



Universidad Nacional de Córdoba

Facultad de ciencias Exactas Físicas y Naturales

Ciencias Biológicas

Tesina:

SERPIENTES DE LA REGIÓN BIOGEOGRÁFICA DEL CHACO:

DIVERSIDAD FILOGENÉTICA, TAXONÓMICA Y FUNCIONAL

Alumna: Maza, Erika Natividad

Director: Pelegrin, Nicolás

Lugar de realización: Centro de Zoología Aplicada, FCEFyN, UNC.

Año: 2017

Serpientes de la región biogeográfica del Chaco:

Diversidad filogenética, taxonómica y funcional.

Palabras Claves: Serpentes- Filogenia- Taxonomía- Chaco Sudamericano

Tribunal evaluador:

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Calificación:

Fecha:.....

Serpientes de la región biogeográfica del Chaco:

Diversidad filogenética, taxonómica y funcional.

Palabras Claves: Serpientes- Filogenia- Taxonomía- Chaco Sudamericano

1 RESUMEN

La ofidiofauna del Chaco ha sido estudiada en diversas ocasiones construyendo listas de composición taxonómica, analizando aspectos de la autoecología, conservación, variación morfológica y filogenia. Debido a la fragmentación de esta información encontrada en registros bibliográficos, se tomó como objetivo reunir y actualizar esta información, determinar cuál es la ofidiofauna del Chaco y de sus subregiones, y elaborar mapas de registros de cada una de las especies. Además se analizó la diversidad funcional, taxonómica y filogenética entre las subregiones chaqueñas, bajo la hipótesis de que las características ambientales condicionan la diversidad funcional, la biogeografía la diversidad filogenética, y la diversidad taxonómica varía junto a la diversidad funcional y filogenética. Como resultado se obtuvo que el Chaco está compuesto por 115 especies, un incremento del 87,3% respecto al último antecedente para la región, pertenecientes a 8 familias. Además el Chaco húmedo es la más diversa de las subregiones y que el Chaco serrano el menos diverso, mientras que la diversidad filogenética responde a la geomorfología de la ecoregión, la diversidad funcional a la variación del hábito de las especies, y la diversidad taxonómica esta correlacionada con las otras dos diversidades.

2 INTRODUCCIÓN

A nivel mundial se han identificado un poco más de 10 mil especies de reptiles, de las cuales 3567 son serpientes (Uetz y Hosek, 2016). Al igual que los anfibios, los reptiles sufren una rápida declinación mundial (Gibbons *et al.*, 2000), debido a los cambios de uso del suelo, los efectos del cambio climático (Sinervo *et al.*, 2010) y a su explotación comercial como mascotas o para marroquinería (Leynaud y Bucher, 1999; Reati *et al.*, 2010, Cardozo *et al.*, 2013). La conservación de las serpientes resulta particularmente difícil, debido a la dificultad de su estudio, el impacto en la salud humana y el frecuente rechazo por parte de las personas (Sánchez, 2011; Reati *et al.*, 2010 y Shine y Fitzgerald, 1989).

La información disponible sobre las serpientes del Chaco abarca listas de especies, estudios de autoecología, estado de conservación y filogenia. En la lista más reciente de las serpientes del Chaco Sudamericano se enumeran 63 taxa (Leynaud y Bucher, 1999), detallando también la distribución potencial de cada especie basada en registros bibliográficos e isolíneas de riqueza dentro de la región. Este trabajo, junto al realizado por Bucher (1980), resulta ser uno de los pocos antecedentes que ofrecen una síntesis para el Chaco en casi toda su extensión. Bucher (1980) confecciona una lista de la fauna presente en el Chaco Argentino y una síntesis de las características físicas propia de toda la ecorregión. También existen listas parciales de serpientes de distintas localidades del Chaco (Leynaud y Bucher, 2001 y 2005; Leynaud *et al.*, 2006 y 2008; Álvarez *et al.*, 2002 y 2009; Nori *et al.*, 2011; Cacciali *et al.*, 2016; Giraud, 2014, entre otros).

En otras publicaciones se encuentran descripciones de especies o géneros de serpientes presentes en el Chaco, que incluyen características morfológicas, fisiológicas, ecológicas, distribuciones potenciales y, al igual que en Leynaud y Bucher (1999), en algunos casos se indica el estado de conservación que presenta el taxón a nivel regional (Giraud *et al.*, 2006 y 2015; Passos *et al.*, 2009 y 2010; Carrasco *et al.*, 2010; Embert, 2010 y 2010b; Weiler y Núñez, 2015). Por otro lado, también existen descripciones de grupos taxonómicos que si bien no son exclusivos del Chaco, la información se puede aplicar a algunas especies presentes en él (Nori *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2013; Peichoto y Salomón, 2014; Pyron *et al.*, 2014; y Martins y Lema, 2015).

Por último, se puede destacar como antecedentes a este trabajo aquellas publicaciones que analizan relaciones filogenéticas entre serpientes (algunas de las cuales presentes en el Chaco), con base en datos moleculares y/o morfológicos (Carrasco *et al.*, 2012; Grazziotin *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Fenker *et al.*, 2014; y Falcione *et al.*, 2016, entre otros).

La conservación de regiones que presentan un número elevado de especies ha sido uno de los principales intereses a nivel mundial, por lo que las regiones tropicales son consideradas prioritarias (Mares, 1992). Sin embargo, conservar la biodiversidad es mucho más que conservar un gran número de especies. La definición de biodiversidad es muy amplia y discutida (Nuñez *et al.*, 2003), pero en sus versiones más modernas comprende a las especies, sus genes y sus ecosistemas (Wilson, 1997). Es así, que los esfuerzos de conservación no solo deben tener en cuenta la riqueza de especies sino también otras variables (Brooks *et al.*, 2006; Cadotte *et al.*, 2011), como la diversidad filogenética y la diversidad funcional (Fenker *et al.*, 2014).

La diversidad filogenética se basa en las relaciones cladísticas entre los taxa de una comunidad. Con ella se pretende medir la acumulación de cambios evolutivos que llevan a la diferenciación de los taxa, sean especies u otra categoría jerárquica (Hopper y Coates, 1990). Para eso, se construyen cladogramas basados en datos moleculares y/o morfológicos, y se calculan las distancias de las ramas intermedias a cada taxón (Faith, 1992). De esta manera se puede decir qué tan agrupados se encuentran dos taxa, y en función de ese agrupamiento se puede inferir las interrelaciones que poseen (Webb *et al.*, 2002).

La interacción entre las especies está basada en las similitudes y diferencias fenotípicas que presentan. Esas diferencias fenotípicas tienen un fundamento molecular y también ambiental, por lo que las características biológicas propias de una especie no deben ser evaluados de una manera independiente a las genéticas (Agapow *et al.*, 2004).

Es así, que la diversidad funcional también cobra valor a la hora de estudiar comunidades, ya que se la propone como una medida de diversidad que busca establecer el rol de las especies en el ecosistema (Tilman *et al.*, 1997.) Por otro lado, algunas especies pueden ser menos sensibles que otras a los disturbios en el ambiente según sus características biológicas (Cortés Ávila y Toledo, 2013), por lo que resulta interesante estudiar su diversidad funcional.

Incluso las prioridades de conservación se pueden modificar según las características funcionales y filogenéticas de los taxa (Collen *et al.*, 2011), por lo que se debe tratar de obtener la mayor información posible sobre las serpientes del Chaco para conservarlas, y al mismo tiempo encontrar respuestas acerca de su origen y desarrollo evolutivo.

Analizar la diversidad de especies de una región implica tener en cuenta diversos factores. Según la relación especies-área, la riqueza de especies dependerá del tamaño del área que sea considerada (Connor y Mc. Coy, 2001), como ocurre con las aves del Neotrópico y del Neártico (Preston, 1960), donde a medida que se duplica el tamaño del área estudiada en cada región, también se duplica el número de especies observadas.

Siguiendo con el mismo ejemplo, áreas de igual tamaño en el Neotrópico y en el Neártico tienen un número diferente de especies, encontrándose más aves en el primero por ubicarse en una zona más cálida, lo cual probablemente tenga algún efecto en la disponibilidad de alimento para las aves o en el régimen de sus actividades (Preston, 1960). Esto abre la posibilidad a que factores climáticos afecten también la distribución de serpientes, ya que son organismos ectotérmicos cuya actividad y rendimiento dependen de la temperatura, como ocurre en lagartos (Adolph

y Porter, 1993). Un estudio realizado en la serpiente *Crotalus lepidus* comparando dos áreas del parque nacional Big Bend en Texas, mostró que en las áreas más frías estas serpientes poseen una mayor demanda energética que las de las áreas más cálidas, lo que podría limitar su distribución y abundancia (Beaupre, 1995).

Por otro lado, la distribución de las especies no es igual en todos los ambientes y en todas las estaciones. Por ejemplo, en el parque nacional natural Isla Górgona (Colombia), se pueden encontrar más serpientes en bosques que en áreas cultivadas o pastizales, y lo mismo en épocas de lluvias en relación con las épocas secas (Urbina Cardona *et al.*, 2008). Del mismo modo, la mayor riqueza de serpientes en Venezuela se ve asociada a los cursos de agua y al pie de montaña (Suarez *et al.*, 2014). Esto quiere decir que la composición de la vegetación y la geografía también afectarán a la distribución de serpientes.

La historia biogeográfica también tiene su influencia en la diversidad. Aún cuando el Cerrado y el Chaco se relacionan biogeográficamente, el Cerrado poseería una diversidad de lagartos mayor que el Chaco, probablemente debido a la más reciente formación de este último (Werneck y Colli, 2006). Dentro del Chaco, las sierras de Córdoba (ubicadas dentro del Chaco Serrano), constituye un nodo panbiogeográfico que permite distinguir esta región como un centro de convergencia biótica, con elementos faunísticos y vegetales de origen andino (Arana *et al.*, 2013, Noguera- Urbano y Escalante, 2015), lo que diferencia al Chaco Serrano del resto de las subregiones del Chaco (Noguera- Urbano y Escalante, 2015). Analizando biogeográficamente las serpientes de la provincia de Córdoba, se observa mayor diversidad en el Chaco Serrano que en otras subregiones, identificando especies en el Chaco Serrano que no se encuentran presentes en otras subregiones chaqueñas como *Bothrops ammodytoides* (Nori, *et al.*, 2011), lo que quizás sea un indicador de un origen biogeográfico diferenciado entre las subregiones del Chaco.

Un detalle no menor en cuanto a la distribución de las especies, es que la diversidad funcional, filogenética y taxonómica no siempre coinciden con sus valores más altos en el mismo espacio geográfico. Un ejemplo es el trabajo de Fenker *et al.* (2014), donde se analizaron los sitios de importancia filogenética y la riqueza de algunos vipéridos de Sudamérica, y se obtuvo que una de las tres áreas de mayor importancia filogenética no coincidía con las tres áreas de mayor riqueza. Otro ejemplo es un estudio realizado sobre mamíferos de Magdalena, Colombia, donde los *hotspots* de diversidad funcional en su mayoría no coinciden con los *hotspots* de riqueza y diversidad filogenética (Granados Peña, 2013).

Teniendo en cuenta que el último antecedente sobre la diversidad taxonómica de serpientes del Chaco (Leynaud y Bucher, 1999) indicó 63 especies y que nuevas

especies y arreglos taxonómicos se han descrito desde entonces (Uetz, 2000, 2010 y Uetz y Hosek, 2016), resulta de interés conocer el estado actual del conocimiento sobre las serpientes del Chaco. Este trabajo constituye una actualización del conocimiento acerca de la diversidad de serpientes de la ecorregión del Chaco, contemplando no sólo su diversidad taxonómica, sino también filogenética y funcional.

Esta información resulta de vital importancia para comprender los factores que determinan los patrones de distribución de serpientes entre las diferentes subregiones del Chaco, como así también las relaciones biogeográficas entre el Chaco y otras ecorregiones sudamericanas. Se comparará la diversidad taxonómica, diversidad filogenética y diversidad funcional de las serpientes del Chaco entre subregiones, hipotetizando que las diferencias en la historia biogeográfica entre las subregiones definen la diversidad filogenética de las serpientes de las subregiones del Chaco, que diferencias en las características climáticas determinan su diversidad funcional, y que la diversidad taxonómica se encuentra asociada a la diversidad funcional y filogenética.

Se predice que el Chaco Serrano poseerá una composición y diversidad filogenética diferente a la de las otras subregiones del Chaco y que el Chaco Húmedo poseerá una mayor diversidad taxonómica y funcional.

Objetivos

Objetivo General

- Caracterizar la composición de Serpientes en la región Chaqueña determinando su diversidad taxonómica, funcional y filogenética.
- Actualizar y resumir el conocimiento disponible sobre las serpientes del Chaco.

Objetivos específicos

- ✓ Determinar el número y la composición de especies de serpientes del Chaco y compararla entre las subregiones del Chaco.
- ✓ Elaborar un mapa de distribución de cada especie de serpiente según los registros de observación dentro del Chaco.
- ✓ Construir un árbol filogenético y comparar la diversidad filogenética y funcional entre las subregiones del Chaco.
- ✓ Determinar sitios de mayor interés de estudio por ausencia de registros bibliográficos publicados en el Chaco.
- ✓ Proponer una lista de posibles endemismos para la ecorregión del Chaco

3 METODOLOGÍA

Área de Estudio

La región biogeográfica del Chaco (Fig. 1) se extiende desde el sur de Bolivia hasta el centro de Argentina, incluyendo más de la mitad de Paraguay y el extremo Suroeste de Brasil. En esta región se pueden distinguir cuatro subregiones: Chaco árido, Chaco serrano, Chaco semiárido y Chaco húmedo. El Chaco Árido, con bosques xerófilos y arbustales adaptados a escasas precipitaciones, a alta evapotranspiración (Torrella y Adámoli, 2005), con temperaturas medias mensuales superiores a 20° C durante los seis meses que incluyen el verano, y los restantes seis meses con medias mensuales entre 10 y 20°C (Cabido *et al.*, 1994), con presencia de heladas frecuentes en invierno. El Chaco Serrano tiene estratos de vegetación según la altitud, presenta pastizales y bosques, con heladas durante todo el año y temperaturas bajas por encima de los 1000 msnm; y por debajo, un bosque abierto con estratos arbustivos y herbáceos, temperaturas sujetas a variaciones locales, y precipitaciones entre 600 y 400 mm anuales (Sérsic *et al.*, 2015). El Chaco Semiárido es una planicie que presenta bosques xerófilos, palmares, estepas halófilas y sabanas (Sérsic *et al.*, 2015), con precipitaciones que van desde los 400 a los 850 mm anuales, con temperaturas anuales promedio de 26 °C (World Wildlife Fund, 2016). Y por último el Chaco Húmedo, que también presenta bosques xerófilos con palmares y sabanas, con un clima cálido de 23 °C como promedio anual y precipitaciones anuales que van desde los 500 a los 1300 mm (Sérsic *et al.*, 2015; World Wildlife Fund, 2016). Debido a la falta de un mapa detallado del Chaco y sus subregiones en formato digital, se utilizó el mapa de ecorregiones de Olson, *et al.* (2001).

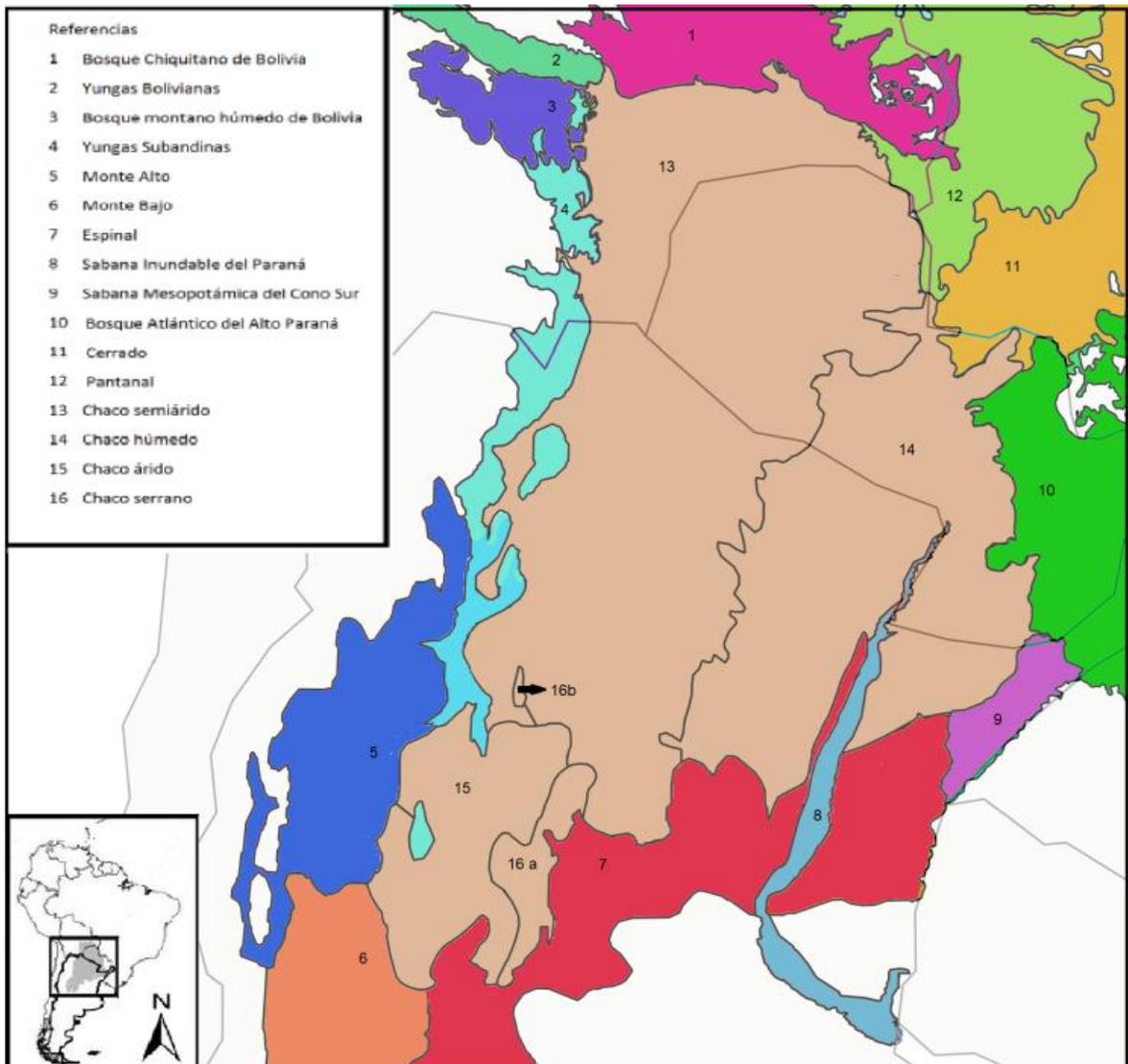


Fig.1: Mapa de la región chaqueña, sus subregiones y ecorregiones limítrofes (Olson *et al.*, 2001).

Obtención de datos

Se elaboró una lista de serpientes presentes en la región del Chaco, basándose en trabajos publicados y muestreos propios del laboratorio de Ecología y Conservación de la Herpetofauna (IDEA-UNC). Se usaron solamente aquellos registros de presencia posibles de georreferenciar. Se corroboraron los nombres de las especies según la taxonomía propuesta en The Reptile Database (Uetz y Hosek, 2016), pero considerando la subfamilia Dipsadinae como familia Dipsadidae (Zaher *et al.*, 2009) ya que al presentar un gran número de taxa el análisis no resultaba preciso. Se usaron los límites definidos por Olson *et al.* (2001) para la región de Chaco y sus subregiones, y se asignaron los registros de observación de las especies para determinar cuáles pertenecen a cada área usando el programa Quantum GIS Essen (QGIS Development Team, 2016).

Luego se construyó una matriz de características funcionales de las especies de serpientes. Las características consideradas en el análisis fueron: Hábitat, Tipo de reproducción, Hábito, Dieta, Actividad, Dentición, Longitud total y Coloración. Variables como Número de individuos por camada y Dimorfismo sexual no estuvieron disponibles para muchas especies, por lo que se decidió excluirlas a la hora del análisis funcional.

Las variables funcionales se definieron de la siguiente manera: 1) Hábitat: Selva, Bosques, Pastizales y Humedales; 2) Tipo de Reproducción: Ovípara o Vivípara; 3) Hábito: Arborícola, Acuática, Terrestre, o Fosorial, 4) Dieta: Invertebrados, Anfibios, Peces, Reptiles, Aves, y Mamíferos; 5) Actividad: Diurna o Nocturna; 6) Longitud Total, valor medio estimado para la especie en intervalos de 500 mm: Categoría 1, de 1 a 500 mm; Categoría 2, de 501 a 1000 mm; Categoría 3, de 1001 a 1500 mm, Categoría 4: de 1501 a 2000 mm; Categoría 5, superior a 2000 mm; 7) Coloración: Críptica, Aposemática, o mimetismo Batesiano; 8) Dentición: Aglifa, Opistoglifa, Solenoglifa o Proteroglifa.

Phalotris normanscottii (Cabral y Cacciali, 2015) es una especie recientemente descrita y poco observada del Chaco Paraguayo. Muchas de las variables funcionales para esta especie carecieron de datos, por lo que se completó los datos faltantes con los de *Phalotris matogrossensis* (Lema, D'Agostini y Cappelari, 2005) por ser filogenéticamente cercana.

Se elaboró una hipótesis filogenética basada en filogenias ya publicadas, principalmente la de Pyron *et al.* (2013) usando el programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2016). No todas las especies citadas para el Chaco fueron incluidas en el análisis filogenético de Pyron *et al.* (2013), y muchas de ellas tampoco fueron incluidas en ningún otro análisis filogenético sistemático. Entonces, se agregaron estas taxa en forma de politomías dentro del género correspondiente. Estas especies fueron *Liotyphlops beui*, *L. ternetzii*, *Siagonodon unguirostris*, *Epictia albipuncta*, *E. munoai*, *E. vellardi*, *Epicrates alvarezii*, *E. crassus*, *Bothrops mattogrossensis*, *Simophis rhinostoma*, *Chironius maculoventris*, *Leptophis ahaetulla bolivianus*, *L. a. marginatus*, *Atractus bocki*, *A. snethlageae*, *A. paraguayensis*, *Sibynomorphus lavillai*, *Lygophis dilepis*, *Erythrolamprus albertguentheri*, *E. frenatus*, *E. sagittifer*, *E. semiaureus*, *Philodryas trilineata*, *Taeniophallus occipitalis*, *Phalotris bilineatus*, *P. normanscottii*, *P. matogrossensis*, *P. punctatus*, *P. tricolor*, *Apostolepis quirogai*, *A. ambiniger*, *Helicops leopardinus*, *H. polylepis*, *Tomodon ocellatus*, *Thamnodynastes chaquensis*, *Phimophis vittatus*, y *Mussurana quimi*. Si bien Carrasco *et al.* (2012) y Graziotin *et al.*

(2012) presentan filogenias para algunas especies pertenecientes al Chaco basadas también en análisis moleculares y morfológicos, ninguno aporta información para ubicar las especies faltantes en la publicación de Pyron *et al.* (2013).

Análisis de datos

Se calculó la longitud de cada rama del árbol filogenético con el método de Graffen (1989), lo que generó una matriz de distancias filogenéticas. Basado en estas distancias se calculó la diversidad filogenética (PD) en cada subregión (Faith, 1992) usando el paquete *picante* (Kembel *et al.*, 2010) en R (R Core Team, 2016).

Como muchas de las variables funcionales utilizadas son categóricas, se calculó una matriz de disimilitud utilizando las distancias de Gower (Gower 1971, Podani y Schmera 2006). Con esta matriz se realizó un análisis Jerárquico de Clusters, con el método de aglomeración UPGMA en R (R Core Team 2016), donde las especies más parecidas funcionalmente se encuentran más cercanas que aquellas menos parecidas. Usando la topografía del árbol funcional generado se calculó la longitud de cada rama con el método de Grafen. De la misma forma que para PD, con la matriz de distancias generada se calculó la Diversidad Funcional (FD) aplicando la fórmula utilizada para PD (Faith, 1992) con el paquete *picante* (Kembel *et al.*, 2010) en R (R Core Team, 2016) para cada subregión.

Se estimaron las áreas del Chaco con menor densidad de registros mediante la construcción de polígonos de Voronoi usando Quantum GIS Essen (QGIS Development Team, 2016).

Se construyó un gráfico con el número de especies exclusivas, es decir aquellas que se encuentran presentes solamente dentro de unas de las subregiones del Chaco (lo cual no implica que sean endémicas de esa subregión ya que pueden encontrarse en ecorregiones limítrofes como es el caso de *B. jararacussu* exclusiva del Chaco húmedo pero también presente en el Cerrado), y por último se determinó la lista de especies como posibles endemismos de la ecorregión del Chaco según los registros obtenidos y la bibliografía consultada.

4 RESULTADOS

La ofidiofauna del Chaco se compone de 115 especies (Tabla 1). Se observaron algunos cambios sistemáticos respecto a la lista presentada en Leynaud y Bucher (1999).

Familia: Anomalepididae (2 spp)

Taxa agregados a la lista: *Liotyphlops beui* y *Liotyphlops ternetzii* (Yanosky, 1989; Giraudo, 2001 y Cacciali *et al.*, 2016)

Familia: Boidae (6 spp)

Epicrates cenchria alvarezii y *E. c. crassus* se diferenciaron en *Epicrates alvarezii* y *Epicrates crassus* respectivamente, dejando también como especie a *Epicrates cenchria* (Passos y Fernandes, 2008)

Tabla 1: Lista sistemática de la ofidiofauna del Chaco y número de registros. CH: Chaco húmedo; CSa: Chaco semiárido; CSe: Chaco serrano; CA: Chaco árido. (*) Especies mencionadas y (**) especies que requerían confirmación de registro en Leynaud y Bucher (1999)

Taxa	CH	CSa	CSe	CA	Total de registros
Anomalepididae (2%)	5	0	0	0	5
<i>Liotyphlops beui</i> (Amaral, 1924)	2	0	0	0	2
<i>Liotyphlops ternetzii</i> (Boulenger, 1896)	3	0	0	0	3
Boidae (5%)	96	73	6	19	194
Boinae	96	73	6	19	194
<i>Boa constrictor</i> (Linnaeus, 1758)*	19	38	5	11	73
<i>Corallus hortulanus</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	0	0	1
<i>Epicrates alvarezii</i> (Abalos, Baez y Nader, 1964)*	0	5	0	2	7
<i>Epicrates cenchria</i> (Linnaeus, 1758)*	4	25	1	6	36
<i>Epicrates crassus</i> (Cope, 1862)*	1	0	0	0	1
<i>Eunectes notaeus</i> (Cope, 1862)*	72	4	0	0	76
Colubridae (9%)	193	53	0	0	246
<i>Chironius bicarinatus</i> (Wied- Neuwied, 1820)	2	0	0	0	2
<i>Chironius laurenti</i> (Dixon, Wiest y Cei, 1993)	0	1	0	0	1
<i>Chironius maculoventris</i> (Dixon, Wiest y Cei, 1993)*	37	19	0	0	56
<i>Chironius quadricarinatus</i> (Boie, 1827)*	5	0	0	0	5
<i>Drymarchon corais</i> (Boie, 1827)*	7	13	0	0	20
<i>Leptophis ahaetulla bolivianus</i> (Oliver, 1942)	0	2	0	0	2
<i>Leptophis ahaetulla marginatus</i> (Cope, 1862)*	81	9	0	0	90
<i>Mastigodryas bifossatus</i> (Raddi, 1820)*	50	6	0	0	56
<i>Simophis rhinostoma</i> (Schlegel, 1837)	1	0	0	0	1
<i>Spilotes pullatus</i> (Linnaeus, 1758)	2	0	0	0	2
<i>Tantilla melanocephala</i> (Linnaeus, 1758)	8	3	0	0	11
Dipsadidae (69%)	1651	759	40	43	2493
<i>Apostolepis ambiniger</i> (Peters, 1869)	3	0	0	0	3
<i>Apostolepis assimilis</i> (Reinhardt, 1861)**	1	0	0	0	1
<i>Apostolepis dimidiata</i> (Jan, 1862)**	3	0	0	0	3
<i>Apostolepis quirogai</i> (Giraudo y Scrocchi, 1998)	2	0	0	0	2
<i>Atractus badius</i> (Boie, 1827)**	1	0	0	0	1
<i>Atractus bocki</i> (Werner, 1909)*	0	4	0	0	4
<i>Atractus paraguayensis</i> (Werner, 1924)	6	0	0	0	6
<i>Atractus reticulatus</i> (Boulenger, 1885)	7	0	0	0	7
<i>Atractus snethlageae</i> (Da Cunha y Do Nascimento, 1983)	1	0	0	0	1
<i>Boiruna maculata</i> (Boulenger, 1896)	80	57	1	5	143
<i>Clelia clelia</i> (Daudin, 1803)*	28	19	0	1	48
<i>Dipsas bucephala</i> (Shaw, 1802)**	3	0	0	0	3
<i>Erythrolamprus aesculapii</i> (Linnaeus, 1758)	9	0	0	0	9
<i>Erythrolamprus albertguentheri</i> (Grazziotin, Zaher, Murphy, Scrocchi, Benavides, Zhang y Bonatto, 1897)*	1	22	0	0	23
<i>Erythrolamprus almadensis</i> (Wagler, 1824)*	48	2	0	0	50

<i>Erythrolamprus frenatus</i> (Werner, 1909)	6	0	0	0	6
<i>Erythrolamprus jaegeri</i> (Günther, 1858)*	40	0	0	0	40
<i>Erythrolamprus miliaris orinus</i> (Griffin, 1916)	3	0	0	0	3
<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i> (Wied- Neuwied, 1825)*	110	57	3	0	170
<i>Erythrolamprus reginae macrosoma</i> (Amaral, 1936)*	13	8	0	0	21
<i>Erythrolamprus sagittifer</i> (Jan, 1863)*	10	59	1	1	71
<i>Erythrolamprus semiaureus</i> (Cope, 1862)	37	1	0	0	38
<i>Erythrolamprus typhlus</i> (Linnaeus, 1758)*	5	7	0	0	12
<i>Helicops carinicaudus</i> (Wied- Neuwied, 1825)	1	0	0	0	1
<i>Helicops infrataeniatus</i> (Jan, 1865)	12	0	0	0	12
<i>Helicops leopardinus</i> (Schlegel, 1837)*	96	4	0	0	100
<i>Helicops polylepis</i> (Günther, 1861)	0	1	0	0	1
<i>Hydrodynastes gigas</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)*	97	9	0	0	106
<i>Hydrops triangularis</i> (Wagler, 1824)	7	0	0	0	7
<i>Imantodes cenchoa</i> (Linnaeus, 1758)**	3	2	0	0	5
<i>Leptodeira annulata pulchriceps</i> (Duellman, 1958)*	55	28	0	0	83
<i>Lygophis anomalus</i> (Günther, 1858)*	11	0	1	0	12
<i>Lygophis dilepis</i> (Cope, 1862)*	57	10	0	0	67
<i>Lygophis flavifrenatus</i> (Cope, 1862)	25	0	0	0	25
<i>Lygophis lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0	0	1
<i>Lygophis meridionalis</i> (Schenkel, 1902)*	39	9	0	0	48
<i>Mussurana bicolor</i> (Peracca, 1904)*	89	8	0	0	97
<i>Mussurana quimi</i> (Franco, Marques y Puerto, 1997)	3	0	0	0	3
<i>Oxyrhopus guibei</i> (Hoge y Romano, 1977)**	13	0	0	0	13
<i>Oxyrhopus rhombifer</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)*	45	54	3	1	103
<i>Paraphimophis rusticus</i> (Cope, 1878)*	4	7	3	0	14
<i>Phalotris bilineatus</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)*	9	1	2	0	12
<i>Phalotris lemniscatus</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	5	1	0	0	6
<i>Phalotris matogrossensis</i> (Lema, D'Agostini y Cappelari, 2005)	8	0	0	0	8
<i>Phalotris normanscotti</i> (Cabral y Cacciali, 2015)	1	2	0	0	3
<i>Phalotris punctatus</i> (De Lema, 1979)*	5	9	1	0	15
<i>Phalotris tricolor</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)*	5	9	0	2	16
<i>Philodryas aestiva subcarinata</i> (Boulenger, 1902)*	27	1	0	0	28
<i>Philodryas agassizii</i> (Jan, 1863)*	4	0	1	1	6
<i>Philodryas baroni</i> (Berg, 1895)*	3	31	1	3	38
<i>Philodryas mattogrossensis</i> (Koslowsky, 1898)*	13	36	0	0	49
<i>Philodryas olfersii</i> (Lichtenstein, 1823)*	43	13	0	0	56
<i>Philodryas patagoniensis</i> (Girard, 1858)*	95	12	4	1	112
<i>Philodryas psammophidea</i> (Günther, 1872)*	25	36	0	5	66
<i>Philodryas trilineata</i> (Burmeister, 1861)*	0	0	0	5	5
<i>Phimophis guerini</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)**	10	1	1	0	12
<i>Phimophis vittatus</i> (Boulenger, 1896)*	12	39	0	3	54
<i>Pseudoboa nigra</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	1	6	0	0	7
<i>Pseudoeryx plicatilis</i> (Linnaeus, 1758)**	7	2	0	0	9
<i>Pseudotomodon trigonatus</i> (Leybold, 1873)	0	0	0	1	1
<i>Psomophis genimaculatus</i> (Boettger, 1885)*	2	16	0	0	18
<i>Psomophis obtusus</i> (Cope, 1864)*	8	0	0	0	8
<i>Sibynomorphus lavillai</i> (Scrocchi, Porto y Rey, 1993)*	1	11	0	0	12
<i>Sibynomorphus turgidus</i> (Cope, 1868)*	79	20	0	1	100
<i>Sibynomorphus ventrimaculatus</i> (Boulenger, 1885)	10	0	0	0	10
<i>Taeniophallus occipitalis</i> (Jan, 1863)*	11	5	2	1	19
<i>Thamnodynastes chaquensis</i> (Bergna y Alvarez, 1993)*	47	10	0	1	58
<i>Thamnodynastes hypoconia</i> (Cope, 1860)*	62	3	0	0	65
<i>Thamnodynastes lanei</i> (Bailey, Thomas y Da Silva, 2005)	3	1	0	0	4
<i>Thamnodynastes strigatus</i> (Günther, 1858)	8	0	0	0	8
<i>Tomodon dorsatus</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	2	0	0	0	2
<i>Tomodon ocellatus</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	2	0	0	0	2
<i>Xenodon dorbignyi</i> (Bibron, 1854)*	34	6	2	2	44
<i>Xenodon histricus</i> (Jan, 1863)	2	0	0	0	2
<i>Xenodon merremi</i> (Wagler, 1824)*	102	55	7	4	168
<i>Xenodon neuwiedii</i> (Günther, 1863)	2	0	0	0	2

<i>Xenodon pulcher</i> (Jan, 1863)*	25	63	7	5	100
<i>Xenodon semicinctus</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	1	2	0	0	3
<i>Xenopholis undulatus</i> (Jensen, 1900)	2	0	0	0	2
Elapidae (5%)	148	72	11	7	238
<i>Micrurus altirostris</i> (Cope, 1860)	7	0	0	0	7
<i>Micrurus baliocoryphus</i> (Cope, 1862)	38	1	0	0	39
<i>Micrurus corallinus</i> (Merrem, 1820)	1	0	0	0	1
<i>Micrurus frontalis</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	11	0	0	0	11
<i>Micrurus lemniscatus</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0	0	1
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i> (Cope, 1862)*	90	71	11	7	179
Leptotyphlopidae (3%)	32	49	20	7	108
Epictinae	32	49	20	7	108
<i>Epictia albipuncta</i> (Burmeister, 1861)*	18	33	19	2	72
<i>Epictia munoai</i> (Orejas-Miranda, 1961)	3	0	0	0	3
<i>Epictia vellardi</i> (Laurent, 1984)*	9	3	0	0	12
<i>Siagonodon unguirostris</i> (Boulenger, 1902)*	2	13	1	5	21
Typhlopidae (1%)	30	4	0	0	34
Typhlopinae	30	4	0	0	34
<i>Amerotyphlops brongersmianus</i> (Vanzolini, 1976)*	30	4	0	0	34
Viperidae (6%)	313	152	18	15	498
Crotalinae	313	152	18	15	498
<i>Bothrops alternatus</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)*	138	25	4	1	168
<i>Bothrops ammodytoides</i> (Leybold, 1873)	0	0	2	5	7
<i>Bothrops diporus</i> (Cope, 1862)*	100	64	7	3	174
<i>Bothrops jararaca</i> (Wied-Neuwied, 1824)	1	0	0	0	1
<i>Bothrops jararacussu</i> (Lacerda, 1884)	1	0	0	0	1
<i>Bothrops mattogrossensis</i> (Amaral, 1925)*	0	1	0	0	1
<i>Crotalus durissus terrificus</i> (Laurenti, 1768)*	73	62	5	6	146
Total de registros	2468	1162	95	91	3816

Boa constrictor occidentalis y *B. c. amarali* debieron ser considerados únicamente como especie por falta de información en los registros actuales que permita discriminar entre subespecies.

Corallus hortulanus se agrega a la fauna de serpientes del Chaco, con un único registro para la ecorregión en Bolivia (Gonzales, 1998).

Superfamilia Colubroidea: Antes era Familia Colubridae, ahora es Superfamilia e incluye a las familias Colubridae y Dipsadidae (Pyron et al. 2013)

Familia: Colubridae (10 spp)

Las subespecies *Chironius quadricarinatus quadricarinatus* y *C. q. maculoventris* se consideran como especies (*C. quadricarinatus* y *C. maculoventris* respectivamente) (Hollis, 2006).

Mastigodryas bifossatus triseriatus debió ser considerados únicamente como especie por falta de información detallada en los registros actuales.

Se agregan a la lista: *Chironius bicarinatus* y *C. laurenti* (Yanosky, 1989; Gonzales, 1998 y Giraud, 2001); *Leptophis ahaetulla bolivianus* (Gonzales, 1998); y los géneros *Simophis*, *Spilotes*, y *Tantilla* (Yanosky, 1989; Giraud, 2001; Cacciali et al., 2016. entre otros)

Familia: Dipsadidae (79 spp)

A. canedii ahora se denomina *A. bocki* (Passos *et al.*, 2009). *Clelia bicolor* es considerada como *Mussurana bicolor* (Zaher *et al.*, 2009), y *Clelia rustica* como *Paraphimophis rusticus* (Grazziotin *et al.*, 2012). El género *Liophis* es dividido en dos nuevos géneros: *Erythrolamprus* y *Lygophis*, conservando el epíteto específico, pero cambiando el género, excepto *Liophis guentheri* que en este trabajo se registra como *Erythrolamprus albertguentheri* (Zaher *et al.*, 2009); El género *Lystrophis* y *Waglerophis* cambian a género *Xenodon* conservando los epítetos específicos (Zaher *et al.*, 2009). *Pseudablabe agassizii* se denomina ahora *Philodryas agassizii* (Zaher *et al.*, 2009).

Todas las subespecies pertenecientes al género *Liophis* (en esta lista mencionados como *Erythrolamprus* o *Lygophis*), junto a *Oxyrhopus rhombifer bachmanni*, *O. r. inaequifasciatus* y *Philodryas olfersi latirostris*, debieron ser considerados únicamente como especie por falta de información detallada en los registros actuales.

Se agregan a la lista: *Atractus badius* (Yanosky, 1989); *A. paraguayensis*, *A. reticulatus* y *A. snethlageae* (Giraudo, 2001, Alvarez *et al.*, 2002; Cabral y Weiler, 2014; y Cacciali *et al.*, 2016); *Mussurana quimi* (Giraudo, 2001; Gaiarsa, 2010 y Cacciali *et al.*, 2016); *Helicops carinicaudus*, *H. infrataeniatus* y *H. polylepsis* (Yanosky, 1989; Gonzales, 1998; Giraudo, 2001 entre otros); *Lygophis flavifrenatus* y *L. lineatus* (Yanosky, 1989; Giraudo, 2001; Alvarez *et al.*, 2002 y Cacciali *et al.*, 2016) *Erythrolamprus aesculapii*, *E. frenatus*, *E. miliaris orinus* y *E. semiaureus* (Yanosky, 1989; Alvarez *et al.*, 2002; Cacciali *et al.*, 2016 entre otros); *Xenodon histricus*, *X. neuwiedii* y *X. semicinctus* (Yanosky, 1989; Cacciali *et al.*, 2016 y otros); *Oxyrhopus guibeii* (Cacciali *et al.*, 2016 y otros); *Phalotris lemniscatus*, *P. matogrossensis* y *P. normanscotti* (Giraudo, 2001; Alvarez *et al.*, 2002 y Cacciali *et al.*, 2016); *Phimophis guerini*; *Sibynomorphus ventrimaculatus*, *Thamnodynastes lanei* y *T. strigatus* (Cacciali *et al.*, 2016 y otros); y todos los taxa mencionados en los géneros *Apostolepis*, *Hydrops*, *Imantodes*, *Pseudoboa*, *Pseudoeryx*, *Pseudotomodon*, *Tomodon*, y *Xenopholis* (Yanosky, 1989; Giraudo, 2001; Alvarez *et al.*, 2002; Cacciali *et al.*, 2016, Registros propios, entre otros).

Familia: Elapidae (6 spp)

Taxa agregados a la lista: *Micrurus altirostris*, *M. baliocoryphus*, *M. corallinus*, *M. frontalis* y *M. lemniscatus* (Giraudo, 2001 y Cacciali, *et al.*, 2016 entre otros)

Familia: Leptotyphlopidae (4 spp)

Leptotyphlops melanotermus y *Leptotyphlops weyrauchi* pasan a ser *Epictia albipuncta*. *Leptotyphlops vellardi* es ahora *Epictia vellardi*, y *Leptotyphlops unguirostris* es *Siagonodon unguirostris* (Wallach et al., 2014)

Taxa agregados a la lista: *Epictia munoai* (Yanosky, 1989 y Giraudo, 2001)

Familia: Typhlopidae (1 sp)

Typhlos brongersmianus se redefine como *Amerotyphlops brongersmianus* (Pyron y Wallach, 2014).

Familia: Viperidae (8 spp)

Bothrops neuwiedi bolivinaus pasó a denominarse *B. mattogrossensis* y *B. neuwiedi diporus* como *B. diporus* (Silva y Rodriguez, 2008).

Taxa agregados a la lista: *Bothrops ammodytoides*, *B. jararaca*, y *B. jararacussu* (Carrasco et al., 2010 y Cacciali et al., 2016).

De un total de 116 taxa (especies y subespecies) presentes en el Chaco, la Familia Dipsadidae presenta el mayor porcentaje con el 69%, seguida por la familia Colubridae con el 9% (Tabla 1). La subregión con más especies y géneros es la subregión del Chaco Húmedo, con 106 especies y 44 géneros, y la que menos especies y géneros presenta es el Chaco Serrano, con 25 especies y 17 géneros (Tabla 1). En cada subregión la familia Dipsadidae presenta más taxa que las demás familias (Tabla 1).

Las especies nuevas son en general pertenecientes a las familias Dipsadidae y Colubridae, con 37 y 6 especies nuevas respectivamente (Tabla 1). Otros 26 taxa se redescubrieron, cambiando en general su nombre científico al modificar su género, pero conservando el epíteto específico. La mayor parte de los taxa redefinidos también corresponden a la Superfamilia Colubroidea.

De los 3816 registros (Fig. 2 A), 2468 corresponden al Chaco Húmedo (Fig. 2 B), 1162 al Chaco Semiárido (Fig. 2 C), 95 al Chaco Árido (Fig. 2 D) y 91 al Chaco Serrano (Fig. 2 E).

Analizando las familias, Anomalepididae es exclusiva del Chaco Húmedo, encontrándose ausente en las demás subregiones del Chaco (Fig. 3 A). Mientras que Typhlopidae no tiene representantes en el Chaco Serrano ni en el Chaco Árido (Fig. 3 G). Un dato particular es la ausencia de miembros de la familia Colubridae en el Chaco Serrano y en el Chaco Árido (Fig. 3 C), encontrándose en estas subregiones solo

miembros de la familia Dipsadidae (Fig. 3 D). El Chaco Húmedo es la única subregión que presenta taxa correspondientes a todas las familias del Chaco (Fig. 3).

Llevando el análisis a géneros, se puede afirmar que la única subregión que no tiene géneros exclusivos es el Chaco Serrano (Tabla 1). En el Chaco Árido está *Pseudotomodon*, en el Chaco Semiárido *Corallus*, y hay 8 géneros exclusivos en el Chaco Húmedo (*Apostolepis*; *Dipsas*; *Hydrops*; *Liotyphlops*; *Simophis*; *Spilotes*; *Tomodon* y *Xenopholis*) Hay 15 géneros presentes en todas las subregiones (Tabla 1): *Boa*; *Boiruna*; *Bothrops*; *Crotalus*; *Epicrates*; *Epictia*; *Erythrolamprus*; *Micrurus*; *Phalotris*; *Philodryas*; *Phimophis*; *Oxyrhopus*; *Taeniophallus*; *Siagonodon*; y *Xenodon*.

Todas las subregiones presentan especies exclusivas, con excepción del Chaco Serrano. El Chaco Húmedo presenta 43 especies exclusivas, el Chaco Semiárido 6, y el Chaco Árido 2 (Tabla 1 y Fig. 4). *Philodryas agassizii* está ausente solamente en el Chaco Semiárido, con un solo registro publicado en el límite del Chaco Árido con el Chaco Serrano (Anexo 1). El Chaco Serrano comparte todas sus especies con el Chaco Húmedo con excepción de *Bothrops ammodytoides*, también presente en el Chaco Árido (Tabla 1 y Fig. 4). Por otro lado, el Chaco Húmedo comparte con el Chaco Semiárido 33 especies, solo una de forma exclusiva con el Chaco Serrano (*Lygophis anomalus*), y ninguna con el Chaco Árido. Mientras tanto, el Chaco Semiárido comparte exclusivamente con el Chaco Árido una sola especie (*Epicrates alvarezii*). No hay especies compartidas únicamente entre el Chaco Semiárido y el Chaco Serrano (Tabla 1 y Fig. 4).

De los taxa evaluados, hay 17 especies que se encuentran presentes en todas las subregiones chaqueñas (*Boa constrictor*; *Boiruna maculata*; *Bothrops alternatus*; *Bothrops diporus*; *Crotalus durissus terrificus*; *Epicrates cenchria*; *Epictia albipuncta*; *Erythrolamprus sagittifer*; *Micrurus pyrrhocryptus*; *Philodryas baroni*; *Philodryas patagoniensis*; *Oxyrhopus rhombifer*; *Taeniophallus occipitalis*; *Siagonodon unguirostris*; *Xenodon dorbignyi*; *Xenodon merremi* y *Xenodon pulcher*) (Tabla 1 y Fig. 4).

Respecto a los posibles endemismos (Tabla 2), se observan 15 taxa como endémicos del Chaco, y a su vez 4 endémicos para subregiones del Chaco húmedo y semiárido. Y en cuanto a la distribución de los registros, se encuentra menos cantidad en sectores norte del Chaco Semiárido y en el Chaco árido según los polígonos de voronoi. (Fig. 5).

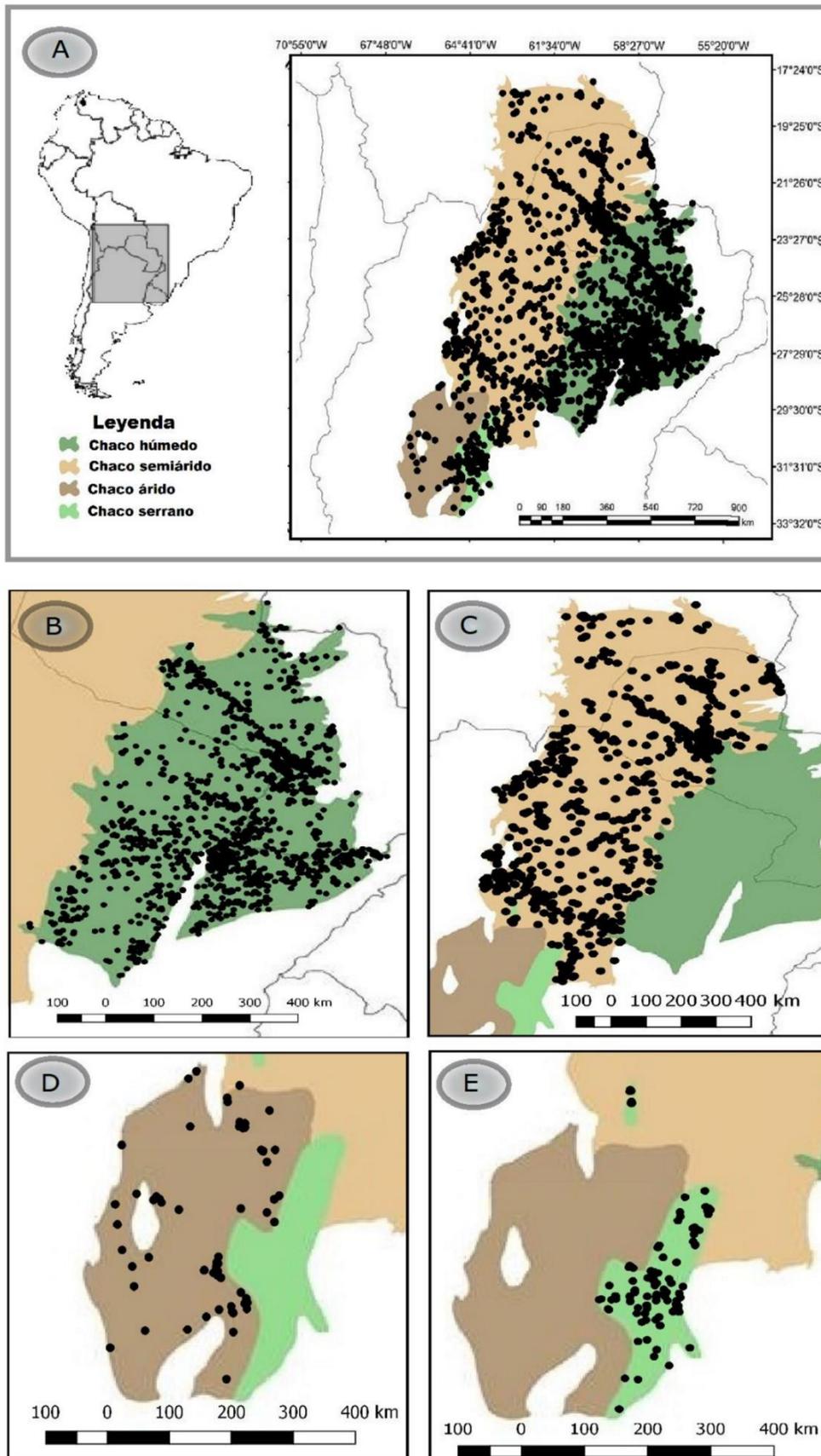


Fig.2: A- Registro observados en el Chaco. Ampliación Chaco Húmedo (B), Chaco Semiárido (C), Chaco Árido (D) y Chaco Serrano (E).

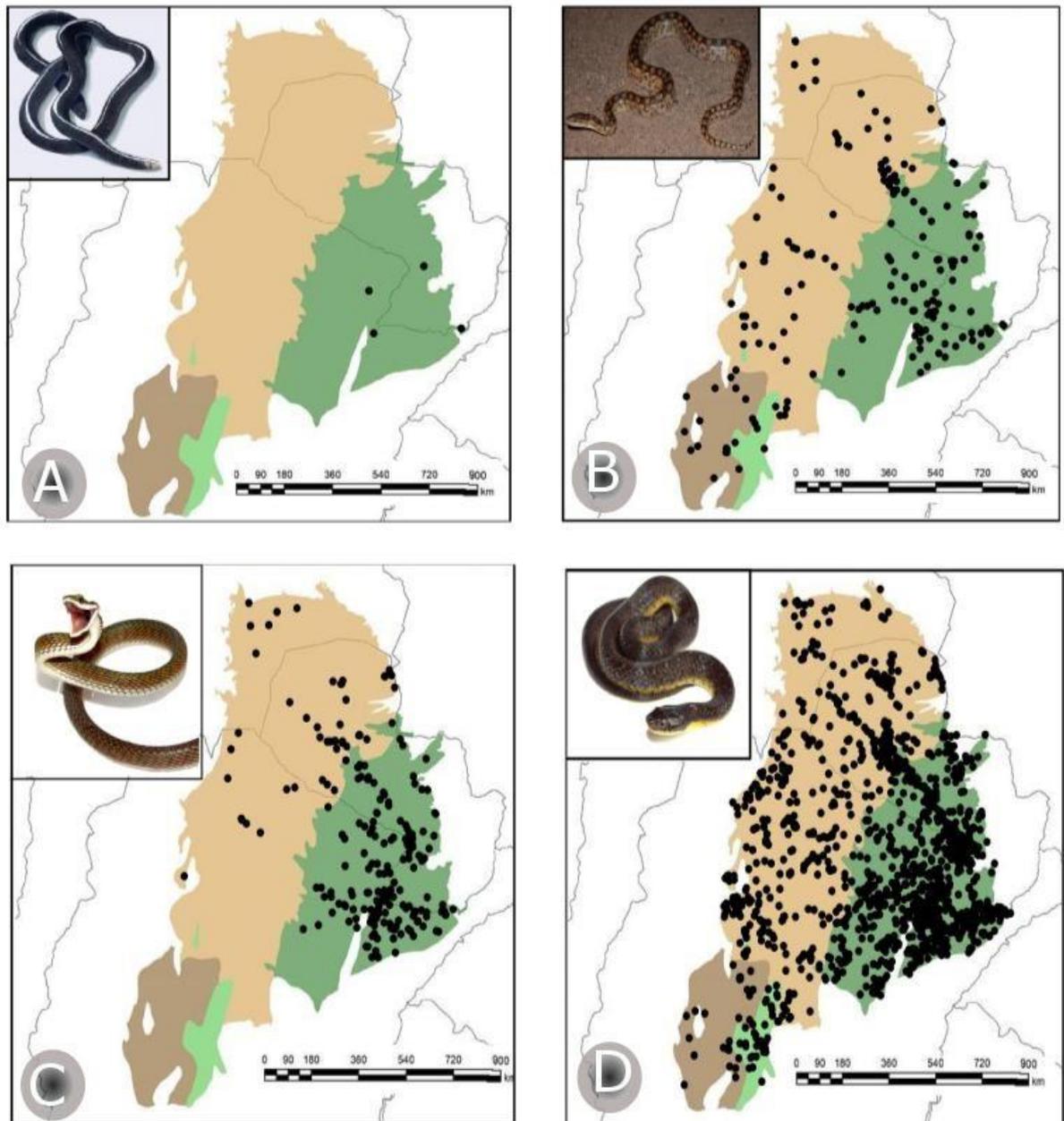


Fig. 3: Registros por familia. Anomalepididae (A), Boidae (B), Colubridae (C) Dipsadidae (D)

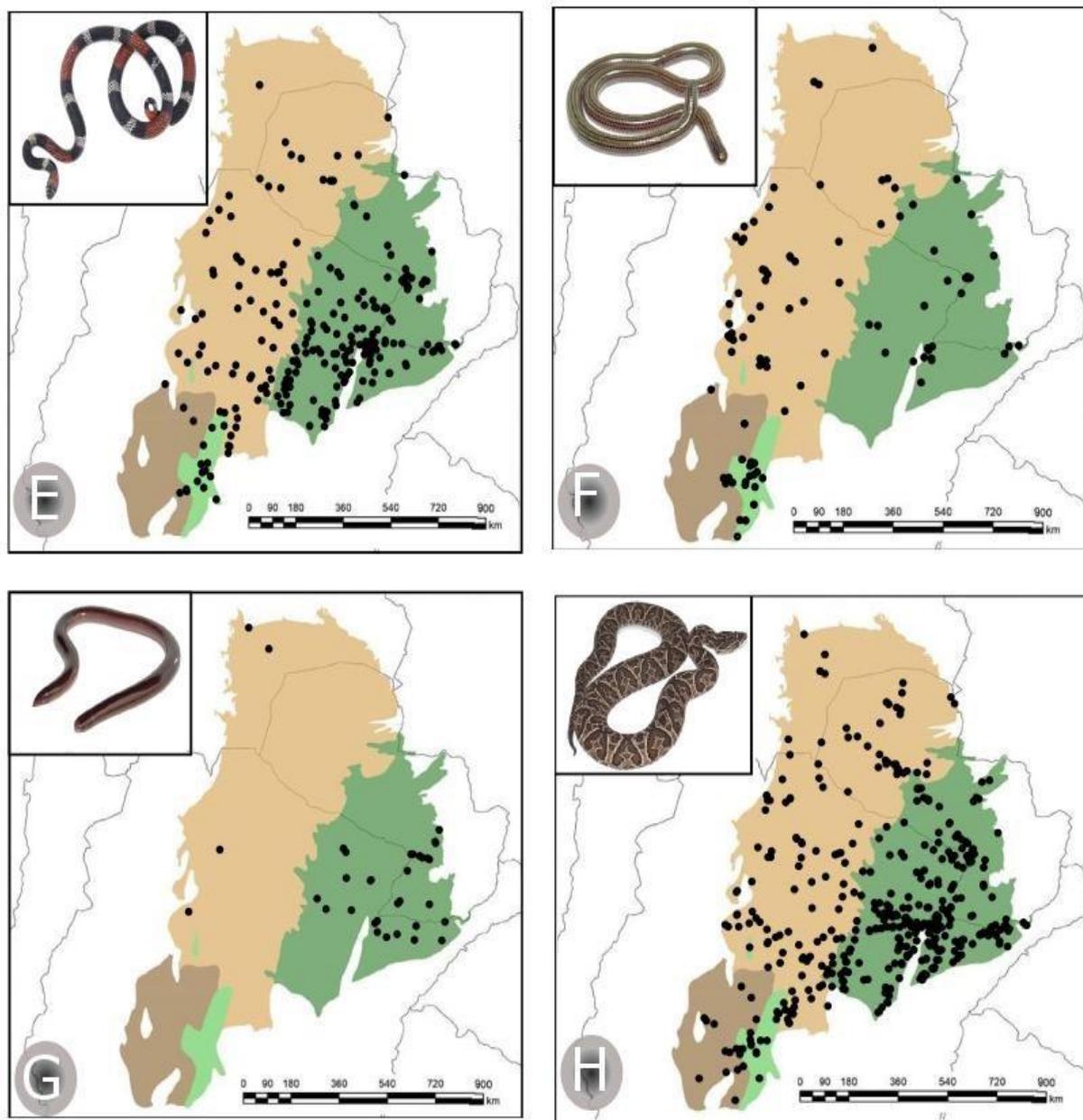


Fig. 3 (cont.): Registros por familia. Elapidae (E), Leptotyphlopidae (F), Typhlopidae (G) y Viperidae (H).

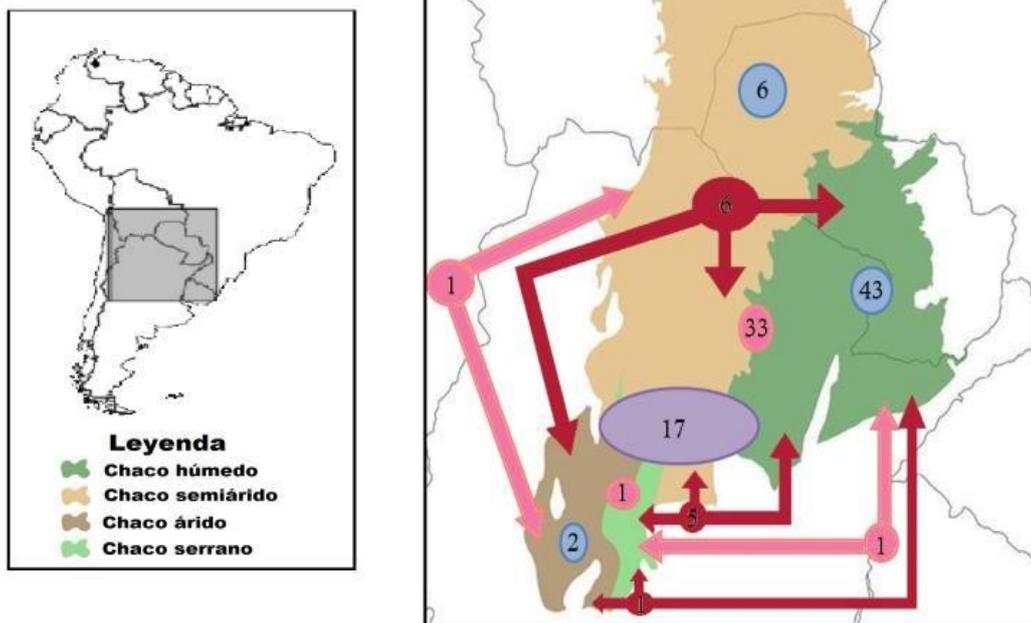


Fig.4: Presencia de taxa en las subregiones. Las esferas azules indican el número de taxa exclusivos de cada subregión. Las formas rosas indican el número de taxa compartidos entre las dos subregiones que unen. En rojo el número de taxa compartidos entre tres subregiones. En morado los taxa que comparten todas las subregiones.

Tabla 2: Lista de posibles taxa endémicos del Chaco y sus subregiones. CH: chaco húmedo; CSa. Chaco semiárido; CSe: Chaco serrano; CA: Chaco árido. X: presencia en la subregión.

Taxa	CH	CSa.	CSe.	CA
<i>Apostolepis ambiniger</i>	X			
<i>Atractus badius</i>	X			
<i>Chironius laurenti</i>		X		
<i>Epictia vellardi</i>	X	X		
<i>Erythrolamprus sagittifer</i>	X	X	X	X
<i>Erythrolamprus typhlus</i>	X	X		
<i>Helicops polylepis</i>		X		
<i>Leptophis ahaetulla bolivianus</i>		X		
<i>Lygophis lineatus</i>	X			
<i>Phalotris bilineatus</i>	X	X		X
<i>Phalotris normanscotti</i>		X		
<i>Philodryas baroni</i>	X	X	X	X
<i>Psomophis genimaculatus</i>	X	X		
<i>Siagonodon unguirostris</i>	X	X	X	X
<i>Xenopholis undulatus</i>	X			

El árbol filogenético presenta las familias Anomalepididae y Leptotyphlopidae como las más basales, y la familia Dipsadidae como la más distal (Fig. 6). El

dendrograma de variables funcionales conserva las familias Viperidae y Elapidae agrupadas en sectores específicos, sin mezclarlas con especies de otra familia (Fig. 7). No sucede lo mismo con las familias Leptotyphlopidae, Typhlopidae y Anomalepididae, pero si se conservan todas juntas en un único sector del árbol mezcladas con algunos miembros de la familia Dipsadidae perteneciente al género *Atractus* (Fig. 7).

La familia Boidae solamente encuentra separada a una especie, *Eunectes notaeus*, quien se encuentra más asociada a géneros como *Helicops* e *Hydrops* (Fig. 7). Sin embargo, son muy próximos en el dendrograma por lo que al igual que las demás familias se consideran funcionalmente agrupadas.

En cuanto los valores de diversidad calculados (PD y FD) se observa que en ambos casos el valor más alto se encuentra en el Chaco Húmedo, luego el Chaco Semiárido, Árido y por último el Serrano. Sin embargo, al contrastar los valores observados con los valores esperados por azar, no se encuentran diferencias significativas (Tabla 3).

Por otro lado, se puede observar una correlación entre los valores de PD y FD asociadas a la riqueza de especies ($R= 0,99$ y $p < 0,01$ en ambos casos).

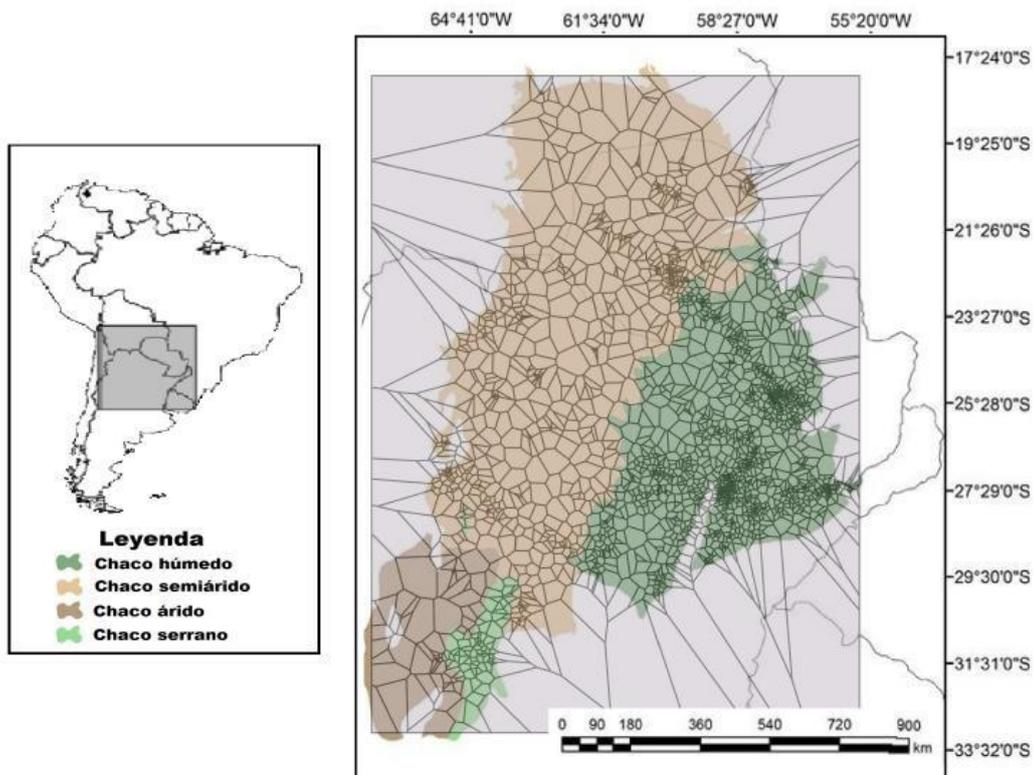


Fig. 5: Polígonos de Voronoi. Los polígonos de mayor tamaño indican áreas con menor número de registros.

Tabla 3: Valores de diversidad funcional y filogenética para cada subregión.

Diversidad filogenética				
	Chaco Húmedo	Chaco Semiárido	Chaco Serrano	Chaco Árido
PD obs	12,4	10,574	6,8609	7,6261
PD random	12,4383	11,1937	7,9881	8,3876
PD obs p	0,184	0,1542	0,1091	0,1896
Diversidad Funcional				
	Chaco Húmedo	Chaco Semiárido	Chaco Serrano	Chaco Árido
FD obs	7,9399	6,114	2,8115	3,1416
FD random	7,9903	5,959	2,9554	3,2098
FD obs p	0,2921	0,8248	0,172	0,3199

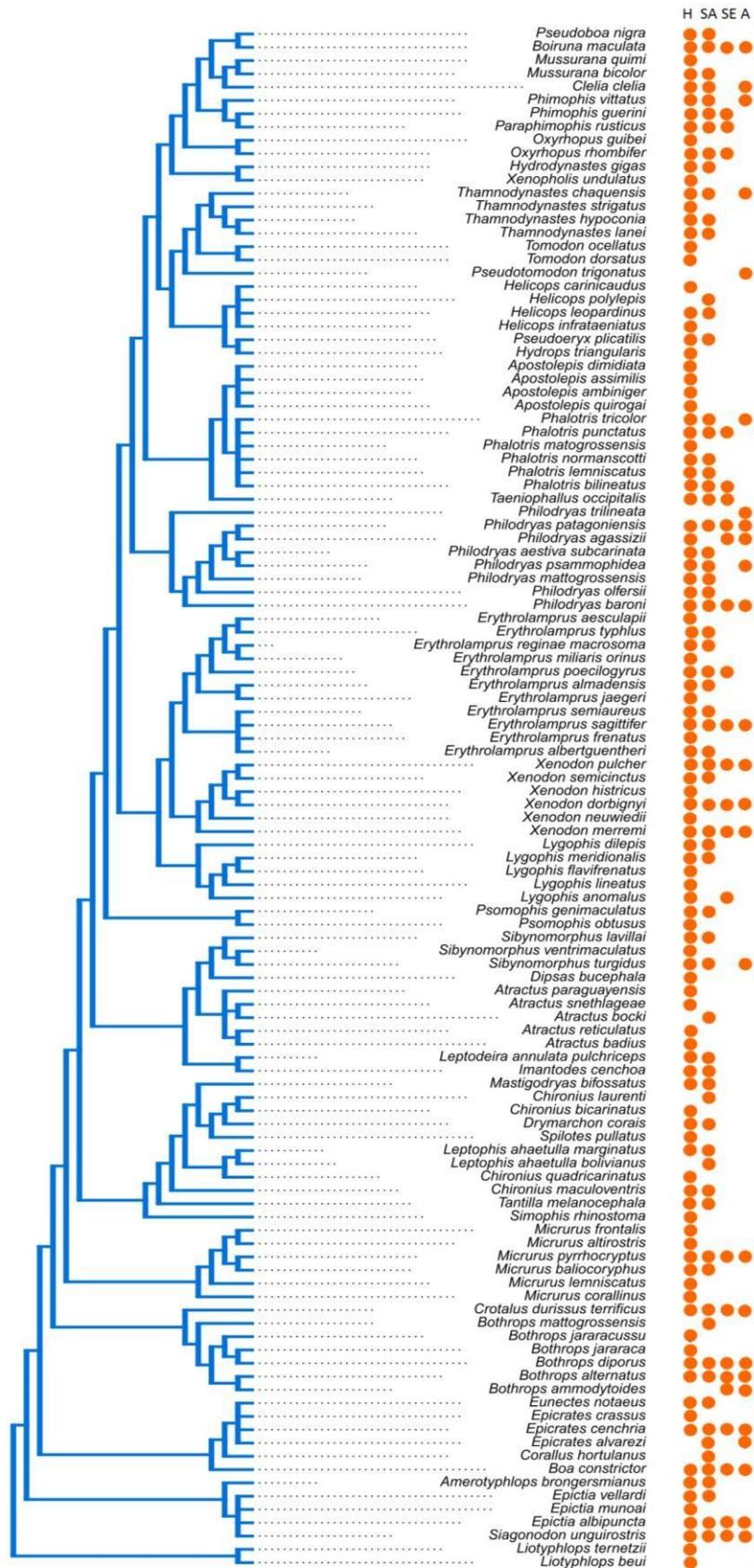


Fig. 6: Árbol filogenético de las especies de serpientes del Chaco y sus subregiones.

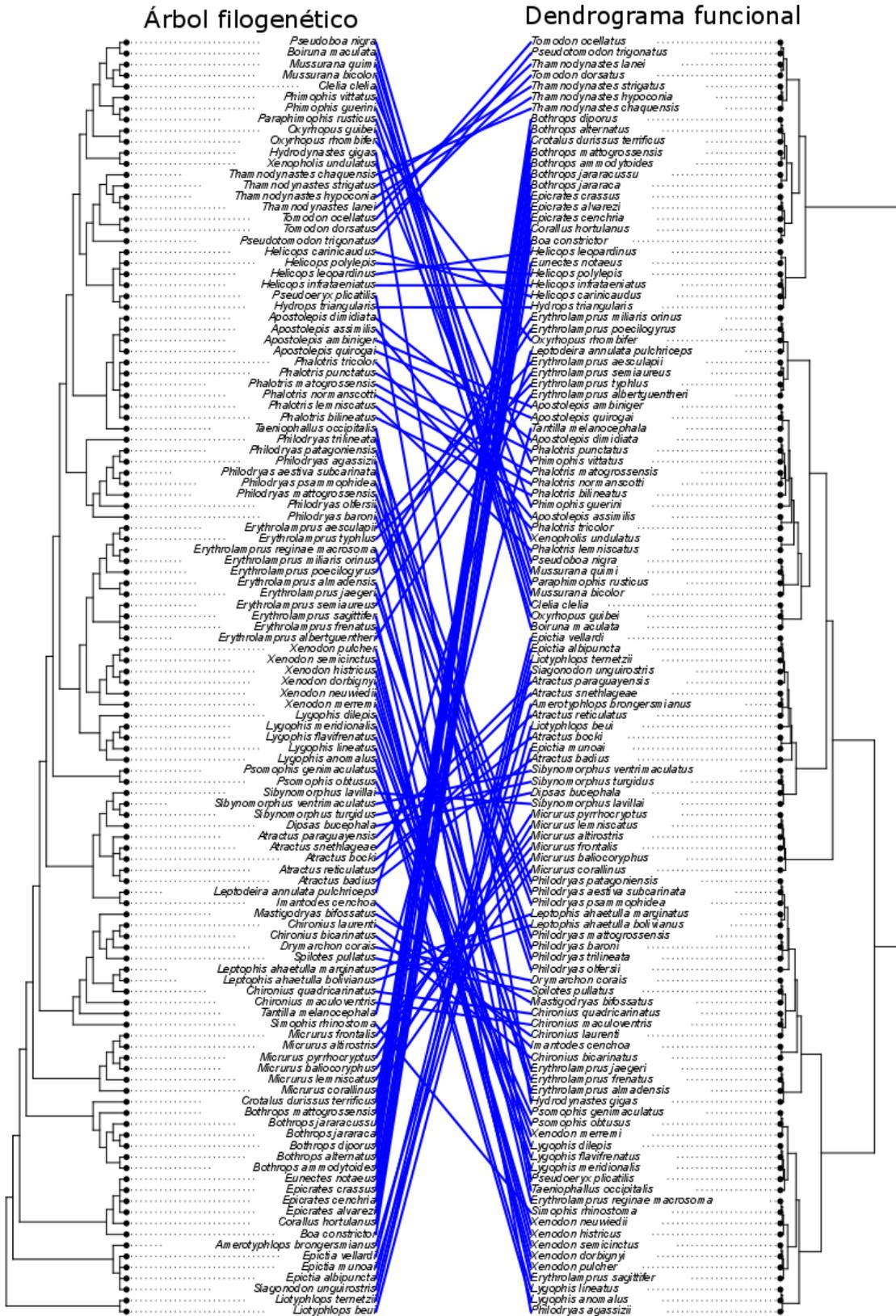


Fig. 7: Comparación del árbol filogenético de serpientes del Chaco, con el dendrograma basado en características funcionales.

5 DISCUSIÓN

Registros de serpientes

Las 115 especies de serpientes encontradas en este trabajo para el Chaco representan el 5,51% de los reptiles sudamericanos (2086 especies Uetz, 2015) y el 3,2% de las serpientes del mundo (Uetz y Hošek, 2016).

Las proporciones relativas de las familias de serpientes encontradas en este trabajo son bastante similares a las encontradas por Leynaud y Bucher (1999). La variación en el número de taxa de la familia Boidae y Viperidae en esta lista respecto a la de Leynaud y Bucher (1999) es de 1 y 3 taxa más respectivamente. En ese caso Boidae era la familia con más taxa detrás de la superfamilia Colubroidea, mientras que en este trabajo es Viperidae. Comparando el número de taxa, se encontraron registros para 55 especies de serpientes más que la lista de Leynaud y Bucher (1999), lo que representa un incremento del 87,3%.

En la lista de Leynaud y Bucher (1999), la presencia de 8 especies requería confirmación para el Chaco. Estas especies fueron confirmadas en este trabajo con al menos un registro bibliográfico con coordenadas (Tabla 1 y Anexo 2).

Las publicaciones que contienen los 3816 registros de serpientes en el Chaco (Tabla 1) abarcan un periodo de tiempo comprendido entre 1989 y 2016. Sin embargo, en el nuevo milenio es cuando se han publicado más registros de serpientes ya que antes de 2000 se encontraban 1207 registros en 7 publicaciones y luego del año 2000 se publicaron 29 fuentes con los 2609 registros que completan este trabajo (Anexo 2). Quizás este aumento en las publicaciones realizadas sea debido a actividades que fomentan la investigación en herpetología en Sudamérica, como puede ser la consolidación a partir de 1994 de la Asociación Herpetológica Argentina, fundada en 1982 (Williams, 2013), la fundación de la Sociedad Brasileira de Herpetología en 1994, y la reciente fundación de la Asociación Paraguaya de Herpetología en 2010.

Muchos de los estudios realizados evalúan las colecciones científicas de diferentes museos, que datan sus registros muchos años atrás (Giménez *et al.*, 2008; Passos *et al.*, 2009, entre otros). Por lo que si bien aumenta el estudio sobre material que fue colectado, falta información actualizada sobre la presencia de las serpientes chaqueñas. Son pocos los trabajos que aportan registros nuevos (Álvarez *et al.*, 2002; Arzamendia y Giraud, 2004; Cacciali *et al.*, 2016 entre otros) quizás debido a las dificultades del muestreo de este grupo taxonómico en particular (Sanchez, 2011), o quizás debido a la inaccesibilidad que se tenga a determinados ambientes. En cuanto a la inaccesibilidad, hay sectores del Chaco que están urbanizados o que presentan actividad agrícola, por lo que son descartados en los muestreo (Cardozo *et al.*, 2013).

Pero también es cierto que si hay asentamientos poblacionales cercanos, los registros también se obtienen por encuentros ocasionales de las personas que habitan el lugar (Leynaud *et al.*, 2008). Quizás esto también explique el elevado número de registros del Chaco Húmedo comparado con las demás subregiones (Fig. 2), ya que es la subregión con mayor densidad poblacional (INE Bolivia, 2017, DGEEC Paraguay, 2013, e INDEC Argentina, 2012). Lo cierto es que se puede observar en el mapa con Polígonos de Voronoi (Fig. 5), que es necesario hacer estudios en las zonas comprendidas dentro de los polígonos de mayor tamaño, es decir, en sectores comprendidos dentro del Chaco Árido, y en el sector Norte del Chaco Semiárido correspondiente a Paraguay y Bolivia principalmente. Justamente en sectores donde hay poca densidad urbana generando pocos encuentros ocasionales, una actividad agrícola intensa que modifica los ambientes naturales alterando la distribución de algunas especies, y ecosistemas con condiciones extremas y de difícil acceso como las Salinas Grandes (Argentina), o grandes formaciones vegetales en Bolivia y Paraguay (©Google, 2016). Además de la reciente formación de la Asociación paraguaya de herpetología, o la ausencia de su equivalente boliviana, pueden ser insuficientes para promover el estudio de la herpetología en esos lugares. Un mayor esfuerzo de muestreo permitirá conocer mejor la ofidiofauna del Chaco.

Distribución de las especies en el Chaco

Se encontraron 17 especies comunes a todas las subregiones del Chaco (Tabla 1 y Fig. 4). Debe tenerse en cuenta que el hecho que una especie esté presente en todas las subregiones, no significa que su área de distribución sea mayor que la de otras especies, sino que su área de distribución incluye las cuatro subregiones chaqueñas. Podría ocurrir que especies del Chaco Semiárido tengan mayor área de distribución pero sean exclusivas a esta subregión. Sin embargo, estas 17 especies presentan registros en grandes extensiones según el mapa confeccionado para cada una (Anexo 1), por lo que en este caso se considerará su presencia en todas las subregiones como un indicador de amplia distribución.

La amplia distribución de las especies podría explicarse desde un punto de vista filogenético, es decir, que el taxón más ancestral sea quien presente una distribución mayor (Brown *et al.*, 1996), pero no hay evidencia de que ocurra en este caso ya que las 17 especies no son ancestrales respecto a las demás, y filogenéticamente son diferentes entre ellas (Fig. 6). Otra explicación podría ser que presenten características funcionales similares que determinen una conducta más generalista, y les permita adaptarse a diversas condiciones ambientales. En este caso, las 17 especies no están funcionalmente agrupadas (Fig. 7), pero todas son especies

con hábito terrestre (excepto *Epictia albipuncta* que es fosorial), y todas pueden ser encontradas en al menos dos de las categorías usadas en este estudio para definir el hábitat (excepto *Xenodon pulcher* que preferentemente se encuentra solo en bosques). Es decir, todas pueden vivir en selvas y bosques, en bosques y pastizales, etc. (Anexo 3). Esta amplitud de nichos, es esperada en especies de amplia distribución (Maciel Mata *et al.*, 2015).

A su vez, el Chaco Húmedo vuelve a destacarse por presentar mayor número de taxa, esta vez con distribución exclusiva dentro de la subregión (Fig. 4). Quizás también sea una consecuencia de un mejor estudio en la subregión, o bien por tener características ambientales que favorecen el mayor número de taxa.

Si bien algunas de las especies o subespecies propuestas como endémicas del Chaco presentan registros fuera de la ecorregión sobre los bordes del mapa, son reconocidas en otras publicaciones como especies exclusivas del Chaco (Leynaud y bucher, 1999 y Cacciali *et al.*, 2016). El Chaco serrano y el Chaco árido no tendrían especies endémicas.

Es importante destacar la necesidad de contar con un mapa de la ecorregión del Chaco que esté debidamente actualizado y con sus límites bien definidos. Las imprecisiones del mapa utilizado en este trabajo pueden causar interpretaciones erróneas, excluyendo especies con distribución marginal en el Chaco o en sus subregiones como en el caso de *Philodryas agassizii*.

Diversidad filogenética, Funcional y Taxonómica.

El hecho que no haya diferencias significativas a lo esperado por azar en los valores de diversidad filogenética y funcional para ninguna subregión (Tabla 3), permite decir que el principal evento asociado a la dispersión de las especies en las subregiones del Chaco es el azar.

Según la relación especies-área, la riqueza de especies dependerá del tamaño del área que sea considerada (Connor y Mc. Coy, 2001). Esto se evidenció en la diferencia de taxa encontradas en las dos subregiones menores, Chaco Árido y Chaco Serrano, contrastadas con el Chaco Húmedo y Semiárido. Sin embargo, el Chaco Semiárido es quien más superficie tiene y presentó menos taxa que el Chaco Húmedo. Esto lleva a pensar que las características ambientales que diferencian una subregión de otra, favorecen al Chaco Húmedo para tener mayor riqueza de serpientes. Este es un supuesto defendido por algunos autores, sosteniendo que los factores climáticos condicionan la riqueza de especies en un determinado lugar (Preston, 1960, Adolph y Porter 1993, Beaupre 1995 y Suarez *et al.*, 2014). Así, la riqueza de serpientes del

Chaco no solo depende de la relación especie-área, sino también de los factores climáticos que tienen sus subregiones.

Las características ambientales que definen al Chaco Húmedo incluyen precipitaciones anuales cercanas a los 1000 mm y una temperatura media anual cercana a los 23 °C, convirtiéndola en una subregión cálida con formación de subambientes muy diversos. Entre estos ambientes se encuentran humedales debido a que geográficamente esta subregión se define como una planicie de inundación, con grandes cursos de agua que la atraviesan, y con formaciones vegetales complejas como selvas y galerías de bosques húmedos, junto con sabanas y bosques xerófitos (Sérsic *et al.*, 2015; World Wildlife Fund, 2016; Torrella y Adámoli, 2005 y Cabido *et al.*, 1994). La presencia de humedales permite que aparezcan especies de hábitos acuáticos o semiacuáticos, y formaciones vegetales en de tipo selvas o galerías permite que existan especies de hábitos arborícolas. Estas características climáticas ayudan a que exista mayor riqueza, y al mismo tiempo permita que el Chaco húmedo se diferencie en valores de FD respecto a las demás subregiones (Tabla 3). En Venezuela, especialmente en el estado de Lara, las serpientes se disponen en menor número en zonas elevadas, haciéndose más frecuentes en zonas de poca altura, y aumentando más su número en regiones cercanas a cursos de agua (Suarez *et al.*, 2014). Algo similar a lo que ocurre entre la riqueza del Chaco Serrano y el Chaco Húmedo.

Quizás otra razón que explique la tendencia a mayor número de taxa en el Chaco Húmedo es la ubicación geográfica de esta subregión respecto a otras ecorregiones limítrofes al Chaco (Fig. 1) que se conocen con mucha diversidad, como es el caso de las ecorregiones Sabana inundable del Paraná o la Sabana Mesopotámica del Cono Sur (World Wildlife Fund, 2016). La mayoría de los taxa presentes en el Chaco Húmedo están presentes en ecorregiones limítrofes a éste, aumentando así la riqueza de la zona.

Al observarse una correlación positiva entre el número de taxa, la PD y FD, se puede decir que en el Chaco las subregiones con mayor riqueza también serán sitios más diversos funcional y filogenéticamente. Esto no ocurrió en los mamíferos de Magdalena, Colombia, donde los sitios con mayor diversidad funcional, no eran los mismos que los de mayor diversidad filogenética ni riqueza (Granados Peña, 2013), ni con los vipéridos de Sudamérica (Fenker *et al.*, 2014).

Otra predicción de este trabajo afirmaba que el Chaco Serrano sería diferente de las demás subregiones por tener un posible origen biogeográfico distinto. Esta idea surgió pensando en la posibilidad de que *Bothrops ammodytoides* fuera exclusiva del Chaco Serrano (Nori, *et al.*, 2011), y que como ésta especie, existieran otras que

podieran presentar un patrón de distribución que se correspondería con el de una especie de origen en el nodo panbiogeográfico andino (Arana *et al.*, 2013, Noguera-Urbano y Escalante, 2015). Sin embargo, *Bothrops ammodytoides* fue encontrada también el Chaco Árido (Tabla 1 y Anexo 1), y no hay otra especie que comparta esta distribución restringida. Incluso el Chaco Serrano fue la única subregión que no presentó taxa exclusivos (Fig. 4). Sin embargo, la PD distingue al Chaco Serrano como la subregión menos diversa de todas, con un valor muy próximo de PD para el Chaco Árido. La razón puede ser la diferencia geomorfológica que presentan estas subregiones respecto a las demás, donde el Chaco Árido y Serrano se encuentran sobre la provincia geomorfológica denominada Sierras Pampeanas, y las otras dos subregiones sobre la provincia Llanura Chacopampeana (Carignano *et al.*, 2014). Como la primera de estas provincias presenta elevaciones de gran pendiente con sectores de poca deposición de suelo (principalmente se deposita suelo en la ladera Este, no en la Oeste), es esperable encontrar un ambiente menos diverso. En cambio, en la llanura Chacopampeana hay grandes cursos de ríos y deposición de materia por acción eólica, formando un suelo más productivo para las especies (Carignano *et al.*, 2014). Es así, que la PD también está asociada a las características geomorfológicas y biogeográficas de las subregiones chaqueñas.

Por otro lado, las familias basales del árbol filogenético (Fig. 6) tienen una distribución menor que las especies derivadas dentro del Chaco, como ocurre con la familia Anomalepididae que solamente se encuentran en el Chaco Húmedo, y las familias Typhlopidae y Colubridae solo presentes en el Chaco Húmedo y Semiárido (Fig. 3). Sin embargo, no se encontró bibliografía que mencionara algún ejemplo similar respecto a la ausencia de esta familia en otros estudios comparables.

Se necesitan más estudios moleculares, morfológicos y funcionales para determinar la filogenia de las serpientes del Chaco con mayor precisión y resolver las politomías actuales.

Analizando el dendrograma funcional de las especies, puede observarse que las características biológicas analizadas estarían siendo determinadas por la filogenia de las especies, presentando agrupados a los miembros de cada familia. Por lo menos sería así para los caracteres funcionales considerados en este trabajo.

Boidae presenta *Eunectes notaeus* junto a *Helicops sp.* e *Hydrops sp.* La explicación parece estar asociada a que comparten hábitos semiacuáticos, lo cual las hace frecuentes en humedales, consumiendo anfibios y peces. Otras familias como Anomalepididae, Typhlopidae y Leptotyphlopidae se encuentran agrupadas ya que presentan hábitos fosoriales igual que el género *Atractus* de la familia Dipsadidae.

Además, comparten también características en la dieta, dentición, tamaño y actividad provocando el agrupamiento de estas taxa (Anexo 3).

Consideraciones finales

Se actualizó la lista de ofidios del Chaco agregando 55 taxa nuevos, lo que eleva el número de especies de serpientes del Chaco a 115. Los valores de PD y FD fueron diferentes en las subregiones evidenciando en el Chaco Húmedo una ventaja climática sobre las demás subregiones que le permitió tener el valor de FD más alto, y el Chaco Serrano como la subregión menos diversa. A su vez el origen biogeográfico de las subregiones pudo diferenciar la PD del Chaco Serrano y Árido siendo menos diversos respecto a las otras dos subregiones.

Utilizando los 3816 registros de serpientes encontrados en bibliografía se generaron mapas de distribución para cada especie, determinándose que el Chaco Árido y parte del Chaco Semiárido son los sectores con menor número de registros publicados.

El próximo paso será generar modelos de adecuación de nicho para determinar la distribución de cada especie con mayor precisión, lo que permitirá calcular la riqueza, PD y FD a una escala mucho menor.

6 BIBLIOGRAFÍA

Adolph, S. C., y Porter, W. P. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist*, 273-295.

Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C., y Purvis, A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The quarterly review of biology*, 79(2), 161-179.

Álvarez, B. B., Aguirre, R. H., Céspedes, J. A., Hernando, A. B., Tedesco, M. E., y Orfeo, O. (2002). *Atlas de anfibios y reptiles de las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa, Argentina*. Eudene.

Álvarez, B. B., García, J. R., Céspedes, J. A., Hernando, A. B., Zaracho, V. H., Calamante, C. C., y Aguirre, R. H. (2009). Herpetofauna, provinces of Chaco and Formosa, Chaco Oriental region, north-eastern Argentina. *Check List*, 5(1), 74-82.

Arana, M.D.; Ponce, M.; Morrone, J.J. y Oggero, A.J. (2013). Patrones biogeográficos de los helechos de las Sierras de Córdoba (Argentina) y sus implicancias en la conservación. *Gayana Bot.* 70(2), 357-376.

Arzamendia, V. y Giraudo, A. R. (2004). Usando patrones de biodiversidad para la evaluación y diseño de áreas protegidas: las serpientes de la provincia de Santa Fe (Argentina) como ejemplo. *Revista chilena de historia natural*, 77(2), 335-348.

Beaupre, S. J. (1995). Effects of geographically variable thermal environment on bioenergetics of mottled rock rattlesnakes, *Crotalus lepidus*. *Ecology*, 76(5), 1655-1665.

Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Da-Fonseca, G. A. B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D. y Rodrigues, A. S. L. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313, 58–61.

Brown, J. H., Stevens, G. C. y Kaufman, D. M. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 27, 597-623.

Bucher, E. H. (1980). Ecología de la fauna chaqueña: una revisión. *Ecosur*, 7 (14), 111-159.

Cabido, M., Manzur, A., Carranza, L., y González-Albarracín, C. (1994). La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenología*, 24, 423-460.

Cabral, H. E., & Weiler, A. (2014). Lista comentada de los reptiles de la Colección Zoológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de Asunción, Paraguay (CZCEN). *Cuadernos de herpetología*, 28(1).

Cacciali, P., Aquino Ortiz, A. L., Fitzgerald, L. A., Scott, N. J., y Smith, P. (2016). *The Reptiles of Paraguay: Literature, Distribution, and an Annotated Taxonomic Checklist*.

Cadotte, M. W., Carscadden, K., y Mirotnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087.

Cardozo, R., Palacios, F., Caballero, J., Rodas, O., y Paraguay, A. G. (2013) Monitoreo de cambio de uso del suelo en el Gran Chaco Americano. *Anais XVI Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, 7710- 7716.

Carignano, C. A.; KrÖhling, D.; Degiovanni, S. y Marcela A. Cioccale M. A. (2014) *Geomorfología*. Relatorio del XIX congreso geológico Argentino- Córdoba 2014.

Carrasco, P. A., Leynaud, G. C., y Scrocchi, G. J. (2010). Redescription of the southernmost snake species, *Bothrops ammodytoides* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Amphibia-Reptilia*, 31(3), 323-338.

Carrasco, P. A., Mattoni, C. I., Leynaud, G. C., y Scrocchi, G. J. (2012). Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 41(2), 109-124.

Collen, B., Turvey, S. T., Waterman, C., Meredith, H. M., Kuhn, T. S., Baillie, J. E., y Isaac, N. J. (2011). Investing in evolutionary history: implementing a phylogenetic approach for mammal conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1578), 2611-2622.

Connor, E. F., y McCoy, E. D. (2001). Species-area relationships. *Encyclopedia of biodiversity*, 5, 397-411.

Cortes-Ávila, L., y Toledo, J. J. (2013). Estudio de la diversidad de serpientes en áreas de bosque perturbado y pastizal en San Vicente del Caguán (Caquetá, Colombia). *Actualidades Biológicas*, 35(99), 185.

DGEEC Paraguay (2013). *Anuario Paraguay 2012*. Consultado por última vez 10/03/2017 en <http://www.dgeec.gov.py/Publicaciones/Biblioteca/anuario2012/anuario%202012.pdf>

Embert, D. (2010)a. *Lystrophis semicinctus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*.

Embert, D. (2010)b. *Lygophis dilepis*. *The IUCN Red List of Threatened Species*.

Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, 61(1), 1-10.

Falcione, C., Hernando, A., Barrasso, D. A., y Di Pietro, D. (2016) Karyotypes of four species of Xenodontini snakes (Serpentes: Dipsadidae) and implications for taxonomy. *Contributions to Zoology*, 85 (3)

Fenker, J., Tedeschi, L. G., Pyron, R. A., y Nogueira, C. D. C. (2014). Phylogenetic diversity, habitat loss and conservation in South American pitvipers (Crotalinae: *Bothrops* and *Bothrocophias*). *Diversity and Distributions*, 20 (10), 11081119.

Gaiarsa, M. P. (2010) *Definindo prioridades de conservação em grupos monofiléticos: um estudo de caso com uma linhagem de serpentes neotropicais* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Gibbons, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S. y Winne, C. T. (2000). The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience*, 50(8), 653-666.

Giménez, E. M., Ayarragaray, M., y Manzano, A. S. (2008) Diversidad y distribución de los reptiles de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Miscelánea*, 17: 91-107.

Giraudó, A. (2001). *Serpientes de la selva Paranaense y del Chaco Húmedo*. L.O.L.A. Buenos Aires, Argentina.

Giraudó, A. (2014) Diversidad e historia natural de serpientes de interés médico sanitario del Nordeste Argentino. En Peichoto, M.E.; y Salomón, O.D. (2014). *La*

problemática del ofidismo en la región Nordeste de Argentina. Una mirada científica integradora. Puerto Iguazú, INMeT.

Giraudó, A. R., Arzamendia, V., y Cacciali, P. (2006). Geographic variation and taxonomic status of the southernmost populations of *Liophis miliaris* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Colubridae). *The Herpetological Journal*, 16(2), 213-220.

Giraudó, A. R., Nenda, S. J., Arzamendia, V., Bellini, G. P., y Franzoy, A. (2015). Nuevos datos sobre la distribución, morfología y conservación de *Micrurus silviae* (Serpentes: Elapidae), una serpiente coral amenazada poco conocida. *Revista mexicana de biodiversidad*, 86 (4), 1041-1047.

Gonzales, L. (1998). La herpetofauna del Izozog. *Ecología en Bolivia*, 31, 45-52.

Google (2016). *Google Earth. Imágenes satelitales*. Consultado por última vez 10/01/2017

Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 857-871.

Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 326(1233), 119-157.

Granados Peña, R. E. (2013). *Diversidad taxonómica, funcional y filogenética de mamíferos en Colombia* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín).

Grazziotin, F. G., Zaher, H., Murphy, R. W., Scrocchi, G., Benavides, M. A., Zhang, Y. P., y Bonatto, S. L. (2012). Molecular phylogeny of the new world dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 28(5), 437-459.

Hollis, J.L. (2006). Phylogenetics of the genus *Chironius* Fitzinger, 1826 (Serpentes, Colubridae) Based on morphology. *Herpetologica*, 62(4), 435–453.

Hopper SD, y Coates DJ (1990) Conservation of genetic resources in Australia's flora and fauna. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 16, 567– 577.

INDEC- Argentina (2012). *Censo nacional de población, hogares y viviendas 2010: censo del Bicentenario: resultados definitivos*. Serie B nº 2.1a ed. Consultado por última vez 10/03/2017 en http://www.estadistica.sanluis.gov.ar/estadisticaWeb/Contenido/Pagina148/File/LIBRO/censo2010_tomo1.pdf

INE Bolivia (2017). *Bolivia por municipios – CNPV 2012: Población*. Consultado por última vez 10/03/2017 en <http://censosbolivia.ine.gob.bo/photo-gallery/bolivia-pormunicipios-cnpv-2012-poblaci%C3%B3n>

Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S.P. y Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463-1464.

Leynaud G. C., Pelegrin N. y Lescano J. N. (2006). Anfibios y Reptiles. En: *Bañados del río Dulce y Laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina)* (ed Bucher E.H.), pp. 219-235.

Leynaud, G. C., Reati, G. J., y Bucher, E. H. (2008). Annual activity patterns of snakes from central Argentina (Córdoba province). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 43(1), 19-24.

Leynaud, G. C., y Bucher, E. H. (1999). *La fauna de serpientes del Chaco sudamericano: diversidad, distribución geográfica y estado de conservación* (Vol. 98). Academia Nacional de Ciencias, Miscelanea (98).

Leynaud, G. C., y Bucher, E. H. (2001). Composition, relative abundance and activity patterns of the snake fauna of Los Colorados biological station (Western Chaco of Argentina). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 66, 125-132.

Leynaud, G. C., y Bucher, E. H. (2005). Restoration of degraded Chaco woodlands: effects on reptile assemblages. *Forest Ecology and Management*, 213(1), 384-390.

Maciel-Mata, C. A.; Manríquez-Morán, N.; Aguilar, P. O. y Sánchez-Rojas, G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 25(2), 3-19.

Maddison, W. P. y Maddison, D. R. (2016). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.10 <http://mesquiteproject.org>

Mares, M. A. (1992). Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science*, 255(5047), 976.

Martins, L. A., y de Lema, T. (2015). Elapomorphini (Serpentes, Xenodontinae) from southwestern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 10(2), 93-102.

Noguera-Urbano, E. A., y Escalante, T. (2015). Áreas de endemismo de los mamíferos (Mammalia) neotropicales. *Acta Biológica Colombiana*, 20(3), 47-65.

Nori, J., Diaz Gomez, J. M., y Leynaud, G. C. (2011). Biogeographic regions of Central Argentina based on snake distribution: evaluating two different methodological approaches. *Journal of Natural History*, 45(17-18), 1005-1020.

Nori, J., Lescano, J. N., Illoldi-Rangel, P., Frutos, N., Cabrera, M. R., y Leynaud, G. C. (2013). The conflict between agricultural expansion and priority conservation areas: Making the right decisions before it is too late. *Biological Conservation*, 159, 507-513.

Núñez, I., González-Gaudio, É., y Barahona, A. (2003). La biodiversidad: historia y contexto de un concepto. *Interciencia*, 28 (7), 387-393.

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., D'Amico, J.A., Itoua I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C. J., Allnut, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. y Kassem, K.R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51 (11), 933-938

Passos, P. y Fernandes, R. (2008) Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). *Herpetological Monographs*, 22, 1–30.

Passos, P., Aguayo, R., y Scrocchi, G. (2009). Rediscovery of the rare *Atractus bocki*, with assessment of the taxonomic status of *Atractus canedii* (Serpentes: Colubridae: Dipsadinae). *Journal of Herpetology*, 43 (4), 710-715.

Passos, P., Fernandes, R., Bernils, R. S., y Moura-Leite, J. D. (2010). Taxonomic revision of the Brazilian Atlantic Forest *Atractus* (Reptilia: Serpentes: Dipsadidae). *Zootaxa*, 2364, 1-63.

Peichoto, M. E.; y Salomón, O. D. (2014). *La problemática del ofidismo en la región Nordeste de Argentina. Una mirada científica integradora*. Puerto Iguazú, INMeT

Podani, J., y Schmera, D. (2006). On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, 115 (1), 179-185.

Preston, F. W. (1960). Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41 (4), 611-627.

Pyron, A. R. y Wallach, V. (2014). Systematics of the blindsnakes (Serpentes: Scolecophidia: Typhlopoidea) based on molecular and morphological evidence. *Zootaxa* 3829 (1), 001–081.

Pyron, R. A., Burbrink, F. T., y Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 13 (1), 1.

Pyron, R. A., Reynolds, R. G., y Burbrink, F. T. (2014). A taxonomic revision of boas (Serpentes: Boidae). *Zootaxa*, 3846(2), 249-260.

QGIS Development Team (2016). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/>

R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.Rproject.org/>.

Reati G. J.; Allier M. S.; Avalos, C. M.; Monguillot, J. C. y Goirán, S. B.

(2010).Capítulo 12. Fauna silvestre. En Coirini, R. O., Karlin, M. S., y Reati, G. J. (2010). *Manejo sustentable del ecosistema Salinas Grandes, Chaco Árido*. Marcos Sebastián Karlin.

Sánchez, O. (2011). Evaluación y monitoreo de poblaciones silvestres de reptiles. *Temas sobre conservación de vertebrados silvestres en México*, 83-120.

Sérsic, A. N.; Cocucci, A. A.; Acosta, M. C.; Baranzelli, M.; Benitez Vieyra, S.; Boero, L.; Córdoba, S.; Cosacov, A.; Díaz, L.; Ferreiro, G.; Glinos, E.; Ibañez,, A .C.; Marino, S.; Maubecin, C. C.; Medina, M.; Moré, M.; Paiaro, V.; Renny, M.; Sazatornil, F.; Sosa Pivatto, M.; Soterias, F.; Strelin, M.; Trujillo, C. y Wiemer, A. P. (2015) Flores del centro de Argentina II. Nueva guía ilustrada para conocer 229 especies. *Academia Nacional de Ciencias*. Córdoba, Argentina.

Shine, R., y Fitzgerald, M. (1989). Conservation and reproduction of an endangered species: the broad-headed snake, *Hoplocephalus bungaroides* (Elapidae). *Australian Zoologist*, 25(3), 65-67.

Silva, K. M. P. D., Sueiro, L. R., Galassi, G. G., y Almeida-Santos, S. M. D. (2013). Reprodução de *Bothrops* spp. (Serpentes, Viperidae) em criadouro conservacionista. *Veterinária e Zootecnia*, 20(4), 632-642.

Silva, V.X. y Rodrigues, M.T. (2008). Taxonomic revision of the *Bothrops neuwiedi* complex (Serpentes, Viperidae) with description of a new species. *Phyllomedusa* 7(1):45-90.

Sinervo, B., F. Mendez-de-la-Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagran-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martinez-Mendez, M. L. CalderonEspinosa, R. N. Meza-Lazaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibarquengoytia, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert, and J. W. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.

Suarez, C. L. V., Rodríguez, J. G. V., y Tojeiro, Y. S. M. (2014). Listado actualizado y distribución espacial de la riqueza de las serpientes del estado Lara, Venezuela. *Revista del colegio de médicos de Lara*, 2(8), 64-71

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., y Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277 (5330), 1300-1302.

Torrella, S. A., y Adámoli, J. (2005). Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. *La situación ambiental Argentina, 2005*, 73-75.

Uetz, P. (2000). How many reptile species?. *Herpetological review*, 31 (1), 13-15.

- Uetz, P. (2010). The original descriptions of reptiles. *Zootaxa*, 2334, 59-68.
- Uetz, P. (2015). Species Numbers (as of Aug 2015). *The reptile database*. <http://www.reptile-database.org>, último acceso 17 de agosto de 2016.
- Uetz, P. y Hošek, J. (eds.) (2016). *The Reptile Database*, <http://www.reptiledatabase.org>, consultado por última vez 17/08/2016.
- Urbina-Cardona, J. N., Londoño-Murcia, M. C., y García-Ávila, D. G. (2008). Dinámica espacio temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Caldasia*, 479-493.
- Wallach, V.; Williams K. L. y Boundy J. (2014). *Snakes of the World: A catalogue of living and extinct species*. CRC Press. p:666
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., y Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 475-505.
- Weiler, A. y Nuñez, K. (2015). Powerful venom in *Philodryas mattogrossensis* (Serpentes: Dipsadidae) feeding on a *Teius teyou* (Sauria: Teiidae). *Herpetology Notes*, 8, 545-547.
- Werneck, F.P. y Colli, G.R. (2006). The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography*, 33, 1983-1992.
- Williams, J.D. (2013). Asociación Herpetológica Argentina: Treinta años de esfuerzos y resultados. *Cuadernos de Herpetología*, 27 (1): 7-14.
- Wilson, E. (1997) Introduction. En Reaka M *et al.* (Eds) *Biodiversity II*. National Academy Press. Washington D.C. EEUU, 521.
- World Wildlife Fund (2016). *Terrestrial ecoregions*. Consultado por última vez 22/06/2016 en <http://www.worldwildlife.org/biome-categories/terrestrial-ecoregions>
- Yanosky, A. A. (1989). La ofidiofauna de la reserva ecológica El Bagual, Formosa: Abundancia, utilización de los hábitats y estado de situación. *Cuadernos de Herpetología*, 4(3), 11-14.
- Zaher, H.; Grazziotin, F. G.; Cadle, J. E.; Murphy, R. W.; Moura-Leite, J. C. y Bonatto, S. L. (2009) Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(11): 115-153.