

Aplicando modelos de nicho ecológico para predecir áreas potenciales de hibridación entre *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*

*Applying ecological niche models to predict potential hybridization areas between *Crocodylus acutus* and *C. moreletii**

Armando H. Escobedo-Galván¹ y Constantino González-Salazar^{1, 2}

RESUMEN

Se aplicaron modelos de nicho ecológico utilizando el algoritmo GARP para predecir el área de distribución potencial del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*), el cocodrilo de pantano (*C. moreletii*) y los híbridos entre ambas especies con base en estudios genéticos previos; una vez realizados los modelos, se evaluó la pérdida de sitios con hábitat natural por las actividades humanas y las zonas de hibridación para la distribución potencial de poblaciones genéticamente puras de ambas especies. Los resultados mostraron que la distribución de ambas especies podría ser mayor a la conocida actualmente. Para el cocodrilo americano, los modelos mostraron que su distribución potencial incluye gran parte de la península de Yucatán y Tabasco, donde se ha considerado que la especie posiblemente esté ausente; mientras que la distribución potencial del cocodrilo de pantano incluye partes del sur de Tamaulipas hasta la parte norte de Honduras. Los sitios de coincidencia entre ambas especies sugieren que en la península de Yucatán se presenta una alta probabilidad de hibridación y/o introgresión. El impacto de la transformación de hábitat y las zonas potenciales de hibridación reduce el área potencial de distribución del cocodrilo de pantano y cocodrilo americano en 87% y 86%, respectivamente, en México. Con base en los resultados de este estudio se discuten algunas implicaciones en cuanto al estado de conservación de ambas especies, tanto a escala local como regional.

Palabras clave: Cocodrilo americano, cocodrilo de pantano, México, introgresión, modelos de nicho ecológico

ABSTRACT

The potential distribution of American crocodile (*Crocodylus acutus*), Morelet's crocodile (*C. moreletii*), and hybrids of both species based on genetic studies available, was estimated by applying ecological niche models with GARP algorithm. Once the models were applied, we evaluated the impact of transformed habitat and hybridization areas on the potential distribution of genetically pure populations of both species. The results showed that the distribution of both species could be larger than it is at the moment. The ecological niche models showed that potential distribution of the American crocodile includes some areas of the Yucatan Peninsula and the state of Tabasco, where this species has been considered absent; for Morelet's crocodile, the models included areas from the southern region of the state of Tamaulipas up to northern Honduras. The overlap areas between American and Morelet's crocodiles showed that the Yucatan Peninsula has a high probability of hybridization and/or introgression. The impact of transformed habitat and hybridization areas, decreases the potential distribution areas for both *C. moreletii* and *C. acutus* in 87 percent and 86 percent, respectively, in Mexico. Based on our results, we present some local and regional implications as for the conservation status for both species.

Key words: American crocodile, Morelet's crocodile, Mexico, introgression, ecological niche models

INTRODUCCIÓN

El cocodrilo americano y el cocodrilo de pantano son especies macro-simpátricas en la península de Yucatán, Belice, y posiblemente en la costa Caribe de Guatemala (Platt y Thorbjarnarson, 2000a, 2000b; Cedeño-Vázquez, Ross y Calmé, 2006). La falta de estudios sobre la variación morfológica de ambas especies, como consecuencia de los cambios ontogenéticos (Erickson, Lappin & Vliet, 2003) o por las adaptaciones a las condiciones ambientales (Piras, Teresi, Buscalioni y Cubo, 2009), han limitado determinar los caracteres derivados para la identificación correcta de cada especie (Platt y Rainwater, 2006).

En los últimos años, mediante el uso de diferentes técnicas moleculares como ADN mitocondrial, microsatélites e ISSR (Inter Simple

Sequence Repeats), ha sido posible identificar y confirmar la presencia de híbridos en las zonas costeras de Belice (Ray et al., 2004) y en la península de Yucatán (Cedeño-Vázquez et al., 2008; Rodríguez, Cedeño-Vázquez, Forstner y Densmore, 2008; Machkour-M'rabet et al., 2009). La presencia de híbridos trae consigo implicaciones para conocer a detalle los límites de su distribución y la repartición del micro-hábitat entre ambas especies en las zonas de coincidencia.

Respecto al cocodrilo americano, Álvarez del Toro (1974) mencionó: "se sabe que era abundante en las costas del sur de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca, así como en Veracruz, Tabasco y Campeche". Además, Álvarez del Toro sugirió la presencia del cocodrilo americano en el río Coatzacoalcos en la década de 1940 (Sigler, 1996). Esta información indica una

¹ Laboratorio de Análisis Espaciales, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, D.F., México. Correo-e: elchorvis@gmail.com

² C3-Centro de Ciencias de la Complejidad, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, D.F., México. Correo-e: cgs@ibiologia.unam.mx

posible ocurrencia del cocodrilo americano en algunas zonas costeras del Golfo de México, lo cual podría ampliar su área de distribución y el área potencial de hibridación.

La introgresión genética, aunada a la pérdida y/o modificación del hábitat y la cacería ilegal, son las principales amenazas para especies con áreas de distribución restringida y en peligro de extinción (Milián-García et al., 2011). En el caso del cocodrilo de pantano y el cocodrilo americano, la introgresión genética puede representar una disminución importante en el área de distribución del cocodrilo de pantano, afectando su estado de conservación. Aunque, al parecer, las poblaciones silvestres del cocodrilo de pantano se encuentran en buen estado siendo consideradas en la categoría de bajo riesgo de acuerdo con la Lista Roja de la UICN, y en marzo de 2010 fue transferido del Apéndice I al Apéndice II de CITES para México y Belice, mientras que para Guatemala se mantiene en el Apéndice I por falta de información sobre el estado de sus poblaciones silvestres (Platt, Sigler y Rainwater, 2010; Sánchez Herrera, López Segurajáuregui, García Naranjo Ortiz de la Huerta y Benítez Díaz, 2011). Sin embargo, el tema de la hibridación y/o introgresión genética ha sido poco discutido respecto a los efectos en su viabilidad poblacional y su repercusión en los planes de manejo y conservación tanto a nivel nacional como internacional.

En la última década, el uso de herramientas como el modelado de nicho ecológico ha sido ampliamente utilizado en estudios de ecología y biogeografía (Stockwell y Peters, 1999; Guralnick y Pearman, 2009). Estos estudios consideran que la distribución conocida de las especies provee información suficiente para caracterizar sus requerimientos ecológicos (Kadmon, Farber y Danin, 2003), identificando las condiciones ambientales favorables para su desempeño biológico (Pounds y Puschendorf, 2004). Esto sugiere que la distribución de especies está determinada por condiciones ambientales, por lo que es posible estimar la distribución potencial de especies para las cuales se cuenta con poca información, o son raras de observar en campo, con el fin de aportar información sobre aspectos ecológicos (Jackson y Robertson, 2011; Cupul-Magaña y González-Salazar, 2011).

El objetivo principal de este estudio fue determinar el área potencial de hibridación entre el cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y el cocodrilo de pantano (*C. moreletii*) utilizando

modelos de nicho ecológico, y discutir sobre las implicaciones para la conservación y manejo de los cocodrilos, principalmente en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Modelos de distribución potencial

Para determinar el área potencial de distribución e hibridación del cocodrilo americano (*C. acutus*) y el cocodrilo de pantano (*C. moreletii*) se aplicaron modelos de nicho ecológico utilizando el algoritmo GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Production) en su implementación para PC (DesktopGarp ver. 1.1.6). GARP es un algoritmo genético que produce, de manera iterativa, una serie de reglas que definen las condiciones ecológicas en las cuales se encuentra una especie, basado en asociaciones no aleatorias entre localidades de presencia de la especie (longitud-latitud) y un conjunto de variables ambientales para la producción de los modelos y proyectarlos al espacio geográfico generando mapas de distribución potencial (Stockwell y Noble, 1991; Stockwell y Peters, 1999; Peterson, 2001).

Para este estudio se generaron tres modelos de nicho ecológico: uno para el cocodrilo americano y otro para el cocodrilo de pantano, con base en puntos de distribución reportados en la literatura para cada especie; y por último, un tercer modelo para los híbridos, utilizando las localidades donde se ha confirmado la presencia de híbridos a partir de estudios genéticos (Cedeño-Vázquez et al., 2008; Rodríguez et al., 2008). Como factores ambientales se integraron 19 variables bioclimáticas que representan las tendencias anuales (e.g., la temperatura media anual y precipitación), la estacionalidad (e.g., rango de precipitación anual) y las condiciones ambientales extremas (e.g., valores superiores e inferiores de la temperatura para los meses más cálidos y fríos). Esta información fue obtenida de la base electrónica Worldclim (www.worldclim.org) a 1 km de resolución de tamaño del pixel (Hijmans, Cameron, Parra, Jones y Jarvis, 2005).

Debido a que GARP no produce soluciones únicas, se siguieron las recomendaciones metodológicas de Anderson, Lew y Peterson (2003). Se generaron 100 modelos para cada especie, con 0.01 de límite de convergencia a 1,000 iteraciones máximo para delimitarlos. Se seleccionaron 20 modelos con un umbral de 20% de error de omisión (predecir ausencia en áreas en

donde la especie realmente está presente), para obtener, finalmente, los diez mejores modelos más cercanos a la mediana en el eje del error de comisión (predecir presencia en áreas donde la especie realmente está ausente), que predigan la distribución geográfica potencial de las especies (Anderson et al., 2003). Para realizar cada modelo se tomó 60% de los registros como datos de entrenamiento (construcción del modelo) y el 40% restante fueron datos de verificación de los modelos.

Los diez modelos resultantes fueron sumados en ArcView 3.2 para obtener un mapa de consenso, donde los valores de los píxeles representen el número de modelos que predicen la distribución de la especie en cada uno (potencialmente de 0-10). Finalmente, estos mapas de consenso fueron convertidos a mapas binarios de presencia-ausencia. Para producir los mapas binarios (0-1) se determinó el valor umbral más apropiado del consenso para describir la distribución de las especies considerando aquel valor del consenso donde los mapas predijeran al menos 90% de los registros de colecta de las especies. Los valores umbrales para los mapas binarios fueron de 8 a 10. Es decir, los valores 8-10 fueron convertidos a 1 (presencia) y los valores 0-7, a 0 (ausencia).

Cada modelo fue evaluado estadísticamente por medio de una prueba de Chi-cuadrada (χ^2) para determinar si predijeron correctamente las localidades de presencia con más frecuencia de lo esperado por azar, dada la proporción de píxeles donde la especie se predice presente dentro del total del área de estudio (Fielding y Bell, 1997; Feria y Peterson, 2002; Anderson et al., 2003; Solano y Feria, 2007; Soberón y Peterson, 2009).

Áreas de coincidencia e hibridación

Las áreas de coincidencia fueron determinadas combinando los mapas de distribución potencial de ambas especies; mientras que el área de hibridación fue determinada por los modelos de los híbridos reportados. Para determinar el posible impacto que tendrían las zonas de coincidencia e hibridación en las poblaciones genéticamente puras se analizaron dos escenarios: 1) La pérdida de área para ambas especies dada la proporción de área ocupada por los híbridos confirmados dentro de sus distribuciones; y 2) la pérdida de área para ambas especies dada la coincidencia de sus áreas de distribución poten-

cial. Esta proporción fue calculada como el número de píxeles compartidos entre una especie e híbridos para el primer escenario (SP), y en el segundo caso únicamente entre ambas especies (SP) dividido entre el total de píxeles correspondientes al área de distribución de cada especie (S1) (Sánchez-Cordero et al., 2008):

Proporción de área= $SP/S1 \times 100$.

Esta medida permite analizar las tendencias de la posible sustitución geográfica de las poblaciones genéticamente puras.

Efecto de la pérdida de hábitat

Evaluar el efecto de las actividades humanas sobre los hábitats naturales a los cuales las especies están asociadas es un aspecto fundamental para entender la situación en que se encuentran las poblaciones de cocodrilos dentro de su rango geográfico (Sánchez-Cordero, Iloldi-Rangel, Linaje, Sarkar y Peterson, 2005). Por lo tanto, se evaluó el efecto de la reducción de áreas naturales dentro de su distribución potencial en México utilizando el mapa del inventario nacional forestal 2000 (Palacio et al., 2000; www.igeograf.unam.mx, www.inegi.gob.mx) para recortar la distribución predicha para los cocodrilos, así como las áreas potenciales de hibridación. Esto permite conocer cuánta área de la distribución de cada especie se ve afectada tanto por el aumento de áreas de hibridación como por la modificación de hábitats naturales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribución potencial de *C. acutus* y *C. moreletii*

El área utilizada para generar los modelos de nicho ecológico para ambas especies, abarcó su distribución continental para brindar un panorama más amplio de la situación de ambas especies al no restringir los modelos sólo a una parte su distribución. En general, la predictividad de los modelos fue estadísticamente significativa ($P < 0.0001$) para predecir correctamente la presencia de las especies.

En el caso particular del cocodrilo americano se obtuvo un porcentaje de predicción del 96% ($\chi^2 = 102.30$, $P < 0.0001$). Los modelos de nicho ecológico mostraron que la distribución potencial del cocodrilo americano incluye gran parte de la península de Yucatán y Tabasco donde se ha

considerado que la especie posiblemente esté ausente. Además, no se observó una barrera ambiental o geográfica (mediante el uso de variables topográficas) que limite la presencia del cocodrilo americano a la región noroeste de la península de Yucatán (Figura 1a), donde anteriormente ha sido considerado como su límite de distribución (Thorbjarnarson et al., 2006; Thorbjarnarson, 2010). Esto sugiere que posiblemente la distribución del cocodrilo americano incluya algunas zonas de la península de Yucatán y el Golfo de México. La capacidad de dispersión del cocodrilo americano y su adaptación a los ambientes costero-marinos es mayor que las otras especies del género *Crocodylus* (*C. moreletii*, *C. intermedius* y *C. rhombifer*) en el continente americano (Casas-Andreu, 1997), lo cual aumentaría la posibilidad de desplazarse activamente y encontrarse en el Golfo de México.

Por otro lado, los problemas taxonómicos respecto al cocodrilo americano y cocodrilo de pantano (e.g., *Crocodylus americanus* Laurenti, 1768 y *Crocodylus mexicanus* Bocourt, 1869) desde mediados del siglo XVIII hasta principios del siglo XX, dio pie a la confusión en cuanto a la presencia de ambas especies, principalmente para las zonas del golfo. Esta confusión fue en parte abordada por Ross y Ross (1987) al evaluar los patrones de escamación nuchal del cocodrilo de pantano y cocodrilo americano, concluyendo que *Crocodylus mexicanus* es sinónimo de *Crocodylus moreletii*, descartando la presencia del cocodrilo americano en la parte norte y centro del Golfo de México. Sin embargo, Ernst, Ross y Ross (1999) mencionaron la presencia del cocodrilo americano en la desembocadura de los ríos Grijalva y Usumacinta, en Tabasco, y en la Laguna de Términos, en Campeche, abriendo nuevamente el debate en cuanto a la presencia del cocodrilo americano en el Golfo de México. Las zonas reportadas por Ernst et al. (1999) fueron predichas por los modelos de nicho ecológico, mostrando que existen las condiciones ambientales tanto en la península de Yucatán y el Golfo de México para que la especie esté presente (Figura 1a).

Para el cocodrilo de pantano se obtuvo un porcentaje de predicción del 95% ($\chi^2=20.94$, $P<0.0001$). La distribución potencial de esta especie incluye partes del sur de Tamaulipas hasta la parte norte de Honduras, donde los modelos mostraron que existen condiciones ambientales favorables para su presencia en la región del valle de Motagua y la costa caribeña de Honduras (Figura 1b). Lara, Rosales, Chavez y Castañeda (1997) registraron la presencia del cocodrilo de pantano

a 14 km de la frontera entre Guatemala y Honduras, por lo que posiblemente la especie podría estar distribuida más al sur. Aunque el cocodrilo de pantano ha sido considerada como una especie de "agua dulce", es posible encontrar algunos individuos en hábitats salinos (Escobedo-Galván, Palacios-Chávez y Vovides-Tejera, 2008; Platt et al., 2010), lo cual favorecería su dispersión por medio del mar entre cuerpos de agua costeros.

A pesar de no contar con evidencia empírica, Álvarez del Toro (1974) mencionó, en su obra sobre los *Crocodylia* de México, la presencia del cocodrilo americano en el Golfo de México, mientras que para el cocodrilo de pantano incluyó a Honduras dentro de su área de distribución; sorprendentemente, su obra fue publicada al menos 10 años antes de que cualquier estudio tratara de aclarar y/o establecer la distribución de ambas especies. Los resultados de este estudio aportan información para soportar parte de las observaciones realizadas por Álvarez del Toro (1974).

Áreas de hibridación y/o introgresión

La combinación de los mapas de distribución potencial para detectar las áreas de coincidencia y como potenciales áreas de hibridación, permitieron inferir de qué manera las dos especies de cocodrilos pueden verse afectadas por la pérdida de zonas con poblaciones genéticamente puras. En este sentido, se analizaron los dos posibles escenarios dadas las coincidencias geográficas de las distribuciones obtenidas con los modelos de nicho ecológico: 1) En primer lugar, si considerando únicamente el solapamiento geográfico del área predicha para los híbridos confirmados (porcentaje de predicción del 100%; $\chi^2=23.57$, $P<0.0001$; Figura 1d), encontramos que el cocodrilo de pantano perdería 13% del total de su distribución potencial, mientras que el cocodrilo americano perdería sólo 9%. Sin embargo, aunque la proporción de pérdida para el cocodrilo americano es menor, ésta corresponde casi al total de su área ocupada en la península de Yucatán conforme a su distribución actualmente descrita (Thorbjarnarson et al., 2006). 2) El segundo escenario toma en cuenta la combinación de las distribuciones potenciales de ambas especies, siendo consideradas como áreas de coincidencia. Esta propuesta considera la posibilidad de que las especies puedan ocupar todos los sitios que presenten las condiciones ambientales que favorezcan su presencia. En este sentido, la distribución del cocodrilo americano podría am-

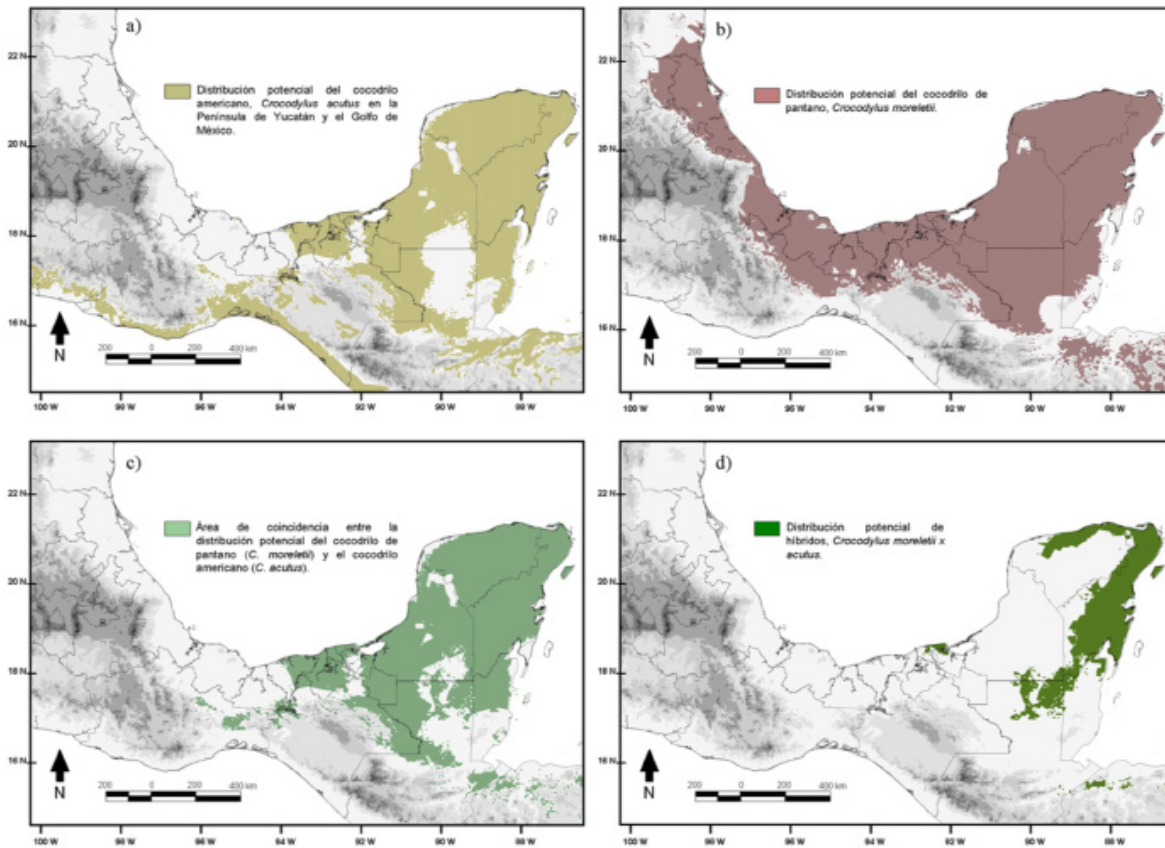


Figura 1. Distribución potencial a partir de modelos de nicho ecológico para el cocodrilo americano, *Crocodylus acutus* (a), cocodrilo de pantano, *C. moreletii* (b), zonas de coincidencia entre ambas especies (c) y distribución potencial de híbridos reportados (d).

pliarse a toda la península de Yucatán y algunas zonas del Golfo de México, dada la distribución del cocodrilo de pantano sería una zona con alta probabilidad de hibridación y/o introgresión. Con base en este escenario, el área de pérdida para las poblaciones del cocodrilo de pantano sería 42% de toda su área de distribución potencial (Figura 2a), mientras que para el cocodrilo americano se reduciría 39% (Figura 2b).

Algunas observaciones previas sobre la ecología de anidación sugieren una posible ocurrencia de híbridos en las zonas costeras de Campeche (Escobedo-Galván, Padilla-Paz, Perera-Trejo, González-Jáuregui y Gómez-Duarte, 2009). Por otro lado, Machkour-M'rabet et al. (2009) mencionaron que en su estudio de genética una de las muestras del cocodrilo de pantano proveniente de un sitio en Quintana Roo, alejado de la costa, tenía un origen híbrido. Ambos sitios se encuentran dentro del área potencial de coincidencia y de hibridación predicha por los resultados de este estudio (Figura 1c y 1d).

En el caso de Belice, los modelos predijeron los sitios donde se ha reportado hibridación entre ambas especies con base en estudios de genética (Ray et al., 2004). Sin embargo, si consideramos el área de distribución potencial de ambas especies, es posible que el área de introgresión sea mayor que las zonas reportadas (Figura 1c). Esto sugiere realizar estudios de genética incluyendo muestras de sitios cercanos al área de hibridación que puedan ayudar a determinar la presencia del cocodrilo americano en zonas del Golfo de México, además de conocer el efecto de las actividades humanas (e.g., la construcción de embalses) sobre el flujo genético de los cocodrilos en la región (Mandujano-Camacho y Rodas-Trejo, 2010).

Pérdida de hábitat

Para evaluar cómo estarían siendo afectados ambos cocodrilos debido a la pérdida de hábitats naturales, se considero únicamente la dis-

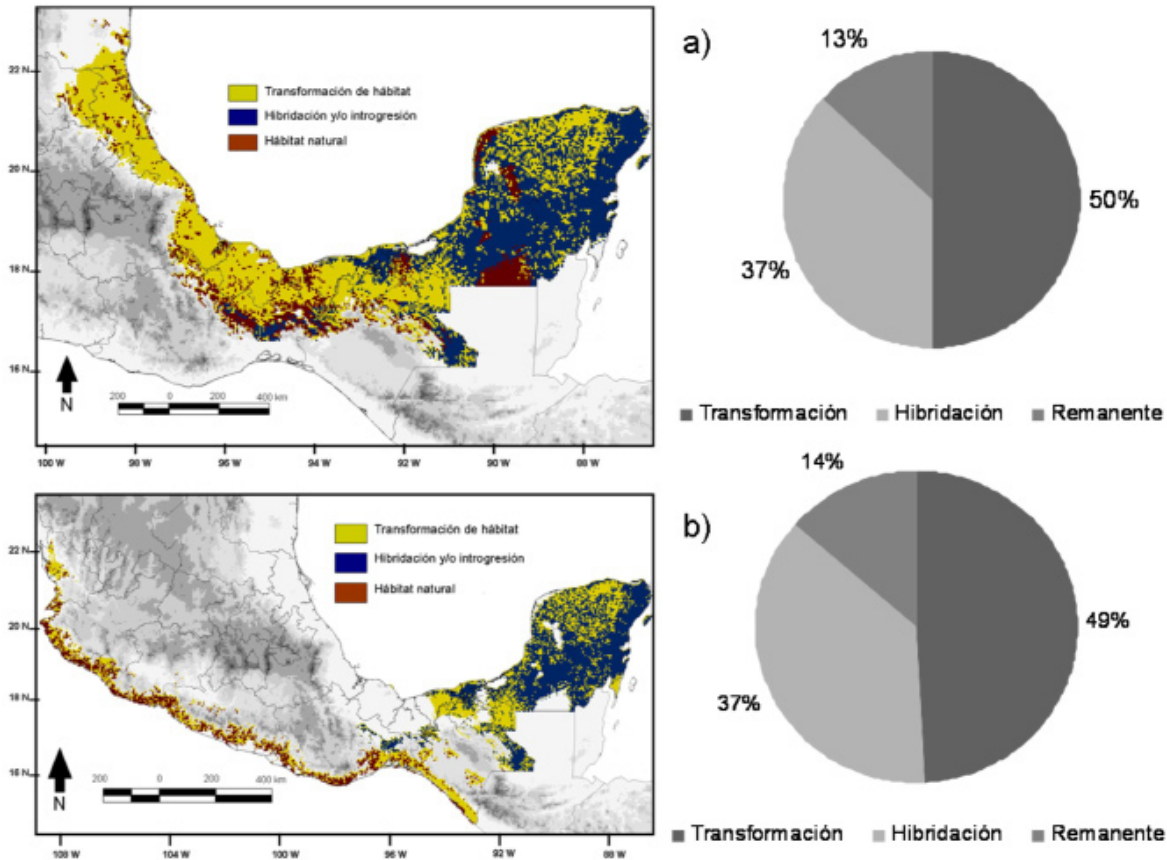


Figura 2. Transformación de hábitat y zonas potenciales de hibridación en las áreas de distribución potencial del cocodrilo del pantano (a) y el cocodrilo americano (b) en México.

tribución en México ante la falta de información para las zonas de Centro y Sudamérica. En este caso, si consideramos que el hábitat transformado en agro-sistemas y asentamientos rurales o urbanos constituyen hábitats inadecuados o poco favorables para las especies incluidas en este estudio, esto da como resultado que por la transformación de su hábitat la distribución del cocodrilo de pantano en México se reduce en 50% (Figura 2a); además, si adicionalmente consideramos las áreas potenciales de hibridación, el escenario es más drástico, ya que el área remanente para la distribución del cocodrilo de pantano sólo sería 13% de su área potencial (Figura 2a). En el caso del cocodrilo americano, esperábamos observar una situación diferente al cocodrilo de pantano; sin embargo, la reducción de área por transformación e hibridación es similar (Figura 2b). Es importante mencionar que en este estudio sólo se está tomando en cuenta su distribución potencial en México, por lo cual, la situación del cocodrilo americano puede cambiar al incluir su distribución completa.

Implicaciones para la conservación

Cedeño-Vázquez et al. (2008), Rodríguez et al. (2008) y Machkour-M'rabet et al. (2009) observaron mediante diferentes técnicas moleculares, que los eventos de hibridación y/o introgresión ocurren en ambas direcciones, esto quiere decir que son frecuentes los cruces entre *C. moreletii* x *C. acutus* y viceversa, en la península de Yucatán. Aunado a ello, han observado que la introgresión se da en diferentes niveles con una marcada dominancia del genoma del cocodrilo de pantano (*C. moreletii*) sobre el cocodrilo americano (*C. acutus*). Esta situación tiene diferentes implicaciones para el estado de conservación de ambas especies, la cual debe abordarse desde dos puntos de vista, principalmente.

Una primera perspectiva debe hacerse a escala local (península de Yucatán) donde queda demostrado, con base en los estudios de genética (Ray et al., 2004; Cedeño-Vázquez et al., 2008; Rodríguez et al., 2008; Machkour-M'rabet et al., 2009), ecología poblacional (Charruau, Calmé y

Cedeño-Vázquez, 2005; Cedeño-Vázquez et al., 2006; Charruau, Thorbjarnarson y Hanaut, 2010) y los resultados de este estudio, que las poblaciones del cocodrilo americano están amenazadas por los procesos de hibridación y/o introgresión que se presentan en la región, quedando como poblaciones puras en términos genéticos y con un buen estado de conservación las de Banco Chinchorro e isla de Cozumel. En otras palabras, se podría considerar que para México, el área de distribución del cocodrilo americano en la costa caribe está desapareciendo por efectos de hibridación y/o introgresión (debido a la dominancia del genoma del cocodrilo de pantano en los híbridos), aunado a la fragmentación y disminución de hábitat (Figura 2b). En cuanto a las poblaciones insulares genéticamente puras, los procesos antropogénicos y factores naturales, en el caso de Cozumel —desarrollo turístico— y Banco Chinchorro —frecuencia e incidencia de huracanes—, respectivamente, podrían afectar la viabilidad poblacional en el corto y mediano plazo para ambas poblaciones (Machkour-M'rabet et al., 2009; Charruau et al., 2010).

Como una segunda perspectiva, a escala regional, considerando el área de distribución de ambas especies; para el cocodrilo de pantano, el área potencial de hibridación y/o introgresión representa una disminución del 37% de su área potencial de distribución, siendo la especie más afectada; mientras que para el cocodrilo americano no representa más del 10% de toda su área de distribución, por lo que sus poblaciones ubicadas en la costa caribe de Centroamérica no tendrían ningún problema en cuanto a los efectos de la hibridación y/o introgresión (Figura 2), ya que las poblaciones isleñas aisladas (Cozumel y Banco Chinchorro para México y del atolón de Turneffe en Belice), hasta cierto punto, pueden ayudar en la recuperación de las poblaciones continentales debido a que representan reservorios genéticos para la región (Machkour-M'rabet et al., 2009).

Recientemente se estableció el programa nacional de monitoreo de las poblaciones naturales del cocodrilo de pantano en México (Sánchez Herrera et al., 2011); sin embargo, con base en nuestros resultados, las áreas propuestas para el monitoreo se localizan en sitios donde se observa un alto impacto sobre la vegetación natural y/o en zonas con alta probabilidad de presencia de hibridación; por lo cual, consideramos que el programa debe incluir poblaciones ubicadas en áreas donde estas amenazas no presenten un alto impacto o estén ausentes (e.g., Calakmul

y Los Petenes, Campeche) (Figura 2a). De esta manera, al contar con poblaciones que sirvan de referencia, los resultados generados en el monitoreo brindarán un mejor panorama de la situación actual del cocodrilo de pantano al poder identificar de qué manera se ven impactadas sus poblaciones por los cambios ambientales. En cuanto al cocodrilo americano, es importante mantener un monitoreo constante de las poblaciones insulares para conocer la dinámica poblacional (e.g., tasa de migración a la costa, sitios de anidación, población reproductiva) al mismo tiempo realizar estudios de genética para evaluar si existe endogamia en las poblaciones y su efecto en la viabilidad a futuro.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Hernán Mandujano por la invitación, apoyo y confianza para participar en este volumen especial. Agradecemos el apoyo de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA-UNAM IN221208) para realizar el presente estudio. Este estudio contó con apoyo parcial a través de la Organización para Estudios Tropicales (INECOL LSU OTS 07-19), la fundación IdeaWild (Proyecto 1775) y Cleveland Metropark Zoo-Cleveland Zoological Society. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología agradecemos las becas para realizar los estudios en el Programa de Ciencias Biomédicas (AHE-G) y el Posgrado en Ciencias Biológicas (CG-S) de la UNAM.

REFERENCIAS

- Álvarez del Toro, M. (1974). Los Crocodylia de México (estudio comparativo). Ciudad de México: Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables.
- Anderson, R.P., Lew, D. & Peterson, A.T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting models. *Ecological Modeling*, 162, 211-232.
- Casas-Andreu, G. (1997). Dispersión o vicarianza en la distribución de *Crocodylus* en el continente Americano: Memorias de la 4ta. Reunión Regional del Grupo de Especialistas en Cocodrilos de América Latina y el Caribe. Villahermosa, Tabasco: México.
- Cedeño-Vázquez, J.R., Ross, J.P. & Calme, S. (2006). Population status and distribution of *Crocodylus acutus* and *C. moreletii* in southeastern Quintana Roo, Mexico. *Herpetological Natural History*, 10, 53-66.
- Cedeño-Vázquez, J.R., Rodríguez, D., Calme, S., Ross, J.P., Densmore, L.D. & Thorbjarnarson, J.B. (2008). Hybridization of *Crocodylus acutus* and *Crocodylus moreletii* in the Yucatan Peninsula: I. Evidence from mitochondrial DNA and morphology. *Journal of Experimental Zoology*, 309A, 661-673.

- Charruau, P., Cedeño-Vazquez, J.R. & Calme, S. (2005). Status and conservation of the American crocodile (*Crocodylus acutus*) in Banco Chinchorro Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Herpetological Review*, 36, 390-395.
- Charruau, P., Thorbjarnarson, J.B. & Henaut, Y. (2010). Tropical cyclones and reproductive ecology of *Crocodylus acutus* Cuvier, 1807 (Reptilia: Crocodylia: Crocodylidae) on a Caribbean atoll in Mexico. *Journal of Natural History*, 44, 741-761.
- Cupul-Magaña, F.G. y González-Salazar, C. (2011). Distribución potencial para México de cuatro especies de ciempiés (Myriapoda, Chilopoda). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 35, 289-293.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2002). Arcview ver. 32. Redlands, CA.
- Erickson, G.M., Lappin, A.K. & Vliet, K.A. (2003). The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology*, 260, 317-327.
- Ernst, C.H., Ross, F.D. & Ross, C.A. (1999) *Crocodylus acutus* (Cuvier) American crocodile. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 700, 1-17.
- Escobedo-Galvan, A.H., Palacios-Chavez, V. & Vovides-Tejera, A. (2008). *Crocodylus moreletii*: salinity tolerance. *Herpetological Review*, 39, 346-347.
- Escobedo-Galvan, A.H., Padilla-Paz, S.E., Perera-Trejo, E.E., Gonzalez-Jauregui, M. & Gomez-Duarte, J.O. (2009) *Crocodylus moreletii*: nesting ecology. *Herpetological Review*, 40, 211-212.
- Feria, P. & Peterson, A.T. (2002). Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: A valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions*, 8, 49-56.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38-49.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Jackson, C.R. & Robertson, M.P. (2011). Predicting the potential distribution of an endangered cryptic subterranean mammal from few occurrence records. *Journal of Nature Conservation*, 19, 87-94.
- Kadmon, R., Farber, O. & Danin A. (2003). A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, 13, 853-867.
- Lara, O., Rosales, L., Chavez, B. & Castañeda, F. (1997). A new recorded locality and information on Morelet's Crocodile. *Crocodile Specialist Group Newsletter*, 16, 29-30.
- Machkour-M'Rabet, S., Hénaut, Y., Charruau, P., Gevrey, M., Winterton, P. & Legal, L. (2009). Between introgression events and fragmentation, islands are the last refuge for the American crocodile in Caribbean Mexico. *Marine Biology*, 156, 1321-1333.
- Mandujano-Camacho, H. y Rodas-Trejo, J. (2010). Abundancia de *Crocodylus acutus* en sitios paradójicos por influencia de las hidroeléctricas que fragmentan el río Grijalva en Chiapas, México. *Revista Latinoamericana de Conservación*, 1, 38-51.
- Milian-Garcia, Y., Venegas-Anaya, M., Frias-Soler, R., Crawford, A.J., Ramos-Targarona, R., Rodriguez-Soberon, R., Alonso-Tabet, M., Thorbjarnarson, J., Sanjur, O.I., Espinosa-Lopez, G. & Bermingham, E. (2011). Evolutionary history of Cuban crocodiles *Crocodylus rhombifer* and *Crocodylus acutus* inferred from multilocus markers. *Journal of Experimental Zoology*, 315, 358-375.
- Palacio, J.L., Bocco, G., Velásquez, A., Mas, J. F., Takaki, F., Victoria, A., Luna, L., Gómez, G., López, J. Palma, M., Trejo, I., Peralta, A., Prado, J., Rodríguez, A., Mayorga R. y González, F. (2000). La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del inventario forestal nacional 2000. *Boletín del Instituto de Geografía, Investigaciones Geográficas, UNAM*, 43, 183-203.
- Peterson, A.T. (2001). Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, 103, 599-605.
- Piras, P., Teresi, L., Buscalioni, A.D. & Cubo, J. (2009). The shadow of forgotten ancestors differently constrains the fate of Alligatoroidea and Crocodyloidea. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 30-40.
- Platt, S.G., & Rainwater, T.R. (2006). A review of morphological characters useful for distinguishing Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) and American crocodile (*Crocodylus acutus*) with an emphasis on populations in the coastal zone of Belize. *Bulletin of Chicago Herpetology Society*, 40, 25-29.
- Platt, S.G. & Thorbjarnarson, J.B. (2000a). Status and conservation of the American crocodile, *Crocodylus acutus*, in Belize. *Biological Conservation*, 96, 13-20.
- Platt, S.G. & Thorbjarnarson, J.B. (2000b). Population status and conservation of Morelet's crocodile, *Crocodylus moreletii*, in northern Belize. *Biological Conservation*, 96, 21-29.
- Platt, S.G., Sigler, L. & Rainwater, T.R. (2010). Morelet's Crocodile *Crocodylus moreletii*, in: S.C. Manolis & C. Stevenson (Eds.), *Crocodyles: Status Survey and Conservation Action Plan* (pp. 79-83), Darwin: CSG-SSC-UICN.
- Pounds, J.A. & Puschendorf, R. (2004). Ecology: Clouded futures. *Nature* 427, 107-109.
- Ray, D.A., Dever, J.A., Platt, S.G., Rainwater, T.R., Finger, A.G., McMurry, S.T., Batzer, M.A., Barr, B., Satafford, P.J., McKnight, J. & Densmore, L.D. (2004). Low levels of nucleotide diversity in *Crocodylus moreletii* and evidence of hybridization with *C. acutus*. *Conservation Genetics*, 5, 449-462.
- Rodriguez, D., Cedeño-Vazquez, J.R., Forstner, M.R.J. & Densmore, L.D. (2008). Hybridization between *Crocodylus acutus* and *Crocodylus moreletii* in the Yucatan Peninsula: II. Evidence from microsatellites. *Journal of Experimental Zoology*, 309A, 674-686.
- Ross, C.A. & Ross, F.D. (1987). Identity of *Crocodylus mexicanus* Bocourt, 1869 (Reptilia: Crocodylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 100, 713-716.
- Sanchez-Cordero, V., Illoldi-Rangel, P., Linaje, M., Sarkar, S. & Peterson, A.T. (2005). Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation*, 126, 465-473.
- Sanchez-Cordero, V., Stockwell, D., Sarkar, S., Liu, H., Stephens, C. & Gimenez, J. (2008). Competitive interactions between felid species may limit the southern distribution of bobcats *Lynx rufus*. *Ecography*, 31, 757-764.
- Sánchez Herrera, O., López Segurajáuregui, G., García Naranjo Ortiz de la Huerta, A. y Benítez Díaz, H. (Eds.) (2011). Programa del monitoreo del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) México-Belize-Guatemala. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sigler, L. (1996). Alvarez del Toro and the Crocodylia of Mexico. *Crocodile Specialist Group Newsletter* 15, 40-41.
- Soberon, J. & Peterson, A.T. (2009). Monitoring biodiversity loss with primary species-occurrence data: Toward national level indicators for the 2010 target of the Convention on Biological Diversity. *Ambio*, 38, 29-34.

- Solano, E., & Feria, T.P. (2007). Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico: Using niche modeling to improve assessments of risk status. *Biodiversity and Conservation*, 16, 1885-1900.
- Stockwell, D.R.B. & Noble, I.R. (1991). Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*, 32, 249-254.
- Stockwell, D.R.B. & Peters, D. (1999). The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13, 143-158.
- Thorbjarnarson, J.B. (2010). American crocodile *Crocodylus acutus*. S.C. Manolis & C. Stevenson (Eds.), *Crocodiles: Status Survey and Conservation Action Plan* (pp. 46-53), Darwin: CSG-SSC-UICN.
- Thorbjarnarson, J.B., Mazzotti, F., Sanderson, F. Buitrago, F., Lazzano, M., Minkowski, K., Muñiz, M., Ponce, P., Sigler, L., Soberon, R., Trelancia, A.M. & Velasco, A.I. (2006). Regional habitat conservation priorities for the American crocodile. *Biological Conservation*, 128, 25-36.