

Distribución potencial de *Caiman crocodilus chiapasius* en México

Potential distribution of *Caiman crocodilus chiapasius* in México

RICARDO SERNA-LAGUNES^{1*}, ARIEL S. ESPINOSA-BLANCO^{2,3*} Y NORMA MORA-COLLADO¹

¹Unidad de Manejo y Conservación de Recursos Genéticos. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, región Orizaba-Córdoba. Universidad Veracruzana. Josefa Ortiz de Domínguez S/N, Col. Centro C.P. 94945. Peñuela, Municipio de Amatlán de los Reyes, Veracruz, México.

²Laboratorio de Ecología y Genética de Poblaciones. Centro de Ecología. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. IVIC. Caracas 1020-A. Venezuela.

³Grupo de Estudios Ornitológicos y Fauna Silvestre, GEO-UPTC, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, UPT. Tunja 150001. Colombia.

*Correo electrónico: rserna@uv.mx; arielbiologo@gmail.com

RESUMEN

Correlacionar los patrones de distribución de una especie con factores ambientales puede llegar a ser una herramienta importante en la formulación de propuestas de conservación dentro de escenarios de manejo de especies. En el presente trabajo se exploró la distribución potencial para *Caiman crocodilus chiapasius* en México, mediante la correlación de variables ambientales. Se utilizaron 42 datos de ocurrencia para entrenar (12) y validar (30) el modelo de distribución potencial. El modelo obtenido predijo una distribución continua en los estados de la costa Pacífica mexicana y algunas áreas del Caribe. La evaporación de los meses húmedos y la temperatura de los meses secos fueron las variables ambientales que más influenciaron en la distribución de *C. c. chiapasius*, y que corresponden a las temporadas de anidación y crecimiento, respectivamente. Sin embargo, teniendo en cuenta los requerimientos de nicho espacial de esta especie y su asociación con los cuerpos de agua permanente, los resultados del modelo deben tomarse con cautela y su validación en campo es una tarea necesaria. A pesar de esto, el modelo representa una valiosa estrategia para estimar el hábitat idóneo para la especie; además puede ser un criterio clave para el desarrollo de estudios taxonómicos, ecológicos, biogeográficos y evolutivos dentro del complejo de especies del género *Caiman*.

Palabras clave: Caimán de anteojos chiapaneco, geolocalizaciones, Maxent, Chiapas.

INTRODUCCIÓN

Caiman crocodilus es la única especie de los Crocodylia neotropicales con la mayor distribución geográfica; ocupa toda la franja intertropical desde el noroccidente de Chiapas, México, hasta la vertiente Pacífica de Honduras, ambas costas de Nicaragua, Costa Rica, Panamá, el Chocó biogeográfico entre Colombia y el suroccidente del Ecuador, la región del Caribe de Colombia y Venezuela, y al oriente de los Andes en toda la cuenca de la Orinoquia y Amazonia hasta el noroccidente de Bolivia (Velasco & Ayarzagüena, 2010).

El tener una distribución geográfica tan amplia ha hecho que *C. crocodilus* sea un excelente modelo de diferentes estudios morfológicos y filogenéticos (Venegas-Anaya et al., 2008; Escobedo-Galván et al., 2015), permiti-

ABSTRACT

Correlating the distribution patterns of a species with environmental factors can become an important tool in the formulation of biodiversity and conservation actions plans within species conservation management scenarios. In the present work, we explored the potential distribution for *Caiman crocodilus chiapasius* in Mexico, through the correlation of environmental variables that can influence this distribution. For this, a total of 42 occurrence data and geolocalizations were used to calibrate (12) and validate (30) the potential distribution model. The obtained model predicted a continuous distribution in the states of the Mexican Pacific coast and in some areas of the Caribbean. The evaporation of the humid months and the temperature of the dry months were the environmental variables that most influenced the distribution of *C. c. chiapasius*, and that correspond to the season of nesting and growth, respectively. However, taking into account the spatial niche requirements of this species and its strong association with permanent bodies of water, the results of the model must be taken with caution and its validation in the field is a necessary task. In spite of this, the model represents a valuable strategy to estimate the suitable habitat for the species; and may be a key criterion for the development of taxonomic, ecological, biogeographic and evolutionary studies within the *Caiman* genus species complex.

Key words: *Caiman crocodilus chapasius*, geolocalizations, Maxent, Chiapas.

tiendo poner a prueba hipótesis biogeográficas y evolutivas como la existencia de linajes intraespecíficos, el reconocimiento de especies y la identificación de barreras geográficas que pueden generar procesos de especiación. Estudios sobre divergencia genética, ha hecho que se reconozcan al menos cuatro subespecies dentro del grupo de *C. crocodylus*, como lo son *C. c. crocodylus* distribuido al oriente y sur de la cordillera de los Andes (Llanos del Orinoco) y poblaciones de la región amazónica (Vasconcelos et al., 2006, Hrbek et al., 2008). *C. c. apaporensis* restringida al alto y medio río Apaporis en Colombia, en una extensión total de 200 km (Velasco & Ayarzagüena, 2010, Escobedo-Galván et al., 2015). Por su parte, *C. c. fuscus* está distribuido desde Nicaragua hasta la región de la costa Caribe de Colombia y

Venezuela; mientras que *C. c. chiapasius* está distribuido desde el sur de México, por la costa Pacífica de Guatemala, El Salvador, y hacia el sur, en ambas costas de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá.

La mayoría de los estudios de ecología de *C. c. chiapasius* citan localidades específicas de ocurrencia de la especie, pero no hay trabajos que describan su distribución, de tal manera que la definición de las áreas de distribución es un tema controversial en diferentes estudios, ya que algunos autores limitan su distribución únicamente al estado de Chiapas en México (Escobedo-Galván et al., 2015), mientras que otros estudios lo reportan en Mesoamérica (desde el Pacífico en Chiapas, en la costa de México hasta El Salvador; Venegas-Anaya et al., 2008; Escobedo-Galván et al., 2011). Sin embargo, otros autores han ampliado su rango de distribución incluyendo el sur de México, la costa Pacífica de Guatemala, El Salvador y hacia el sur, en ambas costas en Honduras, Nicaragua, Costa Rica y río Guayas, incluyendo el valle del Río Atrato, el Golfo de Urabá y la Isla de Gorgona en Colombia (Medem, 1962; Medem, 1981; Medem, 1983; Buitrago-Vannini 1998; Rueda-Almonacid et al. 2007; Velasco y Ayarzagüena, 2010, Jiménez-Alonso, 2016).

Por su parte, Venegas-Anaya et al., (2008) reconocieron a *C. c. chiapasius* como una unidad evolutiva distintiva dentro del complejo de especies de *C. crocodilus*, esta unidad evolutiva mostró un tiempo de divergencia entre 2,5 a 2,9 millones de años de la subespecie más cercana, *C. c. fuscus*. Es por esto que, el conocer la distribución de las diferentes unidades evolutivas dentro del complejo *C. crocodilus* es un aspecto clave para determinar parámetros ecológicos, evolutivos, así como para el esclarecimiento taxonómico del grupo (Graham & Hijmans, 2006). Además, correlacionar patrones de distribución (representaciones cartográficas de la idoneidad de un espacio geográfico para la presencia de una especie en función de las variables bioclimáticas empleadas para generar dicha representación; Mateo et al., 2011) con factores ambientales, puede llegar a ser una herramienta importante en la formulación de

propuestas de manejo de especies a largo plazo (Anderson et al., 2002), como los trabajos realizados en mamíferos (Escalante et al., 2002), aves (Ortega-Huerta & Vega-Rivera, 2017) y anfibios (Gómez-Hoyos et al., 2017).

El modelado de nicho (fundamental y efectivo; revisar trabajo de Soberón et al., 2017, para una mayor explicación), representa una valiosa estrategia para estimar el hábitat o áreas adecuadas para una especie, pero debe hacerse con una clara comprensión de los supuestos y predicciones resultantes del modelo. La predicción de un área adecuada bajo ciertas variables, necesita ser analizada en el contexto ecológico de la especie y de la precisión con que el modelo la describe (valores de proporción, Balaguera-Reina et al., 2017). Por las razones anteriormente expuestas, el objetivo del presente trabajo fue identificar las variables climáticas y topográficas que influyen en la distribución potencial de *C. c. chiapasius* en México a través de la modelación de las variables ambientales que determinan parte de la ecología del nicho realizado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de geolocalizaciones de *Caiman crocodilus chiapasius*

Los puntos de geolocalizaciones de la especie, se obtuvieron de la base de datos Global Biodiversity Information Facility (GBIF.org, 2017). En GBIF se recabaron 67 geolocalizaciones en diferentes estados de la república mexicana, sin embargo, para correr el modelo solo se seleccionaron 42 registros ubicados dentro del estado de Chiapas, ya que Escobedo-Galván et al., (2015) afirman que la *C. c. chiapasius* tiene una distribución restringida al este de Chiapas. A las geolocalizaciones se les aplicó un control de calidad de los datos con la herramienta de Google Fusion Tables (<https://support.google.com/fusiontables/answer/2571232?hl=en>) para verificar que se ubicaran en territorio mexicano (se consideraron aquellos registros en vida silvestre); estas geolocalizaciones fueron estandarizadas al datum WGS84 y fueron proyectadas con ArcMap 10.1 (Figura 1).

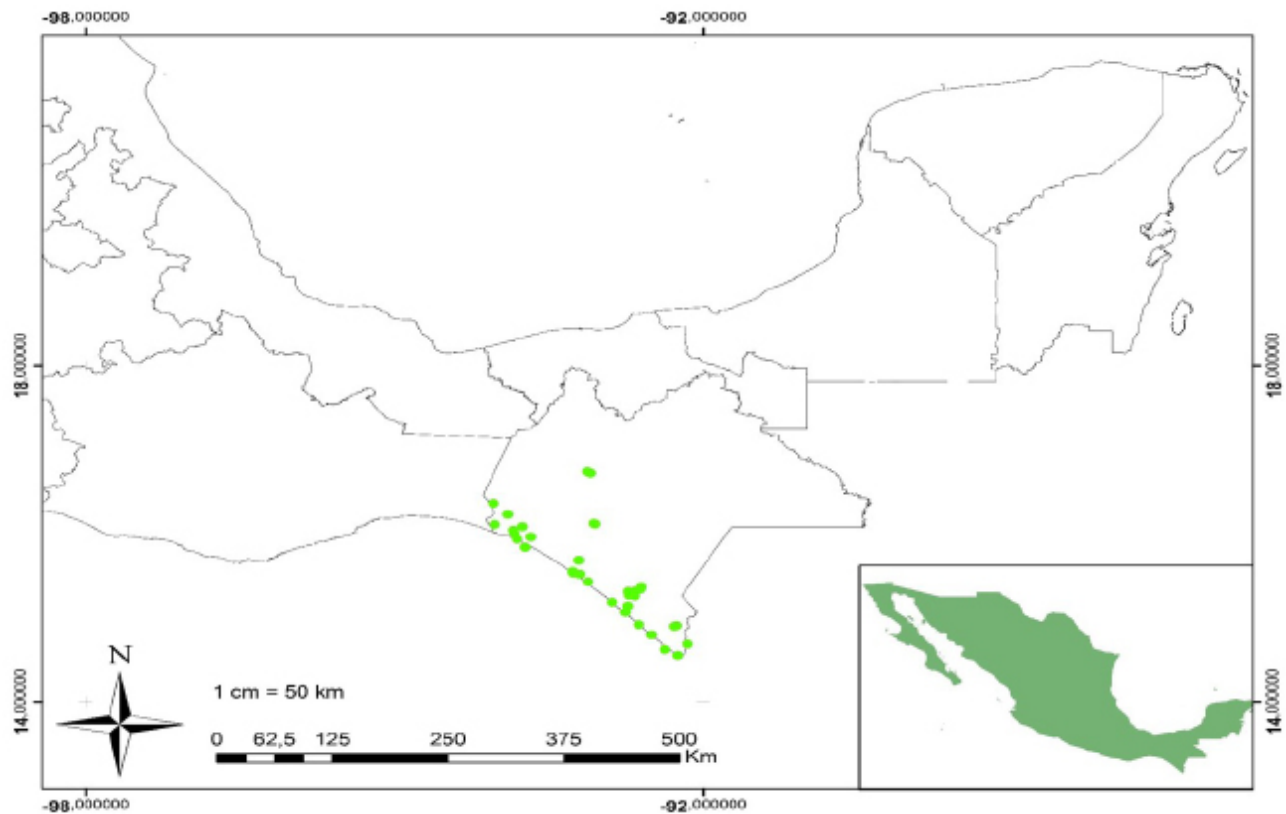


Figura 1. Geolocalizaciones de *C. crocodilus chiapasius* en México, usadas en el modelo de distribución potencial.

Modelación de la distribución potencial de *C. c. chiapasius*

Se realizó una revisión bibliográfica de la biología y ecología de la especie, ya que con base al criterio propuesto por Guevara et al., (2017), indican que antes de elaborar el modelo, se seleccionen *a priori* las variables bioclimáticas de acuerdo al conocimiento biológico de la especie y que posiblemente influyen la distribución, abundancia y crecimiento de *C. crocodrilus*, para lo cual se consultó literatura especializada como Pérez (2000), Escobedo-Galván (2008), y González-Desales et al., (2016). Para la modelación de la distribución potencial de la especie, se emplearon nueve parámetros bioclimáticos para la superficie continental de México, calculados por estación a partir de la base climatológica diaria de 1902 a 2011 del Servicio Meteorológico Nacional, desarrolladas conforme la metodología de ANUCLIM, estas variables fueron descargadas del Atlas Climático Digital de México, albergada en la página: http://atlasclimatico.unam.mx/atlas/Docs/f_bioclimaticos.html (Fernández-Eguiar-

te et al., 2012). Adicionalmente, se integró la variable altitud como condición topográfica (modelo digital de elevación; DEM) descargada de la página del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (www.inegi.com.mx); la descripción de las 10 variables climáticas se presentan en el Cuadro 1.

Se utilizó el programa MaxEnt® versión 3.4.1 (Phillips et al., 2017), para modelar la distribución de *C. c. chiapasius*, basado en la teoría de máxima entropía, cuyo fundamento

Cuadro 1. Variables y valores de contribución hacia el modelo de distribución potencial de *C. c. chiapasius* en México

Variable	Porcentaje de contribución	Rangos de tolerancia
Evaporación de los meses húmedos (mm)	72	990 a 1300
Temperatura de los meses secos (°C)	13.1	25 a 30
Evaporación de los meses secos (mm)	7.2	80 a 550
Altitud (msnm)	2.2	0 a 800
Precipitación de los meses húmedos (mm)	1.8	1250 a 2250
Temperatura de los meses húmedos (°C)	1.5	21 a 24
Evaporación anual (mm)	0	1200 a 1500
Temperatura media anual (°C)	0	26 a 28
Precipitación de los meses secos (mm)	0	50 a 280
Precipitación anual (°C)	0	1300 a 2500

matemático es de utilidad para estudiar la relación entre el clima y la distribución de los seres vivos (Peterson et al., 1999). Este programa implementa la transformación log-log (cloglog) para estimar la probabilidad de ocurrencia; la transformación cloglog deriva de un proceso inhomogéneo de Poisson, lo que ofrece una justificación teórica robusta, en comparación que la transformación logística de sustitución por defecto (Phillips et al., 2017).

MaxEnt® fue elegido como herramienta de modelación, debido a que actualmente es uno de los métodos más eficaces para modelar la distribución de especies con datos de presencia únicamente (Elith et al., 2006, Elith et al., 2011, Ortíz-Yusty et al., 2014). La escogencia de: i) el área accesible (background o M); ii) el tipo de variables características que MaxEnt® construye (features); y iii) el tipo de salida del modelo (raw, cumulative, logistic), afectan las inferencias que se realicen del modelo, por lo que es necesario escogerlos a la luz de los conocimientos biológicos de la especie (Merow et al., 2013).

El modelo obtenido de caracterización climática, se evaluó con los valores del área bajo la curva (AUC), que caracteriza el desempeño del gradiente climático en función de la geocalización de la especie (Phillips et al., 2006). El modelo corresponde a una salida gráfica (mapa) que muestra la capacidad de discriminación de una presencia (sensitividad) versus la capacidad de discriminación de una ausencia (especificidad, Phillips et al., 2004), cuyos intervalos de probabilidad (0 “nula probabilidad” a 1 “máxima probabilidad”) determinan la idoneidad del nicho ecológico de la especie. Este mapa de salida de MaxEnt, se clasificó en un mapa binario clasificado en tres rangos de idoneidad: bajo de 0 a 0.15, medio de 0.16 a 0.51, y alto de 0.52 a 1, para determinar el conjunto de pixeles que le corresponde una probabilidad de coincidencia de las condiciones ambientales idóneas para el desarrollo de poblaciones viables de la especie. Esta clasificación del territorio se representó en tres colores, donde el color rojo (alto potencial), amarillo (medio potencial), azul (bajo potencial), los cuales manifiestan la similitud de las condiciones ambientales en el territorio (Soberón & Peterson, 2005).

El parámetro del modelo que se eligió, fue la selección de variables ambientales con su respectivo valor de importancia (valores de idoneidad del área geográfica, expresada en porcentaje) para el desarrollo de poblaciones viables de la especie (Merow et al., 2013). Aunado a lo anterior, se aplicó la prueba estadística de Jackknife configurada en MaxEnt, para calcular la importancia relativa de cada variable al modelo (Sokal & Rohlf, 1995; Phillips et al., 2006), bajo la evaluación de Regularized training gain, el cual calcula el área bajo la curva que permite estimar la capacidad de predicción del modelo y obtener el coeficiente de entropía (capacidad de predicción). Adicionalmente se obtuvieron las curvas de respuesta para cada variable, como medida del rango de tolerancia (valor mínimo y máximo) de la especie en el área predicha de su distribución.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores del área bajo la curva (AUC) fueron de 0.87 para los datos de entrenamiento y 0.84 para la validación del modelo (Figura 2). El modelo arrojó un 6.7 de coeficiente de entropía, lo cual indica un buen desempeño del modelo con bajo nivel de error de comisión (fue mejor que la predicción aleatoria, 0.5) e identificó adecuadamente las localidades donde hay reportes de la especie). El presente estudio genera la distribución potencial de *C. c. chiapasius* en México de manera robusta, ya que la modelación hizo frente a diferentes tamaños de muestra al elaborar la predicción (Elith et al., 2006;

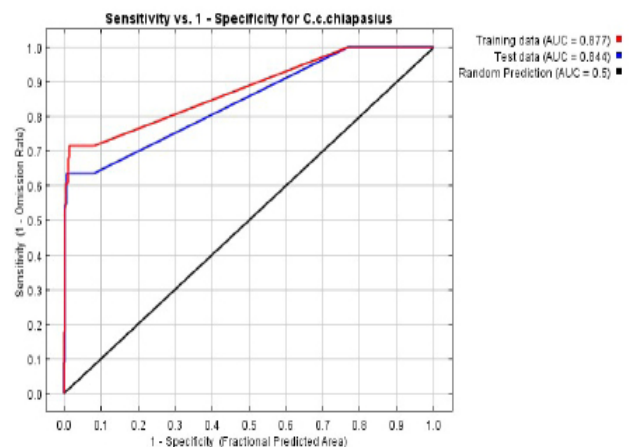


Figura 2. Fracción del área predicha en función de la tasa de omisión de los datos de entrenamiento y de evaluación, que fueron empleados en el modelo de *C. c. chiapasius*.

Hernández et al., 2006). Además, mediante los valores del AUC, este modelo presenta resultados aceptables (se considera un buen modelo cuando el AUC es ≥ 0.5), ya que los valores del AUC fueron 0.87 y 0.84, los cuales son considerados valores predictivos óptimos para la distribución potencial de las especies (Jablonicky, 2013).

En la última década, el uso de herramientas como el modelado de nicho ecológico y de la distribución potencial ha sido ampliamente utilizado en estudios de ecología y biogeografía (Guralnick & Pearman, 2010). Estos estudios consideran que la distribución potencial conocida de las especies provee información suficiente para caracterizar sus requerimientos ecológicos (Kadmon et al., 2003), identificando las condiciones ambientales favorables para su desempeño biológico (Pounds & Puschendorf, 2004).

Basados en la prueba de Jackknife, las variables ambientales de mayor importancia fueron la evaporación de los meses húmedos y la temperatura de los meses secos. Cuando se utilizaron de manera independiente o aislada, por lo tanto, parecen contener información más útil (87 % de la explicación del nicho espacial de la especie). De este modo, las áreas consideradas por el modelo, representan la idoneidad de hábitat o del nicho ecológico fundamental (nicho espacial) para la especie, el cual corresponde a áreas con altos valores de humedad relativa y altas temperaturas, con

una mayor abundancia de cuerpos de agua como charcas, esteros, arroyos fangosos de tierra bajas <200 m (Álvarez del Toro, 1974). Estos requerimientos ambientales son similares a los reportados para reportados para *C. c. fuscus* en Colombia (Balaguera-Reina & González-Maya, 2009) y *C. c. crocodilus* en Venezuela (Espinosa-Blanco & Seijas, 2010) y *C. niloticus* (Jablonicky, 2013).

Estas variables son de alta importancia la distribución potencial y hacen parte del nicho espacial de *C. c. chiapasius*, ya que de estas dependen procesos reproductivos como postura de nidos (entre abril y junio, siendo los meses secos del año), incubación y eclosión de neonatos (entre agosto y octubre, siendo los meses húmedos y de mayor precipitación, González-Desales et al., 2016). Estas mismas variables disminuyeron la ganancia cuando fueron omitidas y, por lo tanto, parecen contener información que no está presente en las otras variables. Las ocho variables restantes aportaron menos del 5 % de importancia climática al modelo generado (Figura 3). Los rangos de tolerancia mostraron asociación con las condiciones geográficas y son estos rangos los que determinan la distribución potencial de la especie (Figura 3).

En crocodílidos, los modelos de nicho han sido una herramienta fundamental para la determinación de áreas de hibridación, pérdida de hábitat por actividades antrópicas

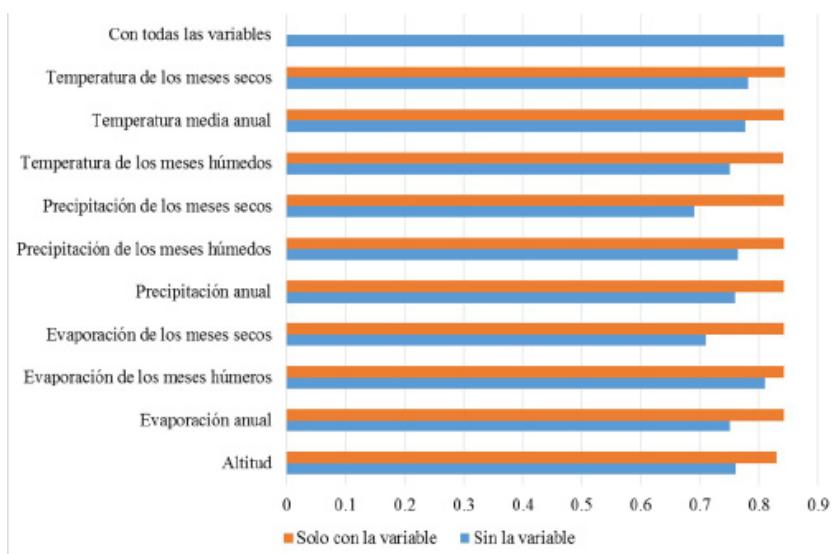


Figura 3. Resultados de la prueba Jackknife para el área bajo la curva AUC aplicada a cada variable del modelo de distribución potencial de *C. c. chiapasius* en México.

(Escobedo-Galván & González-Salazar, 2011); determinación del hábitat idóneo y potencial (Jablonsky, 2013), así como para elección de áreas potenciales para la reintroducción de individuos o para reforzamiento poblacional (Morales-Betancourt et al., 2014). En este sentido, el modelo predijo una distribución potencial y continua de *C. c. chiapasius* en México para las costas de los estados de Chiapas, Guerrero, Nayarit, Michoacán y Oaxaca con una mayor probabilidad de ocurrencia debido a que estos estados presentan las condiciones ambientales más apropiadas evaluadas dentro del modelo. Los estados de Campeche, Colima, Jalisco, Tamaulipas, Yucatán, Veracruz y Quintana Roo y los estados contenidos en el Altiplano Mexicano tuvieron una baja probabilidad de ocurrencia baja, por tanto se descarta una distribución histórica o actual (Figura 4). Existe una alta probabilidad en el estado de Michoacán, pero la distribución se limita por la Sierra Madre Occidental, la cual funge como una posible barrera geográfica para la distribución histórica y actual de la especie.

Para la presente investigación, el modelo de distribución potencial de *C. c. chiapasius* incluye la región del sur-occidente de México, principalmente en los estados ubicados en la zona de

la costa-centro del Pacífico mexicano y algunas zonas de la vertiente del Atlántico donde la especie se considera ausente (Escobedo-Galván et al., 2015; Figura 4). El modelo representa una amplia distribución para México basado en variables ambientales requeridas para *C. c. chiapasius*. Sin embargo, la presencia de la especie no ha sido confirmada para la mayor parte de los estados (Guerrero, Nayarit, Michoacán y Oaxaca) en los cuales el modelo Maxent predijo zonas con distribución potencial alta.

Hay que tener en cuenta que la influencia de otros factores que afectan el nicho espacial de *C. c. chiapasius* tales como barreras geográficas para la dispersión, la historia geológica mexicana, factores ecológicos (competencia con otras especies de crocodylidos simpátricas como *Crocodylus acutus* y *C. moreletti*; Escobedo-Galván et al., 2015), que pueden impedir la ocupación actual de los nichos identificados por el modelo (Anderson et al., 2002). Por ejemplo, las depresiones de los ríos Usumacinta y Grijalva, las Sierras Madre Oriental y Occidental, la Altiplanicie Chiapaneca (regiones montañosas con elevaciones superiores de 1000 msnm), actúan como barreras geográficas que limitan la dispersión y el movimiento de la especie hacia la Península de Yucatán y zonas del Atlán-

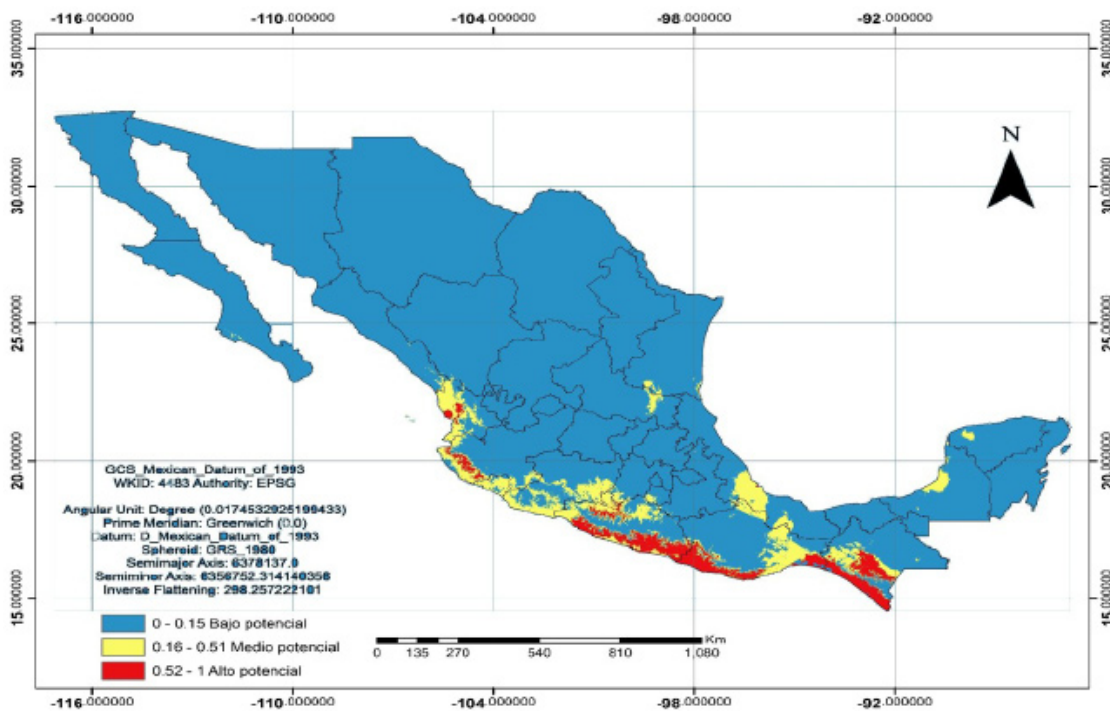


Figura 4. Distribución potencial de *Caiman crocodylus chiapasius* en México basada 514 modelos generados aleatoriamente en MaxEnt.

tico mexicano y hacia el interior de Guatemala (Morrone, 2005).

Asimismo, el Istmo de Tehuantepec es otra barrera geográfica de importancia que pudiera restringir la distribución de la especie al interior del territorio mexicano, así como a las costas del Golfo de México y el Pacífico mexicano. Esta es un área con altas temperaturas y baja humedad, lo cual pudiera estar limitando la presencia de cuerpos de agua permanentes e intermitentes (hábitat específico para la especie), además que actúa como barrera geográfica para diferentes grupos faunísticos (Barber & Klicka, 2010). Álvarez del Toro (1974), mencionó que *C. c. chiapasius* es una especie que puede habitar zonas muy cercanas al litoral hasta los 50m que se puede encontrar en manglares, marismas y ciénagas salobres. Sin embargo, esta es una especie de hábitos principalmente dulceacuícolas, por su baja capacidad para secretar sal, ya que las glándulas secretoras no están desarrolladas completamente y, por tanto, soporta bajas concentraciones de salinidad (desde 7 hasta 25 ppm; Seijas, 2011). Por otra parte, la capacidad de dispersión de *C. c. chiapasius* en zonas marítimas es muy limitada por las corrientes del Pacífico, ya que van hacia el sur del continente (Osorio, 2014).

CONCLUSIONES

Mediante la aplicación de técnicas de modelado de distribución con la herramienta Maxent, fue posible establecer que *C. c. chiapasius* presenta un rango geográfico potencial continuo desde el centro-sur occidente de México, con una marcada delimitación a las costas del Pacífico Mexicano, siendo la temperatura de la época de secas y la evaporación de la época de lluvias, las variables climáticas que mayor influencia presentan sobre el nicho ecológico fundamental de la especie.

Es necesaria la validación de la información generada por el modelo, mediante exploración de campo a algunas localidades de interés como por ejemplo la costa de Oaxaca, Guerrero y Michoacán, donde existe una alta probabilidad de que la especie esté presente. Adicionalmente, en estos estados de la república mexicana, se deben conservar estos hábitats y se pueden

considerar como zonas para la reintroducción o repoblamiento de la especie en el caso de comprobar su existencia histórica.

Si se requiere realizar un aprovechamiento de *C. c. chiapasius*, mediante el esquema de Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA), se deberán establecer criaderos en los estados de Chiapas, Oaxaca y Guerrero, ya que en estos estados se presentan algunas condiciones ambientales favorables para la posible presencia de este crocodílido. El zocriadero deberá considerar los rangos de tolerancia de la evaporación y temperatura para garantizar el éxito en el crecimiento y reproducción del caimán.

AGRADECIMIENTOS

A la Unidad de Conservación de Recursos Genéticos de la Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, región Orizaba-Córdoba, por las facilidades en el área de bioinformática. A Armando Escobedo-Galván, y a dos árbitros anónimos por sus observaciones y sugerencias al manuscrito.

REFERENCIAS

- Álvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de México, estudio comparativo. I.M.R.N.R. México, D.F. 70 pp.
- Anderson, R. P. Peterson, A. T & Gómez-Laverde, M. (2002). Using niche based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98(1):3-16.
- Balaguera-Reina, S. A. & González-Maya, J. F. (2009). Estructura poblacional, abundancia, distribución y uso de hábitat de *Caiman crocodilus fuscus* (Cope, 1868) en la Vía Parque Isla de Salamanca, Caribe colombiano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(1): 145-152.
- Balaguera-Reina, S. A. Espinosa-Blanco, A. S. Morales-Betancourt, M. A, Seijas, A. E, Lasso, C. A. Antelo, R & Densmore, L. (2017). Conservation status and regional habitat priorities for the Orinoco crocodile: Past, present, and future. *PLoS ONE* 12(2): e0172439. doi:10.1371/journal.pone.0172439.
- Barber, B. & Klicka, J. (2010). Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 2,675–2,681.
- Buitrago-Vannini, F. (1998). Sexo y talla de Cuajipales (*Caiman crocodilus chiapasius*) en el refugio de vida silvestre "Los Guatuzos", durante la estación seca de 1997. *Encuentro* N.º 46: 54-59.
- De La Ossa, J. De La Ossa-Lacayo, A. Fajardo-Patiño, A. Lasso, A. Antelo, A & Morales-Betancourt, M. (2013). *Caiman crocodilus*. En: Morales-Betancourt, M. A. Lasso, C. A. De La Ossa, J & Fajardo-Patiño, A. (Editores). VIII. Biología y conservación de los Crocodylia de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.

- Elith, J. Graham, C. H. Anderson, R. P. Dudík, M. Ferrier, S. Guisan, A. Hijmans, R. J. Huettman, F. Leathwick, J. R. Lehmann, A. Li, J. Lohman, L.G. Loiselle, B. A. Manion, G. Moritz, C. Nakamura, M. Nakazawa, Y. Overton, J. M. Peterson, A. T. Phillips, S. J. Richardson, K. Scachetti-Pereira, S. Schapire, R. E. Soberon, J. Williams, S. Wisz, M. S. & Zimmerman, E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29(2): 129–151.
- Elith, J. Phillips, S. J. Hastie, T. Dudík, M. Chee, Y. E & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distribution*. 17(1): 43-57.
- Escalante, T., Espinosa, D. & Morrone, J. J. (2002). Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana*, (87): 47-65.
- Escobedo-Galván, A. H. (2008). Estructura poblacional y proporción de sexos en *Caiman crocodilus* en Caño Negro, Costa Rica. *Iheringia, Série Zoológica* 98(4): 489-492.
- Escobedo-Galván, A. & González-Salazar, C. (2011). Aplicando modelos de nicho ecológico para predecir áreas potenciales de hibridación entre *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*. *Quehacer Científico en Chiapas* 1(11): 27-35.
- Escobedo-Galván, A. Casas-Andreu, G. & Barrio-Quiroz, G. (2015). On the occurrence of *Caiman crocodilus* in Oaxaca, Mexico: a misunderstanding for over 140 years. *Mesoamerican Herpetology* 2 (2): 220-223.
- Escobedo-Galván, A. Velasco, J. A. González-Maya, J. & Resetar, A. (2015). Morphometric analysis of the Rio Apaporis Caiman (Reptilia, Crocodylia, Alligatoridae). *Zootaxa* 4059 (3): 541–554.
- Espinosa-Blanco, A. S & Seijas, A. E. (2010). Uso de hábitat entre crocodílicos en el Sistema del río Cojedes, Venezuela. *Rev. Lat. Cons.* Vol. 1 (2): 112 – 119.
- Fernández-Eguiarte, A. Zavala-Hidalgo, J & Romero-Centeno, R. (2012). Meteorological drought in the Digital Climatic Atlas of Mexico. ICAN, The Newsletter of the International Coastal Atlas Network, Volume One Number 1, March 2012, p.13
- GBIF.org (11th July 2017). GBIF occurrence download <http://doi.org/10.15468/dl.j5lssb>.
- Graham, C. H. & Hijmans, R. J. (2006). A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Glob Ecol Biogeogr.* 15(6):578-587.
- Gómez-Hoyos, D. A., Ríos-Franco, C. A., Vanegas-Guerrero, J. & González-Maya, J. F (2017). Estado y prioridades de conservación de los anfibios del departamento del Quindío, Colombia. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 1: 207-223.
- González-Desales, G. A, Monroy-Vilchis, O., Charruau, P. & Zarco-González, M. M., 2016. Aspectos ecológicos de la anidación de *Caiman crocodilus chiapasius* (Bocourt, 1876) en la reserva de la biosfera La Encrucijada, México. *Animal Biodiversity and Conservation*, 39.2: 155-160.
- Guralnick, R & Pearman, P. B. (2010). Using species occurrence databases to determine niche dynamics of montane and low-land species since the Last Glacial Maximum. – In: Spehn, E. M. and Korner, C. (Eds.), *Data mining for global trends in mountain biodiversity*. CRC Press, pp. 125–135.
- Guevara, L.L., Gerstner, B. E., Kass, J. M & Anderson, R. P. (2017). Toward ecologically realistic predictions of species distributions: A cross-time example from tropical montane cloud forests. *Glob Change Biol.* 2017: 1–12. DOI: 10.1111/gcb.13992
- Hernandez, P. A. Graham, C. H, Master, L. L. & Albert, D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29(5): 773–785.
- 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.
- Hrbek, T. Vasconcelos, W. Rebelo, G & Farias, I. (2008). Phylogenetic Relationships of South American Alligatorids and the Caiman of Madeira River. *Journal of Experimental Zoology* 309A:588–599.
- Jablonicky, C. (2013). Spatial distribution of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in the Mariarano River system, Northwestern Madagascar. M.Sc thesis. University of Southern California. 47 p.
- Jiménez-Alonso, G. (2016). Análisis filogenético de *Caiman crocodilus* (Cope, 1868) en la Costa Atlántica y Pacífica Colombiana empleando marcadores de ADN mitocondrial. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 75 pp.
- Kadmon, R. Farber, O & Danin, A. (2003). A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, 13, 853-867.
- Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), 217-240.
- Medem, F. (1962). La distribución geográfica de los Crocodylia y Testudinata en el departamento del Chocó. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas físicas y naturales*. Vol. XI. N° 44.
- Medem, F. (1981). Los Crocodylia de Sur América I. Los Crocodylia de Colombia. COLCIENCIAS-Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Medem, F. (1983). Los Crocodylia de Sur América II. COLCIENCIAS-Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Merrow, C. Smith, M. J & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10): 1058-1069.
- Morales-Betancourt, M. A. Lasso, C. A. Bello, L.C & Gutiérrez, F. P. (2014). Potential distribution of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius* Graves 1819) in the Orinoco basin of Colombia and Venezuela. *Biota Colombiana* 15 (1): 124-136.
- Morrone, J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76(2): 207-252.
- Ortiz-Yuztiz, C. Restrepo, A & Páez, V. (2014). Distribución potencial de *Podocnemis lewyana* (Reptilia: Podocnemididae) y su posible fluctuación bajo escenarios de cambio climático global. *Acta biológica Colombiana*. 19(3): 471-481.
- Pérez, T. A. T. (2000). Crecimiento del *Caiman crocodilus crocodilus* en cautiverio. *Interciencia*, 25(9): 442-445.
- Pounds, J. A & Puschendorf, R. (2004). Ecology: Clouded futures. *Nature* 427: 107-109.
- Phillips, S. J. Dudík, M & Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning*. ACM.
- Phillips, S. J. Anderson, R. P & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190(3): 231-259.
- Phillips, S. J. Anderson, R. P. Dudík, M. Schapire, R. E & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*. doi:10.1111/ecog.03049.
- Rueda-Almonacid, J. V. Carr, J. L. Mittermeier, R. A. Rodríguez-Mahecha, J. V. Mast, R. B. Vogt, R. C. Rhodin, A. G. J. De la Ossa-Velásquez, J. Rueda, J. N & Mittermeier, C. G. (2007). Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo N° 6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá, Colombia. 538 pp.
- Ortega-Huerta, M. A & Vega-Rivera, J. H. (2017). Validating distribution models for twelve endemic bird species of tropical dry forest in western Mexico. *Ecology and Evolution*, 7(19): 7672-7686.
- Osorio, S. J. J. (2014). Apuntes para la historia del conocimiento temprano de los cocodrilos de Tabasco. *Kuxulkab'*. 20(39): 37-47.

- Seijas, A. E. 2011. Los Crocodylia de Venezuela: ecología y conservación. Academia de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Caracas, Venezuela. 279 pp.
- Sokal, R. R & Rohlf, F. J. (1995). Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: State University of New York at Stony Brook; 887 p.
- Soberón, J & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2: 1-10.
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2): 437-441.
- Vasconcelos, W. R. Hrbek, T. II. Da Silveira, R. de Thoisy. B, Marioni, B & Farias I, P. (2006). Population genetic analysis of *Caiman crocodilus* (Linnaeus, 1758) from South America. *Genet Mol Biol*. 29: 220–220.
- Venegas-Anaya, M. Crawford, A. Escobedo, A. Sanjur, O. Densmore, I & Bermingham. E. (2008). Mitochondrial DNA Phylogeography of *Caiman crocodilus* in Mesoamerica and South America. *Journal of Experimental Zoology* 309A: 614-627.
- Velasco, A & Ayarzagüena, J. (2010). Spectacled Caiman *Caiman crocodilus*. Pp. 10–15 In. Manolis, S. C & Stevenson, C. (Eds.), *Crocodiles: Status Survey and Conservation Action Plan*. 3ed. Crocodile Specialist Group, Darwin, Australia.