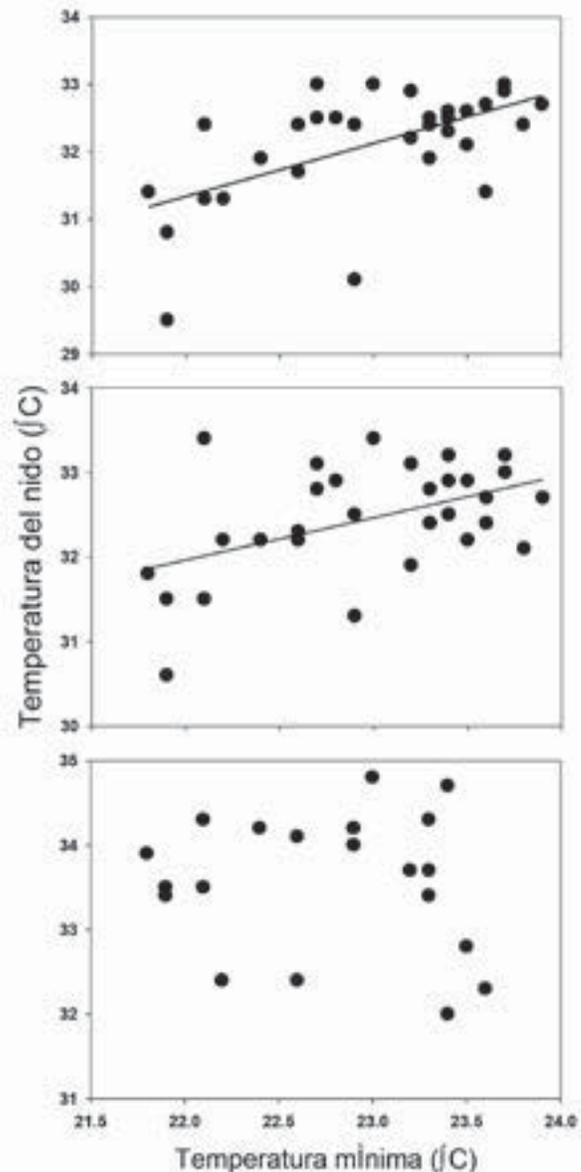


Figura 3. Estructura de edades de *Caiman crocodilus* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica.

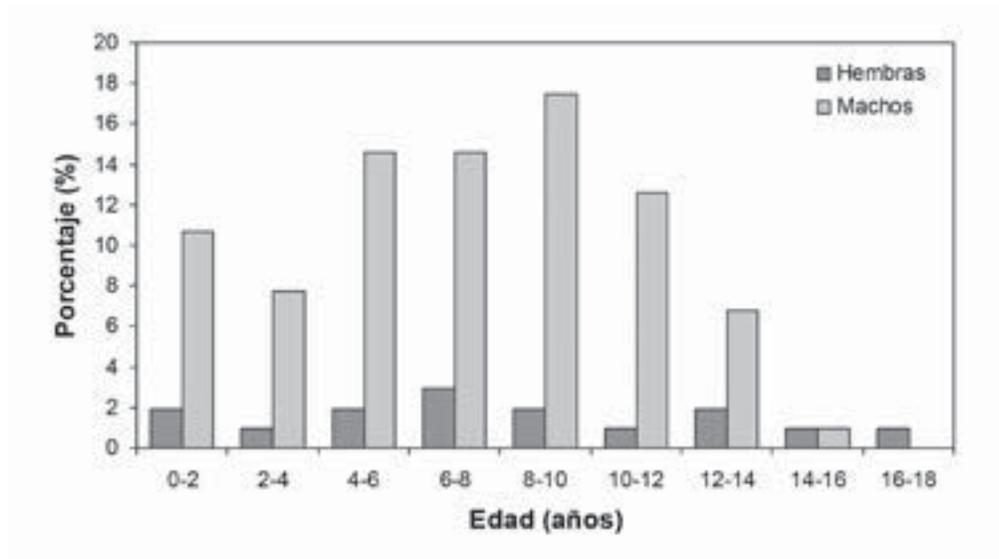


Figura 4. Porcentaje de machos y hembras, estimando la edad con base en el modelo von Bertalanffy y la precipitación anual de 1987 a 2004 en Caño Negro ($r = -0,42$; $P = 0,11$, para machos).

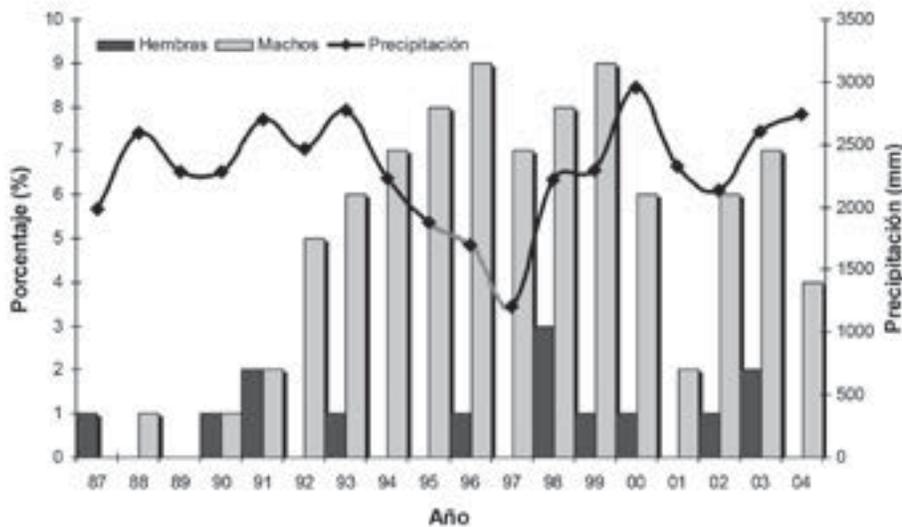
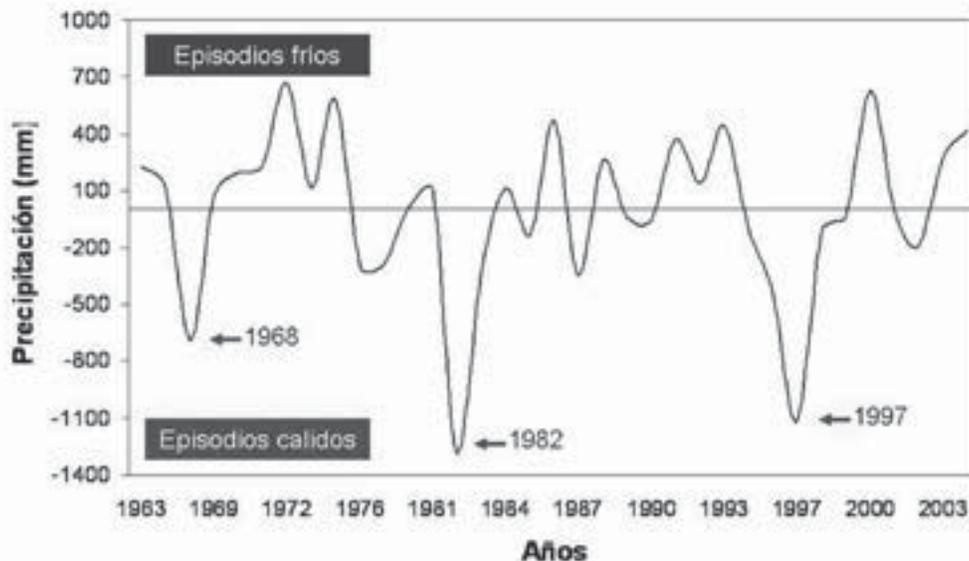


Figura 5. Anomalía de la precipitación a partir de los datos de precipitación de la estación meteorológica de Upala, para el periodo 1963-2004. Las flechas indican los eventos extremos relacionados con los episodios cálidos de El Niño-Oscilación del Sur.



que fuertes lluvias producen una baja temperatura de incubación generando una proporción de sexos sesgada hacia las hembras, mientras que las condiciones secas generan una mayor proporción de machos. Por lo tanto, una disminución de la precipitación durante los episodios cálidos de El Niño en Caño Negro puede influir en la temperatura de incubación produciendo un mayor número de machos. La relación entre eventos extremos y la variabilidad climática en la región Huetar Norte de Costa Rica no puede predecirse (Villalobos y Retana, 2001) debido a que la variabilidad y la duración de los eventos extremos varía cada año (Alfaro y Soley, 1999; Mora y Amador, 2001). Algunas tendencias han mostrado que los eventos de El Niño tienen altas probabilidades de disminuir la precipitación en el Pacífico Norte y el Valle Central de Costa Rica (Retana y Villalobos,

2000), lo cual podría afectar el porcentaje de machos nacidos en cada nido durante el período de anidación. Además, la pérdida de cobertura vegetal podría afectar potencialmente los patrones de precipitación. Este efecto no ha sido evaluado en este estudio, pero se estima que en Caño Negro 7 738 ha de vegetación natural se han perdido debido a los incendios forestales entre 1997 y 2003 (A. Delgado, comunicación personal). La combinación de la disminución de la cobertura forestal y los eventos de El Niño podría haber afectado los patrones de precipitación en la región Huetar Norte, lo cual pudo repercutir en la proporción de sexos de caimanes en el sitio de estudio.

El mayor número de machos capturados podría estar relacionado con la temperatura de incubación. En *Caiman crocodilus yacaré*, por ejemplo, la temperatura de incubación entre 30,5 °C y



Caimanes, Caño Negro, Costa Rica. Paulo Valerio

31,5 °C produce un 10% de machos, mientras que temperaturas superiores a 31,5 °C, producen entre 80% y 100% de machos (Campos, 1993); mientras que para *Caiman latirostris*, temperaturas alrededor de 33 °C producen 100% machos (Piña et al., 2003). Estudios previos sobre la ecología de anidación de *C. crocodilus* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro determinaron que la temperatura de los nidos presentaron una media de 31,8 °C, con una variación entre 30,5 °C y 32,8 °C en 1988 (Allsteadt, 1994 -n = 9-), y durante los años 1992 a 1994 la temperatura de incubación promedio fue de 31,6 ± 0,2 °C (Junier, 2000 -n = 43-). En ambos casos, las temperaturas

registradas están dentro de los rangos reportados para producir una mayor proporción de machos. La temperatura de incubación reportada en este estudio mostró un aumento promedio de 0,5 °C en los últimos 10 años comparado con los dos estudios previos (Escobedo-Galván, 2006), por lo que la temperatura de incubación podría haber favorecido un mayor nacimiento de machos entre 1992 y 2004 en Caño Negro.

Las altas temperaturas en los tres nidos ubicados en el Refugio se asociaron con el aumento de la temperatura mínima de la zona Huetar Norte. Retana (2005) determinó que las temperaturas máximas y mínimas de la región Huetar

Norte se han incrementado en los últimos años. Se ha observado una relación positiva entre la temperatura media en dos nidos de *C. crocodilus* en Caño Negro y la temperatura mínima ambiental, por lo que el aumento de la temperatura mínima en la zona podría producir un aumento en la temperatura de incubación. Magnusson (1979) observó que un aumento de 3 °C en la temperatura del aire produce un aumento de 1° C en el nido.

La cacería ha sido propuesta como un factor que afecta la proporción de sexos, esto dado que las hembras pasan más tiempo fuera del agua en los sitios de anidación siendo más vulnerables ante los cazadores (Crawshaw, 1991); sin embargo, se ha demostrado en otros estudios que la caza es selectiva sobre animales adultos que en su mayoría son machos, por lo que ella no podría ser considerada un factor para justificar los resultados de este estudio. Las diferencias en el uso de hábitat entre ambos sexos es otro factor que podría afectar la proporción de sexos. Thorbjarnarson (1997) sugirió que las diferencias en la proporción de sexos pueden estar relacionadas con diferencias de selección de hábitat por parte de ambos sexos. Lance et al. (2000) observó que la proporción de sexos de *A. mississippiensis* varió entre año y sitio de muestreo. En el caso de Caño Negro, no se han observado diferencias en la proporción de sexos entre sitios y épocas de muestreo (Junier, 2000; Escobedo-Galván, 2008). Por consiguiente, en el caso de Caño Negro las variaciones en la proporción de sexos parecen estar relacionadas principalmente con las condiciones ambientales, mientras que la cacería y el uso de hábitat son factores secundarios que pueden influir en la captura de uno u otro sexo, pero sin generar un sesgo en la proporción de sexos por alguno de los dos factores. En conclusión, los aumentos en la temperatura y la disminución de la precipitación probablemente han contribuido a una proporción de sexos sesgada hacia los machos del *C. crocodilus* en Caño Negro. Dados los resultados, el cam-

bio climático previsto en esta región podría llevar a un menor número de hembras reproductoras, lo cual podría afectar la viabilidad poblacional a futuro, afectando la estructura poblacional y reduciendo la tasa reproductiva y el reclutamiento a largo plazo.

Referencias bibliográficas

- Alfaro, E. J. y Soley, F. Eventos cálidos y fríos en el Atlántico Tropical Sur. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos* 6, 1999. Costa Rica.
- Allsteadt, J. Nesting ecology of *Caiman crocodilus* in Caño Negro, Costa Rica. *Journal of Herpetology* 28, 1994. USA.
- Allsteadt, J. y Lang, J. Sexual dimorphism in the genital morphology of young American alligators, *Alligator mississippiensis*. *Herpetologica* 51, 1995. USA.
- Álvarez del Toro, Miguel. (1974). *Los Crocodylia de México (Estudio Comparativo)*. Ciudad de México.
- Booth, D. T. Influence of incubation temperature on hatchling phenotypes in reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology* 79, 2006. Chicago.
- Bradshaw, W. E. y Holzapfel, C. M. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 98, 2001. USA.
- Brazaitis, P. J. The determination of sex in living crocodylians. *Herpetological Journal* 4, 1968. UK.
- Cabrera, J. M. et al. Distribución y abundancia de *Caiman crocodilus* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 51, 2003. Costa Rica.
- Campos, Z. Effect of habitat on survival of eggs and sex ratio of hatchlings of *Caiman crocodilus yacare* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology* 27, 1993. USA.
- Castillo, R. y J. March. Cambios en los hábitats ecológicos del Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro 1961-1992, en *Ciencias Sociales* 62, 1993. Costa Rica.
- Chabreck, R. H. y Joanen, T. Growth rates of American alligators in Louisiana. *Herpetologica* 35, 1979. USA.
- Cintra, R. Nesting ecology of the Paraguayan Caiman (*Caiman yacare*) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology* 22, 1988. USA.
- Crawshaw, P. G. Effects of hunting on the reproduction of the Paraguayan Caiman (*Caiman yacare*) in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. En: Robinson, J. G. y Redford, K. H. (1991). *Neotropical wildlife use and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Cupul-Magaña, F. G., Rubio-Delgado, A. y Reyes-Juárez, A. Crecimiento en talla y peso del cocodrilo americano

- (*Crocodylus acutus*) durante su primer año de vida. *Revista Española de Herpetología* 18, 2004. España.
- Deeming, D. C. Prevalence of TSD in crocodylians. En: Valenzuela, N. y Lance, V. A. (2004). *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*. Smithsonian Books, Washington.
- Escobedo-Galván, A. H. Temperature variation in nests of *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Alligatoridae). *Acta Herpetológica* 1, 2006. Italia.
- Escobedo-Galván, A. H. Estructura poblacional y proporción de sexos en *Caiman crocodilus* en Caño Negro, Costa Rica. *Iheringia Série Zoologia* 98, 2008. Brasil.
- Ferguson, M. W. J. Post-laying stages of embryonic development in crocodylians. En: Webb, G. J. W., Manolis, S. C. y Whitehead, P. J. (1987). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. Surrey Beatty and Sons, Pty. Ltd, New South Wales, Australia.
- Ferguson, M. W. J. y Joanen, T. Temperature of egg incubation determines sex in *Alligator mississippiensis*. *Nature* 296, 1982. UK.
- Hawkes, L. A. et al. Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Global Change Biology* 13, 2007.
- Hulin, V. et al. Temperature-dependent sex determination and global change: are some species at greater risk? *Oecologia* 160, 2009.
- IPCC. (2007). *Climate change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Janzen, F. J. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 91, 1994. USA.
- Junier, E. F. (2000). *Análisis de la población de Caiman crocodilus en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Costa Rica*. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional, Costa Rica.
- Kallimanis, A. S. Temperature-dependent sex determination and climate change. *Oikos* 119, 2010. Suecia.
- Lance, V. A., Elsey, R. M. y Lang, J. W. Sex ratios of American alligators (Crocodylidae): male or female biased? *Journal of Zoology* 252, 2000. UK.
- Lang, J. y Andrews, H. Temperature-dependent sex determination in crocodylians". *Journal of Experimental Zoology* 270, 1994.
- Laurance, W. F. et al. Global warming, elevational ranges and the vulnerability of tropical biota. *Biological Conservation* 144, 2011. UK.
- Loarie, S. R. et al. The velocity of climate change. *Nature* 462, 2009.
- Magnusson, W. E. Maintenance of temperature of crocodile nests (Reptilia, Crocodylidae). *Journal of Herpetology* 13, 1979. USA.
- Mallows, C. L. Some comments on Cp. *Technometrics* 15, 1973.
- Mazaris, A.D. et al. Do long-term changes in sea surface temperature at the breeding areas affect the breeding dates and reproduction performance of Mediterranean loggerhead turtles? Implications for climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367, 2008.
- Méndez, C. (2004). *Evaluación de la actividad pesquera artesanal en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Los Chiles, Alajuela, Costa Rica*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional, Costa Rica.
- Mitchell, N. J. et al. Demographic effects of temperature-dependent sex determination: will tuatara survive global warming? *Global Change Biology* 16, 2010.
- Mora, I. y Amador, J. A. El ENOS, El IOS y la corriente en chorro de bajo nivel en el oeste del Caribe. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos* 7, 2001. Costa Rica.
- Parmesan, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 2006.
- Pike, D. Do Green turtles modify their nesting seasons in response to environmental temperatures? *Chelonian Conservation and Biology* 8, 2008.
- Piña, C. I., Larriera, A. y Cabrera, M. R. Effect of temperature on incubation period, sex ratio, hatching success and survivorship in *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Herpetology* 37, 2003. USA.
- Piña, C. I. et al. The temperature-sensitive period (TSP) during incubation of broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*) eggs. *Amphibia-Reptilia* 28, 2007.
- Rebêlo, G. H. et al. Growth, sex ratio, population structure, and hunting mortality of *Caiman yacare* in the Pantanal, Brazil. *Vida Silvestre Neotropical* 6, 1997. Costa Rica.
- Retana, J. (2005). *Determinación de índices de extremos climáticos para detectar un cambio en el clima de la zona Norte de Costa Rica*. Reporte Técnico, Gestión de Desarrollo, Instituto Meteorológico Nacional, San José.
- Retana, J. y Villalobos, J. A. Caracterización pluviométrica de la fase cálida de ENOS en Costa Rica con base en probabilidades de ocurrencia de eventos en tres escenarios: seco, normal y lluvioso. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos* 7, 2000. Costa Rica.
- Rhodes, W. E. y Lang, J. W. Alligator nest temperatures and hatchling sex ratios in coastal South Carolina. *Proceedings of the Annual Conference, Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies* 50, 1996. USA.
- Thorbjarnarson, J. B. Are crocodylian sex ratios female biased? The data are equivocal. *Copeia* 2, 1997. USA.
- Tucker, J. K. et al. Climatic warming, sex ratios, and red-eared sliders (*Trachemys scripta elegans*) in Illinois. *Chelonian Conservation and Biology* 7, 2008.

- Valenzuela, N. Temperature-dependent sex determination. En: Deeming, D. C. (2004). *Reptilian incubation: environment, evolution and behaviour*. Nottingham University Press, Nottingham, UK.
- Velasco, A. y Ayarzagüena, J. Spectacled caiman *Caiman crocodilus*. En: Manolis, S. C. y Stevenson, C. (2010). *Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan*. Crocodile Specialist Group – UICN, Darwin, Australia.
- Villalobos, R. y Retana, J. Un método para el pronóstico de lluvias en Costa Rica: agrupación de años con características pluviométricas semejantes para la creación de escenarios climáticos. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos* 8, 2001. Costa Rica.
- Wapstra E. et al. Climate effects on offspring sex ratio in a viviparous lizard. *Journal of Animal Ecology* 78, 2009. UK.
- Webb, G. J. W., Buckworth, R. y Manolis, S. C. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay river area, N.T. III. Growth, movement and the population age structure. *Australian Wildlife Research* 10, 1983. Australia.
- Webb, G. J. W. et al. The effects of incubation temperature on sex determination and embryonic development rate in *Crocodylus johnstoni* and *Crocodylus porosus*. En: Webb, G. J. W. y Manolis, S. C. (1987). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. Surrey Beatty and Sons, Pty. Ltd, New South Wales, Australia.
- Weishampel, J. F., Bagley, D. A. y Ehrhart, L. M. Earlier nesting by loggerhead sea turtles following sea surface warming. *Global Change Biology* 10, 2004.
- Zhang, F. et al. Climate warming and reproduction in Chinese alligators. *Animal Conservation* 12, 2009. UK.

Agradecimientos

Agradecemos al Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica por el apoyo con el equipo de campo, y a los funcionarios del Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro por el soporte logístico y las facilidades brindadas durante la realización del estudio, principalmente a Alberto Delgado. Al Ministerio de Ambiente por el permiso de investigación científica.