

# Nuevos registros colombianos y modelamiento de nicho ecológico de *Phimophis guianensis* (Serpentes: Dipsadidae)

## New Colombian records and ecological niche modeling of *Phimophis guianensis* (Serpentes: Dipsadidae)

Alejandro Corrales-García <sup>1,2\*</sup>, Diego A. Gómez-Sánchez <sup>3</sup>, Daniela García-Cobos <sup>4,5</sup>, Carlos A. Bravo-Vega <sup>3,6</sup>

- Recibido: 26/May/2021
- Aceptado: 25/Dic/2023
- Publicación en línea: 23/Feb/2024

**Citación:** Corrales-García A, Gómez-Sánchez DA, García-Cobos D, Bravo-Vega CA. 2024. Nuevos registros colombianos y modelamiento de nicho ecológico de *Phimophis guianensis* (Serpentes: Dipsadidae). *Caldasia* 46(2):326-338. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v46n2.95980>

### RESUMEN

La serpiente *Phimophis guianensis* se encuentra en siete países de América Central y del Sur. Sin embargo, nuestra comprensión de su distribución e historia natural sigue siendo limitada, especialmente en Colombia. Para llenar este vacío de conocimiento, compilamos registros de localidades en Colombia y creamos el primer modelo de nicho ecológico de la especie en todo su rango. Nuestra revisión de literatura publicada, colecciones de museos y plataformas digitales, junto con nuestro propio trabajo de campo, incrementó el número de localidades conocidas de *P. guianensis* en Colombia a 102. Este conjunto de datos sustenta extensiones de rango de más de 150 km al norte, sur y oeste, y reporta los primeros registros de nueve departamentos colombianos. La distribución a nivel local de la especie es fragmentada y compleja en Colombia, pero aún no está claro en qué medida esto se puede atribuir a un esfuerzo de muestreo insuficiente. El modelo de nicho ecológico por MaxEnt y análisis GIS revelaron que, aunque *P. guianensis* tiene una fuerte afinidad por climas cálidos y secos, algunas localidades se encuentran en climas húmedos también. La especie también persiste comúnmente en áreas altamente intervenidas, lo que junto con su amplia distribución nos lleva a afirmar su inclusión actual como Preocupación Menor en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Sin embargo, destacamos la necesidad de realizar más investigaciones sobre la conectividad y abundancia de las poblaciones de *P. guianensis* para informar las medidas de conservación locales.

**Palabras clave:** Ampliación de rango, bosque seco tropical, MaxEnt, Serpiente de Pampas de Troschel, sabana natural.

- <sup>1</sup> Museo de Historia Natural C.J. Marinkelle (ANDES), Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Carrera 1 #18A-12, Bogotá, Colombia. [alejandrogarcia.crf@gmail.com](mailto:alejandrogarcia.crf@gmail.com)
  - <sup>2</sup> Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan S7N 5E2, Canada. [a.corrales@usask.ca](mailto:a.corrales@usask.ca)
  - <sup>3</sup> Grupo de investigación en serpientes neotropicales (BOTHROPERIO), Reserva Natural Rey Zamuro - Matarredonda, San Martín de los Llanos, Meta, Colombia. [diegophidio@gmail.com](mailto:diegophidio@gmail.com)
  - <sup>4</sup> Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Claustro de San Agustín, Carrera 8 #15-08, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia.
  - <sup>5</sup> Department of Herpetology, American Museum of Natural History, New York, NY, USA. [daniela.garcia.helicops@gmail.com](mailto:daniela.garcia.helicops@gmail.com)
  - <sup>6</sup> Grupo de investigación en Biología Matemática y Computacional (BIOMAC), Departamento de ingeniería biomédica, Universidad de los Andes, Carrera 1 #18A-12, Bogotá, Colombia. [ca.bravo955@uniandes.edu.co](mailto:ca.bravo955@uniandes.edu.co)
- \* Autor para correspondencia.



## ABSTRACT

The snake *Phimophis guianensis* occurs in seven Central and South American countries. However, our understanding of its distribution and natural history remains limited, especially in Colombia. To bridge this knowledge gap, we compiled locality records from Colombia and created the first-ever ecological niche model for the species throughout its entire range. Our review of the published literature, museum collections, digital platforms, and personal fieldwork increased the number of known localities for *P. guianensis* in Colombia to 102. This dataset substantiated range extensions of over 150 km to the north, south, and west, and the first records from nine Colombian departments. The species' locality-level distribution is patchy and complex in Colombia, but it remains unclear whether this is attributable to insufficient sampling effort. The Maxent ecological niche model and GIS analysis revealed that although *P. guianensis* has a strong affinity for hot and dry climates, some localities also exist in humid climates. The species also commonly persists in highly human-modified areas, which together with its broad distribution leads us to affirm its current listing as Least Concern on the Red List of Threatened Species of the International Union for Conservation of Nature. However, we highlight the need for further research on population connectivity and abundance in *P. guianensis* to inform local conservation measures.

**Keywords:** MaxEnt; savannah; Troschel's Pampas Snake; range extension; tropical dry forest.

## INTRODUCCIÓN

Las serpientes xenodontidas del género *Phimophis* Cope, 1860 (Zaher et al. 2009, 2019) son caracterizadas por presentar una escama rostral angular y sobresaliente la cual está relacionada con sus hábitos semifosoriales (Dunn 1944, Peters y Orejas-M 1970, Köhler 2008). Al igual que otros miembros de la tribu Pseudoboini (Bailey, 1967), las especies de *Phimophis* son opistoglifas y presentan un cambio de color durante el crecimiento (Zaher et al. 2008). Recientemente, tres de las seis especies reconocidas de *Phimophis* se trasladaron al nuevo género *Rodriguesophis* para resolver problemas de parafilia (Grazziotin et al. 2012). Este nuevo arreglo taxonómico ha sido ampliamente adoptado y, por lo tanto, el género *Phimophis* actualmente incluye tres especies que se distribuyen en Centroamérica y Suramérica (Wallach et al. 2014, Nogueira et al. 2019, Uetz et al. 2023). *Phimophis guerini* (Duméril et al. 1854) se distribuye desde el norte en la Amazonía y costa brasileña hasta el centro de Argentina, habitando en ecosistemas como el Chaco, Caatinga, Cerrado y bosques costeros de Brasil (Marques et al. 2012, Pereira-F et al. 2012). Por otro lado, *Phimophis vittatus* (Boulenger, 1896) se distribuye en el gran chaco seco de Bolivia, Paraguay y norte de Argentina (Leynaud y Bucher 1999, Galdeano et al. 2018). Por último, *Phimophis guianensis*

(Troschel, 1848) se registra desde Panamá hasta los seis países del Escudo Guayanés en el norte del Sudamérica, generalmente en ecosistemas semi-xerófilos y secos desde 0–1200 msnm (Entiauspe-N et al. 2018, Nogueira et al. 2019).

*Phimophis guianensis* (Fig. 1) es una serpiente ovípara (Carvajal-C 2019), primordialmente crepuscular o nocturna, y tiene una dieta compuesta de artrópodos, pequeños mamíferos y lagartos (Starace 1998, González-C et al. 2012). Actualmente, *P. guianensis* es la única representante del género para Colombia (Uetz et al. 2023) en donde se ha reportado con frecuencia a lo largo de la costa Caribe continental y en el valle del río Magdalena (Dunn 1944, Ibáñez et al. 2019). Por otro lado son pocos los registros verificables para el oriente y el occidente del país (e.g. Trujillo-P et al. 2014, Trujillo-P 2015). Además, no queda claro si la falta de registros en las vertientes del Pacífico, Orinoquia y Amazonia colombiana (e.g. Pedroza-B et al. 2014, Medina-R et al. 2017, 2019, Aponte-G et al. 2020) representan una verdadera ausencia de la especie o artefactos de muestreo. No existe una compilación exhaustiva de datos de localidades para *P. guianensis* en Colombia, y la distribución completa de la especie nunca ha sido modelada cuantitativamente.

Dado a lo anterior, en este estudio actualizamos la distribución de *P. guianensis* en el territorio colombiano mediante la revisión de registros en la literatura publicada, colecciones de museos, y iNaturalist, más los resultados de nuestro trabajo en campo. Después de combinar este conjunto de datos con una revisión de registros fuera de Colombia de la literatura publicada, realizamos modelos de nicho ecológico de la especie, con el fin de conocer su distribución potencial y esclarecer los vacíos de información en su amplio rango de distribución.

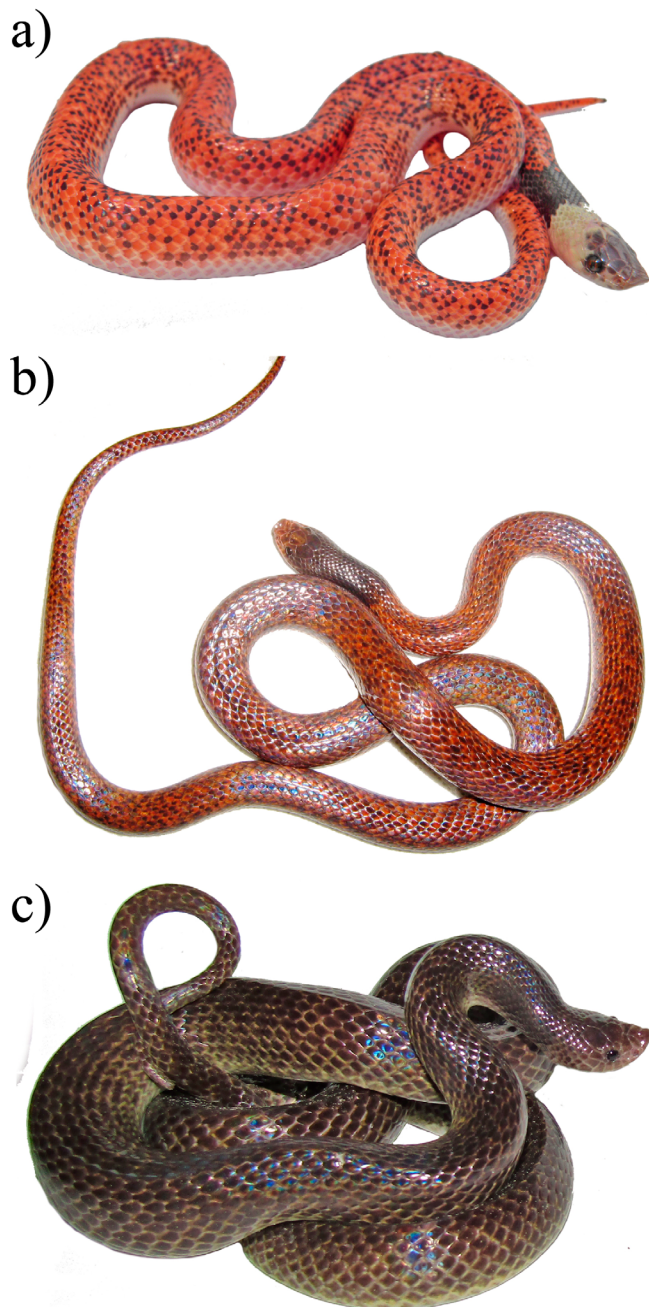
## MATERIALES Y MÉTODOS

Para comprender la distribución de *Phimophis guianensis* en Colombia, se recopiló información de ejemplares reportados en literatura publicada usando la plataforma Google Scholar, con los términos de búsqueda “*Phimophis guianensis*” y “*P. guianensis*”. Complementamos esta búsqueda con la literatura citada en la entrada de *P. guianensis* en The Reptile Database (Uetz *et al.* [c2023](#)). Por otro lado, se revisaron especímenes depositados en tres colecciones biológicas nacionales: el Museo de Historia Natural C.J. Marinkelle, colección de reptiles (ANDES-R); el Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, colección de reptiles (IAvH-R); y el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, colección de reptiles (ICN-R). Así mismo, se obtuvieron datos de las plataformas SIBColombia, iDigBio, GBIF (GBIF.org, [c2020](#)) y MCZbase, provenientes de siete colecciones biológicas, y directamente de curadores de las colecciones del: Carnegie Museum (CM); Natural History Museum of Los Angeles County (LACM); Universidad de Antioquia, colección de reptiles (MHUA-R); Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN); Universidad Industrial de Santander, colección de reptiles (UIS-R); y University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ) ([Suplemento 1](#)). Por último, depositamos en la colección de Vertebrate Zoology Photo Vouchers del Milwaukee Public Museum (VPZ) registros provenientes de la plataforma iNaturalist, y reportes propios de los autores ([Suplemento 2 y 3](#)). La identificación de los ejemplares se llevó a cabo siguiendo la descripción de Boulenger ([1896](#)) y las claves diagnósticas de Peters y Orejas-M ([1970](#)). *Phimophis guianensis* es una especie de fácil determinación en Colombia debido a su escama rostral modificada y coloración (Roze [1966](#)), sin embargo, excluyeron los registros fotográficos en donde no son notorios dichos caracteres.

También se excluyeron registros cuando la localidad no era suficientemente específica (sin coordenadas y sin descripción de una localidad exacta). Se consideraron como localidades diferentes aquellas que estuvieran separadas a una distancia mayor a 2 km. Los registros que no contaban con coordenadas fueron georreferenciados por medio del software Google Earth Pro v7.3.3.7786, usando la descripción de las localidades provistas por los colectores. Con el fin de analizar en qué unidad biótica, ecosistema y clima ocurrían los registros de *P. guianensis*, se graficaron los puntos sobre el mapa de ecosistemas trazado por IDEAM *et al.* ([2017](#)). Todos los mapas y análisis de puntos geográficos fueron realizados en QGIS versión 3.10. (QGIS Development Team [c2019](#)).

Para estimar la distribución potencial de *P. guianensis* en todo su rango geográfico, se realizaron modelos de nicho ecológico utilizando el algoritmo de máxima entropía (MaxEnt), por su capacidad de diferenciar hábitats idóneos con datos de presencia de la especie (Phillips *et al.* [2006](#)). Los datos de presencia utilizados para realizar el modelo de nicho incluyeron todos los registros colombianos compilados como se describe anteriormente ([Suplemento 1](#)). Así mismo, se tuvieron en cuenta los registros fuera de Colombia previamente compilados por Entiauspe-N *et al.* ([2018](#)), Nogueira *et al.* ([2019](#)) y Zambrano *et al.* ([2022](#)). Todos los puntos se procesaron eliminando los registros duplicados y utilizando un único seleccionado aleatoriamente por kilómetro cuadrado usando el paquete spThin (Aiello-L *et al.* [2015](#)). El algoritmo de MaxEnt fue implementado utilizando el paquete “ENMeval” de R (Kass *et al.* [2021](#)) para ajustar y comparar entre distintas combinaciones de clases, multiplicadores de regularización y tipos de particiones sobre los datos de presencia (Muscarella *et al.* [2014](#)). Se sometieron las 19 variables bioclimáticas existentes en WorldClim v2.1 (Fick y Hijmans [2017](#)) a un análisis de correlación lineal usando un umbral de 0,7 sobre el coeficiente de correlación de Pearson y un análisis de inflación de la varianza (VIF) para descartar aquellas variables con problemas de multicolinealidad (Guisan *et al.* [2002](#), Nettleton [2014](#); [Suplemento 4 y 5](#)). Estos análisis se realizaron usando el paquete “virtualspecies” de R (Leroy *et al.* [2016](#)), en donde se seleccionaron ocho variables climáticas que no presentan multicolinealidad. De las variables seleccionadas, cuatro se relacionan con la temperatura (Intervalo de temperatura diurna media, Isothermalidad, Estacionalidad en la temperatura y Temperatura media del trimestre más húmedo) y otras cuatro con

la precipitación (Precipitación del mes más húmedo, Estacionalidad en la precipitación, Precipitación del trimestre más caliente y Precipitación del trimestre más frío). La resolución de los mapas de las variables climáticas seleccionadas es de 30 arcossegundos (~1 km<sup>2</sup> por celda).



**Figura 1.** Variación ontogenética e individual del patrón de color en *Phimophis guianensis* de Colombia: a), juvenil del Departamento de Atlántico, Los Corrales de San Luis (VZP 995); b) Adulto de coloración rojiza del Departamento de Atlántico, Barranquilla (VZP 996); c) Adulto con coloración melanística del Departamento Meta, Reserva Natural Rey Zamuro – Matarredonda (ANDES-R 1866). Fotos por Juan Salvador Mendoza y Diego A. Gómez.

Para calibrar el modelo de nicho, se eligieron 10 000 pseudoausencias dispuestas aleatoriamente dentro de un área rodeando la región de ocurrencia de la especie de acuerdo con lo sugerido por autores previos (VanDerWal et al. 2009, Merow et al. 2014), utilizando un área búfer de máximo 500 km de la localidad más cercana. Con el fin de evitar que la autocorrelación espacial afectara el rendimiento del modelo, se eligió el “Checkerboard2”, un método de particionamiento de datos geográficamente estructurados (*masked geographically structured*) (Muscarella et al. 2014, Radosavljevic y Anderson 2014). Se generaron 30 modelos óptimos (cada uno con 200 réplicas) variando el multiplicador de regularización (de uno a tres, en intervalos de 0,5) y las combinaciones de clases (L: *linear*, Q: *quadratic*, H: *hinge*, P: *product* y T: *threshold*) (Suplemento 6). Para obtener el mapa de distribución potencial se seleccionó el modelo con el menor porcentaje de omisión de puntos de presencia y con el mayor valor de AUC (*area under curve*). Por último, con el fin de obtener un mapa de distribución potencial binario (presencia/ausencia de la especie), se utilizó el umbral de mínima presencia p10 (percentil diez de los valores predichos), el cual constituye un criterio menos permisivo que otros y minimiza el área de presencia predicha por el modelo para definir áreas de ausencia de la especie (Radosavljevic y Anderson 2014).

## RESULTADOS

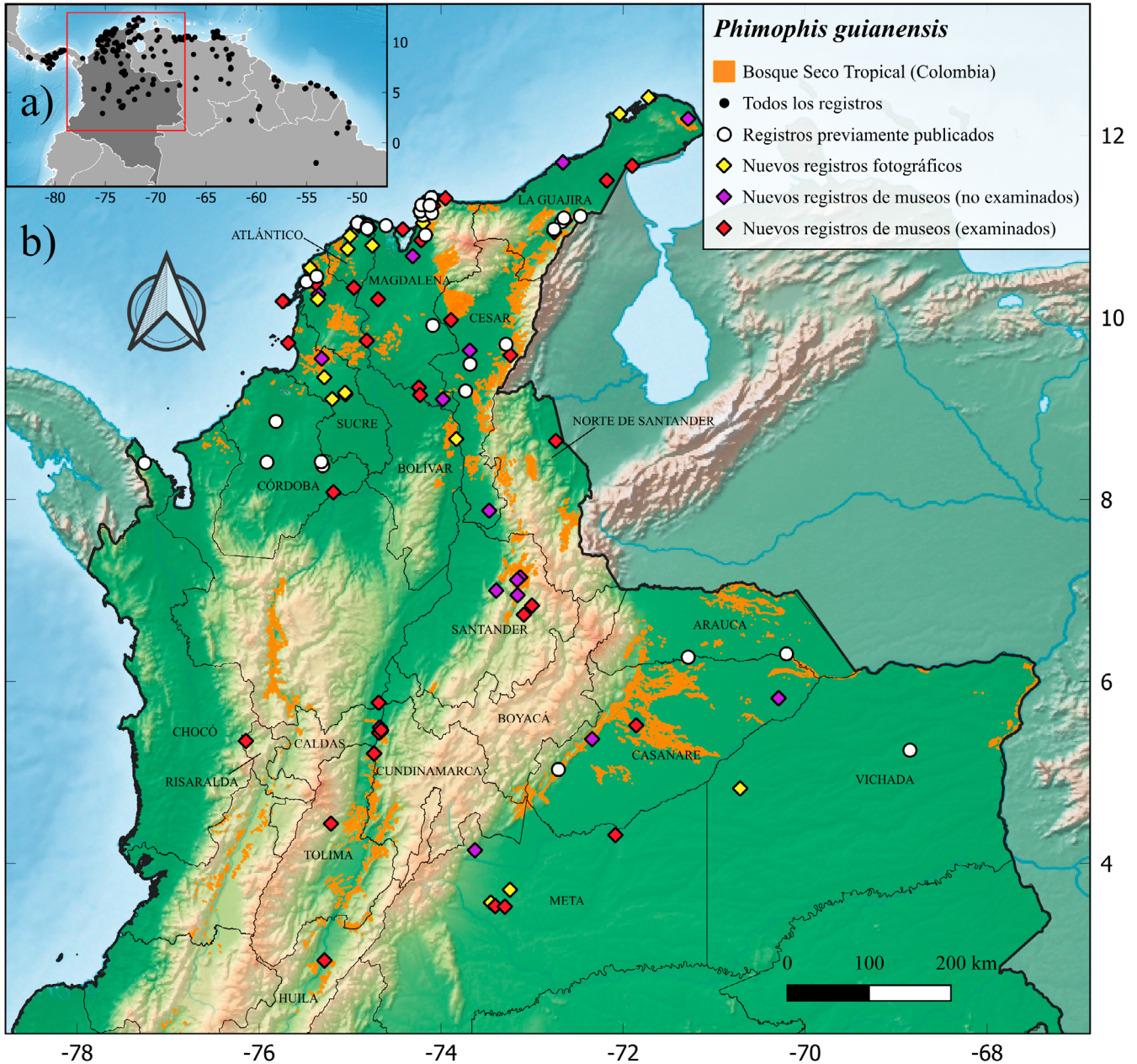
Reportamos un total de 175 registros de *Phimophis guianensis* repartidos en 102 localidades del territorio colombiano (Fig. 2, Suplemento 1). Solo 30 de estas localidades fueron reportadas previamente (Moreno-B y Álvarez-L 2003, Castaño-M et al. 2004, Cárdenas-A et al. 2010, Blanco-T et al. 2013, Carvajal-C et al. 2012, Trujillo-P et al. 2014, Carvajal-C 2019, Nogueira et al. 2019, Zúñiga-B 2021) (Suplemento 1). De los 89 especímenes revisados en colecciones, aportamos 72 nuevas localidades para *P. guianensis* en el país (Suplemento 1 y 2). De lo anterior solo un espécimen se encontraba mal identificado (Suplemento 2). Por lo tanto, confiamos en que los 46 especímenes de *P. guianensis* que no revisamos están correctamente identificados. Adicionalmente, se cuenta con 25 registros fotográficos, 18 de ellos depositados en la colección de Vertebrate Zoology Photo Vouchers del Milwaukee Public Museum (VZP), el resto de ellos se encuentran solamente en la plataforma INaturalist (Suplemento 2 y 3). Estos se sumaron a 137 registros correspondientes a localidades fuera de Colombia, que fueron evaluados según los



mismos criterios de exclusión que los registros dentro del país, resultando en un total de 111 registros válidos. Así, se identificaron un total de 213 localidades de presencia para la especie en general, las cuales se utilizaron para desarrollar el modelo de nicho.

La revisión de los registros colombianos de *P. guianensis* amplió sustancialmente la distribución geográfica conoci-

da de la especie para el país (Fig. 2). En línea recta aérea del registro colombiano más al norte (IAvH-R 7017), se amplió el rango de distribución por 287 km hacia el nororiente en el Caribe para el departamento de La Guajira (VZP 980). Del anterior registro colombiano más al sur (sin número de catálogo; Trujillo-P *et al.* 2014), se amplió el rango de distribución por 179 km hacia el sur en la Orinoquia para el departamento del Meta (IAvH-R



**Figura 2.** a) Distribución actualizada de *Phimophis guianensis* en Colombia. Área del Bosque Seco Tropical en Colombia (naranja) como descrito por González-M *et al.* (2018). Nuevos registros fotográficos son de iNaturalist y/o del Milwaukee Public Museum (rombos amarillos). Todos los otros nuevos registros son basados en especímenes sin examinar por los autores (rombos purpura), o revisados y confirmados por los autores (rombos rojos). b) Localización del área de estudio dentro de Sudamérica, junto con todos los registros disponible de *P. guianensis* (puntos negros).

7048) y 368 km hacia el suroeste en los Andes para el departamento del Huila (MNCN 17564). También registramos esta especie por primera vez para la vertiente del Pacífico (ICN-R 10839), a 157 km del registro más cercano en el valle del Magdalena en la vertiente del Caribe (Fig. 2, Suplemento 1). Reportamos por primera vez la ocurrencia de *P. guianensis* en nueve departamentos: Caldas, Cundinamarca, Huila, Meta, Norte de Santander, Risaralda, Santander, Sucre y Tolima. De esta forma podemos afirmar que *P. guianensis* se encuentra ampliamente distribuida en el norte y centro de Colombia, entre 0 m (Manaure, La Guajira; USNM 151644–151649) y 1178 m (Ibagué, Tolima; MNCN 17535) sobre el nivel del mar (Suplemento 1). Sin embargo, los reportes encontrados no son equitativos para las diferentes regiones de Colombia (Tabla 1). Al graficar los registros sobre las capas de unidad bióticas, ecosistemas y climas del IDEAM et al. (2017), reportamos que la mayoría de los registros ocurren en climas cálidos (n=168, ~96 %) en el norte del país, versus un bajo porcentaje en climas templados (n=4, ~2 %) o indeterminado (n=3, ~2 %). Normalmente los registros ocurren en climas áridos (n=71, ~41 %) o semiáridos (n=50, ~29 %), aunque se pueden dar también en climas desérticos (n=11, ~6 %), semihúmedos (n=29, ~16 %), húmedos (n=9, ~5 %) y superhúmedos (n=2, ~1 %), más los registros de clima indeterminado (n=3, ~2 %), siendo notable una variabilidad significativa en este aspecto (Tabla 1). Por otro lado, se encontró un menor número de reportes en áreas con ecosistemas naturales (n=49, ~28 %) respecto a transformadas (n=126, ~72 %). De esta última una gran parte pertenece a registros en Territorio Artificializado (n=65) o Agrosistemas (n=53).

El modelo de nicho ecológico elegido tuvo un valor de AUC de 0,850, con un regulador de multiplicación de uno y la combinación de funciones LQH. Este modelo tuvo tasas de omisión de 0,112 (10 % de entrenamiento) y 0,00446 (MTP) (Suplemento 6). Las curvas de respuesta marginal muestran la dependencia de la idoneidad en formato *cloglog* respecto a cada una de las variables climáticas utilizadas en el modelo (Suplemento 7). Para la temperatura promedio del cuarto más húmedo (BIO8), se puede ver una relación creciente hasta los 20 °C, donde permanece estable hasta los 25 °C, en el cual se forma un pico (Suplemento 7a). Por último, también fue evidente que a temperaturas más altas se reduce la idoneidad. Por otro lado, esta idoneidad es mayor a los 0 mm de lluvia en el cuarto más caliente (BIO18), después de dicho punto decrece, teniendo un

pico secundario de idoneidad a los 300 mm (Suplemento 7b). La estacionalidad de las lluvias (BIO15) afecta la idoneidad, resultando en un crecimiento de esta variable hasta un valor de 40 en el cual el crecimiento se estabiliza y empieza a crecer más lento para finalizar en 110 donde se satura y para de crecer (Suplemento 7c). La Isotermalidad (BIO3) afecta a gran medida el valor de la idoneidad de forma escalonada: desde un valor de 65 a 75 se evidencia un crecimiento de idoneidad en donde se mantiene constante hasta un valor de 90, después de este valor crece rápidamente y se satura alrededor de un valor máximo de idoneidad (Suplemento 7d). Por otro lado, la estacionalidad de la temperatura (BIO4) conlleva a un crecimiento lento de la idoneidad hasta llegar a valores mayores a 120 en el cual ocurre un crecimiento acelerado y se estabiliza en uno de manera similar que con la Isotermalidad (Suplemento 7e). El rango diurno promedio de la temperatura (BIO2) presenta un pico de idoneidad entre los valores de 6 y 8 °C, luego hay un ligero pico con una variación de la idoneidad muy leve (Suplemento 7f). Las lluvias del cuarto más frío (BIO19) tienen una relación inversa, donde a valores bajos se mantiene una idoneidad alta, sin embargo, luego hay una caída repentina y ocurre un decrecimiento que estabiliza alrededor de cero a la idoneidad (Suplemento 7g). Por último, para las lluvias del mes más lluvioso (BIO13), se presenta un patrón de idoneidad aproximadamente bimodal, con un primer pico alrededor de 100 mm, después del cual empieza a crecer de forma lineal hasta llegar a un punto de saturación cercano al 1,0 de idoneidad (Suplemento 7h). De esta manera, tenemos una relación de crecimiento total de la idoneidad respecto a BIO3, BIO4 y BIO15, uno relativo donde después de un punto vuelve a decrecer la idoneidad para BIO2 y BIO8, uno de decrecimiento total de la idoneidad respecto a BIO19 y BIO18, y por último uno donde varía mucho con crecimientos y decrecimientos para BIO13. Sin embargo, estos no cambian en una medida grande los valores de la idoneidad. Al final se obtuvo un mapa de distribución potencial de la especie en Colombia con el área debajo del umbral tomada como ausencia de la especie (Fig. 3, Suplemento 8).

## DISCUSIÓN

Los registros en Colombia de *P. guianensis* se presentan de forma fragmentada en los valles interandinos y en la costa Caribe, en varias ocasiones sobrepasando los 100 km de distancia entre localidades más cercanas (Fig. 2). En el valle del Magdalena, hay registros encasillados en los relictos

**Tabla 1.** Número de registros de *Phimophis guianensis* en Colombia por unidades bióticas, macrocuencas, ecosistemas y climas según IDEAM *et al.* (2013, 2017). Ecosistemas: Agroecosistema (A), Bosque (B), Bosque fragmentado (Bf), Complejos rocosos (Cr), Desierto (D), río (R), Sabana (S), Subxerofitía (Sx), Territorio artificializado (Ta), Transicional transformado (Tt), Vegetación secundaria (Vs), Xerofitía (X), Zona pantanosa (Zp).

Unidad Biótica	Macrocuenca hidrográfica	Ecosistemas	Clima	Registros
Alta Guajira	Caribe	A, D, Zp, X	Cálido Desértico - Cálido Árido	12
Altilanura	Orinoco	S, Ta	Cálido Semihúmedo - Cálido Húmedo	3
Arauca	Orinoco	B, S, Ta	Cálido Semihúmedo	7
Ariguaní-Cesar	Magdalena - Cauca	A, Sx, Ta, Tt	Cálido Árido - Cálido Semiárido	13
Baja Guajira y alto Cesar	Caribe	A, B, Vs, X	Cálido Árido	6
Cartagena y delta del Magdalena	Caribe / Magdalena - Cauca	A, B, R, Ta, Zp	Cálido Árido - Cálido Semiárido	58
Casanare	Orinoco	B, R, S, Tt	Cálido Semihúmedo - Cálido Húmedo	3
Chaparral	Magdalena - Cauca	Ta	Templado Semihúmedo	1
Cordillera oriental Magdalena medio	Magdalena - Cauca	A, B, Cr, Ta	Cálido Semiárido - Cálido Semihúmedo - Templado Semiárido	7
Darién - Tacarcuna	Caribe	R	-	1
Estribación norte Sierra Nevada de Santa Marta	Caribe	A, B, Sx	Cálido Semiárido - Cálido Semihúmedo	16
Estribación sur Sierra Nevada de Santa Marta	Caribe / Magdalena - Cauca	X	Cálido Árido	2
Guaviare - Guayabero	Orinoco	S	Cálido Húmedo	1
Magdalena medio y depresión momposina	Magdalena - Cauca	A, S, Ta, Tt	Cálido Semiárido - Cálido Semihúmedo	20
Perijá y montes de Oca	Magdalena - Cauca	Bf	Cálido Árido	1
Sierra nevada de Santa Marta	Caribe / Magdalena - Cauca	A, Ta	Cálido Árido - Cálido Semihúmedo - Templado Húmedo	12
Sinú	Caribe	A, Ta, Tt	Cálido Semiárido	4
Tolima grande	Magdalena - Cauca	Ta	Cálido Semiárido	1
Vertiente Pacífico-Chocó	Pacífico	A	Cálido Superhúmedo	1
Villavicencio	Orinoco	A, S, Ta	Cálido Húmedo - Cálido Superhúmedo	5
Zulia	Caribe	Ta	Cálido Húmedo	1

de bosques del Magdalena medio (n=6) y del Chicamocha (n=6), reflejando así posibles poblaciones aisladas. Sin embargo, los resultados del modelo de distribución señalan una posible conexión entre las distintas poblaciones a lo largo del valle del Magdalena, por lo que aún no es claro si esta distribución fragmentada se debe a una falta de muestreo en la región o a una barrera causada por factores naturales bióticos o abióticos. Una posible explicación a una

distribución realmente fragmentada podría ser los ciclos de clima seco-húmedo en el Plioceno-Pleistoceno (*sensu Santos et al.* 2009). Estos ciclos fueron eventos geoclimáticos del neotrópico muy importantes que causaron fenómenos de disyunción y extensión de bosques estacionalmente secos, conectando así el Caribe con los valles interandinos durante el Pleistoceno y mediados del Holoceno (Pennington 2000, Mayle 2004, 2006, Werneck *et al.* 2011).



Los registros en el oriente colombiano aquí expuestos sugieren que la distribución de *P. guianensis* abarca una gran parte de la macrocuenca del Orinoco, aunque de forma muy dispersa y en su gran mayoría limitándose al norte de esta, aunque no es de extrañar que a futuro se encuentren ejemplares cercanos a la Amazonia, tal como lo contempla el mapa de distribución potencial (Fig. 3). Por otro lado, la limitada cantidad de registros compilados en esta región (n=9) que históricamente ha sido muestreada varias veces (e.g. Pedroza-B et al. 2014, Medina-R et al. 2017, 2019, Aponte-G et al. 2020), pueden sugerir un bajo encuentro en muestreos herpetológicos por parte de investigadores y una aparente “rareza” de esta especie en los llanos colombo-venezolanos, contrario a las poblaciones del Caribe.

Resolvemos dos registros interesantes de *P. guianensis* para el Caribe, ubicados en Isla Grande (Islas del Rosario): IAvH-R 5840 y iNat 126632185 (Tabla 1). Esta especie ha sido reportada en otras regiones insulares en Venezuela (Isla Cubagua e Isla Margarita; Roze 1966, Rivas et al. 2012, Nogueira et al. 2019) y en manglares y áreas en cercanía a la costa Caribe colombo-venezolana (Vía Parque Isla de Salamanca; Nogueira et al. 2019). Debido a estos registros, *P. guianensis* podría tratarse de una especie con alta probabilidad de ser reportada en un futuro en otras regiones insulares en el norte de Sudamérica.

El único ejemplar proveniente de la vertiente del Pacífico en Colombia se encuentra en la localidad de Pueblo Rico, Risaralda en la cuenca alta del río San Juan (ICN-R 10839; Fig. 2, Suplemento 1). Dicho registro resulta clave, pues demuestra un enorme vacío de datos y una desconexión considerable del resto de su distribución (Figs. 2 y 4) además de presentar un clima Cálido Superhúmedo, contrario a la gran mayoría de encuentros de *P. guianensis* (Tabla 1). Por esta razón, aún no se descarta la aparición de esta especie en otras partes del Pacífico, así como en otros enclaves secos cercanos como lo son el valle bajo del río Cauca y el valle del río Patía, los cuales se perfilan como una distribución potencial de acuerdo con el modelamiento de nicho (Fig. 3, Suplemento 8).

Este estudio también comprende el primer y único registro para la macrocuenca del Catatumbo en el municipio de Tibú, Norte de Santander (IAvH-R 4717; Tabla 1, Fig. 2, Suplemento 1), cercano a registros de la especie en el suroccidente de Venezuela, sugiriendo una posible conti-

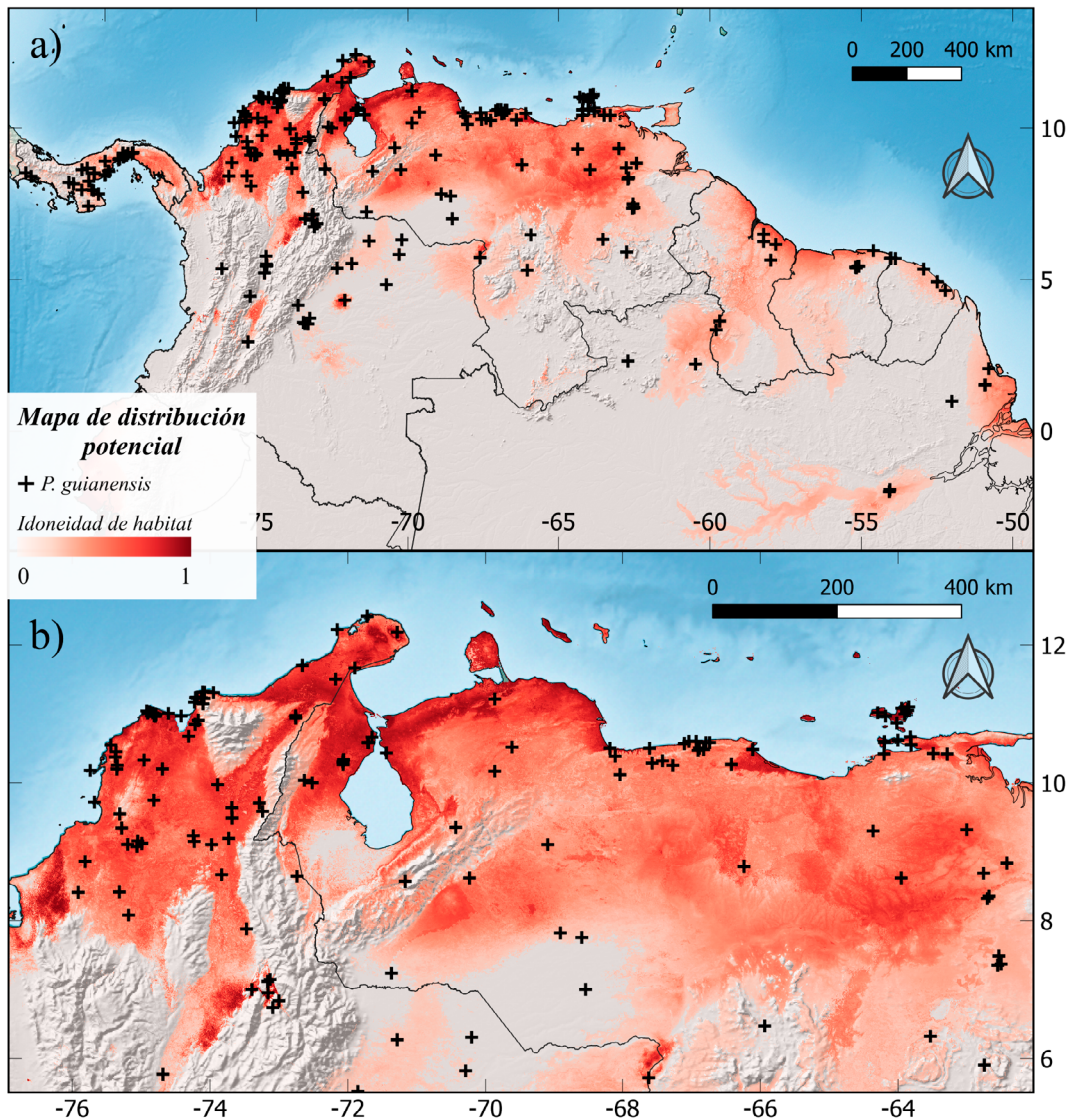
nuación de la distribución de la especie según Roze (1966). Adicionalmente, la cercanía de este registro a la depresión de Táchira conlleva a pensar una posible conexión de la distribución de la especie entre la macrocuenca del Orinoco y la vertiente del Caribe, sin embargo, el mapa de distribución potencial no refleja un alto índice de idoneidad de hábitat en esta zona (Fig. 3, Suplemento 8).

En este estudio encontramos que esta especie presenta un mayor número de registros en la vertiente del Caribe y la macrocuenca de Magdalena-Cauca (Tabla 1, Fig. 2, Suplemento 1). Esto se evidencia de igual manera en el análisis de modelamiento de nicho el cual respalda que *P. guianensis* presenta una mayor idoneidad de hábitat en esta área del país. El modelo de nicho también resalta una idoneidad, aunque mucho menor y discontinua, en sistemas abiertos de la macrocuenca del Orinoco (Fig. 2). Esto concuerda de igual manera con las variables de estacionalidad (BIO4 y BIO15) las cuales perfilan áreas con estacionalidad muy marcada como los más idóneos.

Sin embargo, *P. guianensis* presenta una alta idoneidad para áreas de clima Semihúmedo-húmedo en todo el país. De acuerdo con las variables BIO18 y BIO19, la idoneidad disminuye a mayores condiciones de lluvia, no obstante, esta tiene un descenso gradual y se conserva un rango amplio donde la idoneidad no es cercana a cero, aun con valores altos de humedad. Aunque esto puede indicar una mayor amplitud en la distribución de *P. guianensis* hacia el noroccidente del país, cabe resaltar que el rango geográfico de la especie puede estar a su vez limitada por su habilidad de dispersión a lo largo de su historia evolutiva, por su comportamiento u otros factores bióticos (e.g. disponibilidad de presas, competencia, depredadores) o abióticos (e.g. barreras geográficas) no considerados en este estudio.

Áreas con alto índice de idoneidad y con falta de registros señalaría dos posibles escenarios, los cuales no son mutuamente excluyentes: (1) las variables abióticas no determinan la distribución de esta especie, donde variables bióticas y antrópicas difíciles de determinar cómo ganadería extensiva, heterogeneidad ambiental y competencia podrían a su vez estar jugando un papel importante; (2) el esfuerzo de muestreo de la especie es insuficiente y por lo tanto los puntos de presencia reflejan un histórico muestreo heterogéneo más que la verdadera área de ocupación de *P. guianensis*.





**Figura 3.** Mapa de distribución potencial estimada (área roja) de *Phimophis guianensis* en toda su distribución (a) y en el norte de Colombia y Venezuela (b). Los símbolos (+) corresponden a los puntos usados para el modelamiento de nicho.

Anteriormente, *P. guianensis* fue catalogada como una especie típica del bosque seco tropical en Colombia (*sensu* Guarnizo *et al.* 2019), el cual desempeña un papel fundamental en su distribución. En particular, la región del Caribe continental colombiano, con fragmentos de bosque seco extensos y conservados (García *et al.* 2014, Díaz-P *et al.* 2019), se destacan como áreas con mayor cantidad de registros de la especie. Sin embargo, las coberturas de bosque seco tropical sugeridas por González-M *et al.* (2018) – que son los más extensos hasta ahora e incluyen bosques de la vertiente del Orinoco (Alcázar *et al.* 2021, Fig. 2) – concuerdan con muy pocos registros de *P. guianensis* (n=8), lo cual pone en duda una afinidad tan estrecha con este tipo de bioma.

*Phimophis guianensis* se encuentra catalogada a nivel global como Preocupación Menor (Least Concern en inglés) en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, esto en base a su encuentro común y a la falta de amenazas mayores afectando su población (Ibáñez *et al.* 2019). Según lo encontrado, esta especie es resistente a hábitats artificiales y presenta una “alta” frecuencia de encuentro. Sin embargo, consideramos que este puede ser el caso particular para las poblaciones en el norte del Caribe donde se registran más individuos, mas no para la especie en general. Aunque su distribución es muy amplia, *P. guianensis* presenta una marcada preferencia a climas cálidos y secos con vegetación xérica, lo cual resulta en una distribución naturalmente fragmentada en el norte del continente. Este

panorama, deja un importante interrogante sobre el flujo genético en su distribución dentro de las distintas poblaciones de *P. guianensis*, por lo que consideramos necesario determinar la conectividad entre las diferentes poblaciones y asimismo hacer una evaluación de la abundancia de las distintas poblaciones de esta especie.

## PARTICIPACIÓN DE AUTORES

ACG examinó los especímenes, compiló la información, concibió el orden del texto y diseñó las figuras; DGS examinó los especímenes y ayudó en la compilación de la información; DGC examinó los especímenes; ACG y CBV generaron el modelo de nicho; todos los autores ayudaron en la elaboración del texto y aprobaron la versión final del documento.

## CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores brindamos nuestros más gratos agradecimientos a Martha L. Calderón (ICN) por permitirnos la revisión de ejemplares en dicha colección. Agradecemos de igual manera a Martha P. Ramírez (UIS), al Grupo Herpetológico de Antioquia (MHUA), Gregory Schneider (UMMZ), Neftali Camacho (LACM), Stevie Kennedy-Gold (CM) y Marta Calvo Revuelta (MNCN) por enviarnos información y fotografías de ejemplares a su disposición. Por compartir sus observaciones agradecemos a Juan Salvador Mendoza, Angelina Blanco Torres, Álvaro A. Velásquez, Esteban Álzate, Jeir Ortega, John Calderón, José Payares, Eduardo Enciso, Laura Rubio, Matthew Gable, Miguel Díaz, Roberto C. Tipon, Santiago Herrera y Yair Osorio. También queremos agradecer al equipo editorial de *Caldasia* por su apoyo en la revisión de este artículo. Finalmente, un agradecimiento a John D. Lynch por la corroboración de algunos de los ejemplares y localidades.

## LITERATURA CITADA

Aiello-L ME, Boria RA, Radosavljevic A, Vilela B, Anderson RP. 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*. 38(5):541–545. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>

- Alcázar-C C, Avella-M EA, Norden-M N, García-V DH, García-M H, Castellanos-C C, González-M R. 2021. Programa nacional para la conservación y restauración del bosque seco tropical en Colombia. Plan de Acción 2020-2030. Bogotá D.C.: Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Instituto de Investigación Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 78.
- Aponte-G AF, Niño L, Arias A, López CA, Lynch JD. 2020. Riqueza y diversidad de anfibios y reptiles del territorio sabanas y humedales de Arauca, Colombia. En: Rangel-C JO, editor. Colombia diversidad biótica XX. Territorio Sabanas y Humedales de Arauca. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. p. 557–581.
- Bailey JR. 1967. The synthetic approach to colubrid classification. *Herpetologica*. 23(2):155–161.
- Boulenger GA. 1896. Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History). London: Order of the Trustees. Volume III., Containing the Colubridae (Opisthophthalmi and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae. p. 115.
- Blanco-T A, Báez S, Patiño-F E, Renjifo R. 2013. Herpetofauna from the middle valley of the Ranchería river, La Guajira, Colombia. *Rev. Biodivers. Neotrop.* 3(2):113–122.
- Cárdenas-A G, Castaño-M OV, Carvajal-C JE, Rangel-Ch J. 2010. Comunidad de reptiles en humedales y áreas aledañas del departamento de Córdoba. En: Rangel-C JO, editor. Colombia diversidad biótica IX. Ciénagas de Córdoba: biodiversidad, ecología y manejo ambiental. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, p. 361–80.
- Carvajal-C JE. 2019. Taxonomía, sistemática y zoogeografía de reptiles. En: Vargas-S F, Muñoz-A JA, Morales-P ME, editores. Biología de los anfibios y reptiles en el bosque seco tropical del norte de Colombia. Tunja: Editorial UPTC. p. 97–161.
- Carvajal-C JE, Cárdenas-A G, Castaño-M O. 2012. Reptiles de la región Caribe de Colombia. En: Rangel-C JO, editor. Colombia Diversidad Biótica XII: La Región Caribe de Colombia, Universidad Nacional de Colombia-Corpoespar. Bogotá: Arfo Editores. p. 91–812.
- Castaño-M OV, Cárdenas G, Hernández EJ, Castro F. 2004. Reptiles en el Chocó biogeográfico. En: Rangel-C JO, editor. Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó Biogeográfico/Costa Pacífica. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. p. 599–631.
- Cope ED. 1860. Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. I. Calamarinae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 1860. p. 74–79.
- Díaz-P CN, Morales-P ME, Gil-L PA, Gil-N JE, Mercado-G JD. 2019. Vegetación asociada al hábitat de anfibios y reptiles en el bosque seco tropical del Cesar y Magdalena. En: Vargas-S F, Muñoz-A JA, Morales-P ME, editores. Biología de los anfibios y reptiles en el bosque seco tropical del norte de Colombia. Tunja: Editorial UPTC. p. 341–377.

- Duméril AMC, Bibron G, Duméril AHA. 1854. Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome septième. Deuxième partie, Comprenant l'histoire des serpents venimeux. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret; p. 781–1536. doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.118797>
- Dunn ER. 1944. Los géneros de anfibios y reptiles de Colombia, III. Orden de las serpientes. *Caldasia*. 3(12):155–224.
- Entiauspe-N OM, Azevedo WS, Pereira VO, Abegg AD, Rocha AM, Loebmann D. 2018. New records of the rare Troschel's Pampas Snake, *Phimophis guianensis* (Serpentes: Dipsadidae) in Brazil. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 90(3):3023–3029. doi: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201820180132>
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37(12):4302–4315. doi: <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Galdeano AP, Gómez-A R, Blanco GM, Acosta JC. 2018. *Phimophis vittatus* (Boulenger, 1897) (Serpentes: Dipsadidae): nuevo registro para la provincia de San Juan, Argentina. *Cuad. Herpetol.* 32(1):3.
- García H, Corzo G, Isaac P, Etter A. 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: Insumos para su conservación. En: Pizano C, García H, editores. *El Bosque Seco Tropical En Colombia*. Bogotá: Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 228–251.
- GBIF.org. c2020. Descarga de Registros de GBIF. [Revisada en: 11 jul 2020]. doi: <https://doi.org/10.15468/39omei>
- González-C JA, Romero VP, Rivas G. 2012. *Phimophis guianensis* (Troschel's Pampas Snake). *Diet. Herpetol. Rev.* 43(3):496–497.
- González-M R, García H, Isaacs P, Cuadros H, López-C R, Rodríguez N, Pérez K, Mijares F, Castaño-N A, Jurado R, Idárraga-P Á, Rojas A, Vergara H, Pizano C. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environ. Res. Lett.* 13(4):045007. doi: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaad74>
- Grazziotin FG, Zaher H, Murphy RW, Scrocchi G, Benavides MA, Zhang YP, Bonatto SL. 2012. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics.* 28(5):437–459. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00393.x>
- Guarnizo CE, Daza JM, Pinto-S NR. 2019. Biogeografía y filogeografía: dos herramientas para entender el origen de la diversidad del bosque seco en Colombia. En: Vargas-S F, Muñoz-A JA, Morales-P ME, editores. *Biología de los anfibios y reptiles en el bosque seco tropical del norte de Colombia*. Tunja: Editorial UPTC. p. 341–377.
- Guisan A, Edwards-Jr TC, Hastie T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol. Model.* 157(2–3):89–100. doi: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00204-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00204-1)
- Ibáñez R, Jaramillo C, Gutiérrez-C P, Rivas G, Caicedo J, Arredondo JC, Nogueira C, Hoogmoed M. c2019. *Phimophis guianensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T203559A2768446. [Revisada en: 21 may 2021]. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T203559A2768446.en>
- [IDEAM] Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales 2013. Zonificación y codificación de unidades hidrográficas e hidrogeológicas de Colombia. Bogotá: Imprenta Nacional de Colombia.
- [IDEAM] Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales c2017. Mapa de Ecosistemas Continentales, Costeros y Marinos de Colombia a escala 1:100.000. [Revisada en: 20 abr 2021]. [http://www.ideam.gov.co/documentos/11769/222663/E\\_ECCMC\\_Ver21\\_100K.pdf/addc175f-3ac6-415b-9b9e-a1c4368b5b3e](http://www.ideam.gov.co/documentos/11769/222663/E_ECCMC_Ver21_100K.pdf/addc175f-3ac6-415b-9b9e-a1c4368b5b3e)
- Kass JM, Muscarella R, Galante PJ, Bohl CL, Pinilla-B GE, Boria RA, Soley-G M, Anderson RP. 2021. ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions. *Methods Ecol. Evol.* 12(9):1602–1608. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13628>
- Köhler G. 2008. Reptiles of Central America. 2nd Ed. Offenbach: Herpeton Verlag.
- Leroy B, Meynard CN, Bellard C, Courchamp F. 2016. virtual-species, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography.* 39(6):599–607. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.01388>
- Leynaud GC, Bucher EH. 1999. La fauna de serpientes del Chaco sudamericano: diversidad, distribución geográfica y estado de conservación. *Acad. Nac. Cienc.* 98:1–46.
- Marques R, Tinôco MS, Browne-R HC, Fazolato CP. 2012. *Phimophis guerini* (Duméril, Bibron and Duméril, 1854) (Squamata, Colubridae): distribution extension in the northeast coast of the state of Bahia, Brazil. *Check List.* 8(5):963–965. doi: <https://doi.org/10.15560/8.5.963>
- Mayle FE. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *J. Quat. Sci.* 19(7):713–720. doi: <https://doi.org/10.1002/jqs.887>
- Mayle FE. 2006. The Late Quaternary Biogeographical History of South American Seasonally Dry Tropical Forests: Insights from Palaeo-Ecological Data. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA, editores. *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation*. Boca Raton: CRC press. p. 395–415. doi: <https://doi.org/10.1201/9781420004496-17>
- Medina-R GF, Cárdenas-A G, Rentería-M LE. 2017. Herpetofauna del Cerro Tacarcuna. Serranía de Darién, Unguía, Chocó, Colombia. *Guía de Campo*. Quibdó: Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico y Expedición Colombia Bio.

- Medina-R GF, Méndez-G MÁ, Calderón-E ML. 2019. Herpetofauna of San José del Guaviare, Guaviare, Colombia. *Biota Colomb.* 20(1):75–90. doi: <https://doi.org/10.21068/c2019.v20n01a05>
- Merow C, Smith MJ, Edwards-Jr, TC, Guisan A, McMahon SM, Normand S, Thuiller W, Wüest RO, Zimmermann NE, Elith J. 2014. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography.* 37(12):1267–1281. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Moreno-B LM, Álvarez-L R. 2003. Fauna asociada a los manglares y otros humedales en el Delta-Estuario del río Magdalena, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 27(105):517–534.
- Muscarella R, Galante PJ, Soley-G M, Boria RA, Kass JM, Uriarte M, Anderson RP. 2014. ENMeval: an R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods Ecol. Evol.* 5(11):1198–1205. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Nettleton D. 2014. Chapter 6, Selection of Variables and Factor Derivation; *Commercial Data Mining: processing, analysis and modeling for predictive analytics projects*; Elsevier; p. 79–104. doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416602-8.00006-6>
- Nogueira CC, Argôlo AJS, Arzamendia V, Azevedo JA, Barbo FE, Bérnils RS, Bolochio BE, Borges-Martins M, Brasil-Godinho M, Braz H, Buononato MA, Cisneros-H DF, Colli GR, Costa HC, Franco FL, Giraudo, A Gonzalez RC, Guedes T, Hoogmoed MS, Marques OAV, Montingelli GG, Passos P, Prudente ALC, Rivas GA, Sanchez PA, Serrano FC, Silva NJ, Strüssmann C, Vieira-Alencar JPS, Zaher H, Sawaya RJ, Martins MCM. 2019. Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. *S. Am. J. Herpetol.* 14(Special Issue 1):1–274. doi: <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.1>
- Pedroza-B R, Ospina-S JJ, Angarita-S T, Anganoy-C M, Lynch JD. 2014. Estado del conocimiento de la fauna de anfibios y reptiles del departamento de Casanare, Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 38(146):17–34. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.37>
- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27(2):261–273. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pereira-F GA, Gomez-S G, da Silva-V WL, da Nóbrega-A RR, Pereira-M PFG, de Freitas MA. 2012. *Phimophis guerini* (Duméril, Bibron and Duméril, 1854) (Serpentes: Dipsadidae): distribution extension in Paraíba, Brazil. *Check List.* 8(5):966–967. doi: <https://doi.org/10.15560/8.5.966>
- Peters JR, Orejas-M B. 1970. *Catalog of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes.*
- Bull. US Nat. Mus.* 297:1–347. doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46653>
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model.* 190(3-4):231–259. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- QGIS Development Team. c2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. [Revisada en: 1 mar 2024]. <http://qgis.osgeo.org>
- Radosavljevic A, Anderson RP. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* 41(4):629–643. doi: <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Rivas GA, Molina CR, Ugueto GN, Barros TR, Barrio-A CL, Kok PJ. 2012. Reptiles of Venezuela: an updated and commented checklist. *Zootaxa.* 3211(1):1-64. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3211.1.1>
- Roze JA. 1966. *La taxonomía y zoogeografía de los ofidios en Venezuela.* Caracas: Universidad Central de Venezuela.
- Santos JC, Coloma LA, Summers K, Caldwell JP, Ree R, Cannatella DC. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biol.* 7(3):e1000056. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000056>
- Starace 1998. *Guide des Serpents et Amphisbènes de Guyane Française.* Guadeloupe: Ibis Rouge.
- Troschel FH. 1848. Amphibien. En: Schomburgk MR, editor. *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-44. Im Auftrage Sr. Majestät des Königs von Preussen ausgeführt. Theil 3. Versuch einer Zusammenstellung der Fauna und Flora von British-Guiana.* Leipzig: weber. p. 645–661.
- Trujillo-P GA. 2015. *Diversidad de los reptiles de la Orinoquia Colombiana: Análisis de los patrones de distribución y relaciones ambientales.* [Tesis doctoral]. [Bogotá]: Universidad Nacional de Colombia.
- Trujillo-P A, Carvajal-C JE, Rangel-C JO. 2014. Reptiles de la Orinoquia colombiana. En: Rangel-C JO, editor. *Colombia Diversidad Biótica XIV: La Región de la Orinoquia de Colombia.* Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. p. 635–664.
- Uetz P, Freed P, Hošek J. c2023. *The Reptile Database.* [Revisada en: 16 abr 2023]. <http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Phimophis&species=guianensis>
- VanDerWal J, Shoo LP, Graham C, Williams SE. 2009. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: how far should you stray from what you know? *Ecol. Model.* 220(4):589–594. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.11.010>
- Wallach V, Williams KL, Boundy J. 2014. *Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species.* Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group. doi: <https://doi.org/10.1201/b16901>



- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites-Jr JW. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence [sic]. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20(2):272–288. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x>
- Zaher H, Oliveira ME, Franco FL. 2008. A new, brightly colored species of *Pseudoboa* Schneider, 1801 from the Amazon Basin (Serpentes, Xenodontinae). *Zootaxa.* 1674(1):27–37. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1674.1.2>
- Zaher H, Grazziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-L JCD, Bonatto SL. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Pap. Avulsos Zool.* 49(11):115–153. doi: <https://doi.org/10.1590/S0031-10492009001100001>
- Zaher H, Murphy RW, Arredondo JC, Graboski R, Machado-F PR, Mahlow K, Montingelli GG, Quadros AB, Orlov NL, Wilkinson M, Zhang YP, Grazziotin FG. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PloS ONE.* 14(5):e0216148. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216148>
- Zambrano E, Pimentel-P G, Sosa-B Á. 2022. Nuevos registros de *Phimophis guianensis* Troschel, 1848 (Squamata: Dipsadidae) para Panamá. *Scientia.* 32(2):54–63.
- Zúñiga-B JA. 2021. Serpientes registradas en el municipio de Platto, Magdalena, Colombia. *Rev. Colombiana Cienc. Anim. Recia.* 13(2):e862–e862. doi: <https://doi.org/10.24188/recia.v13.n2.2021.862>