



DISTRIBUCIÓN DE REPTILES EN PARAGUAY: UN APORTE AL CONOCIMIENTO DE SU BIOGEOGRAFÍA

PIER CACCIALI¹ & MARTÍN UBILLA²

¹Instituto de Investigación Biológica del Paraguay. Del Escudo 1607. Asunción, Paraguay. pier_cacciali@yahoo.com

²Facultad de Ciencias. Iguá 4225. Montevideo, Uruguay. ubilla@fcien.edu.uy

Resumen.- La distribución de los seres vivos en la naturaleza responde a factores ambientales con los cuales interactúan, y uno de los objetivos de la biogeografía es intentar dilucidar cuáles son esos factores a los que responden los patrones corológicos. En este trabajo se analizan los patrones de distribución de reptiles de Paraguay con el fin de observar si se ajustan a modelos eco-regionales propuestos anteriormente. Además se identifican áreas de endemismos para intentar inferir las relaciones de las regiones resultantes. Se realizó un análisis PAE (Parsimony Analysis of Endemisms) para 180 taxa a nivel de género y especie, en una matriz de un grado de latitud por un grado de longitud. Si bien los resultados no son concluyentes dado que se evidencia una gran falta de información, y un exagerado muestreo en áreas urbanas, se puede observar la presencia de patrones de distribución de reptiles que coinciden con el área ocupada por el Chaco Seco; diferenciado del Chaco Húmedo y dentro del cual se presentan los elementos del Pantanal. Finalmente, el Cerrado se encuentra fuertemente ligado a taxa que se corresponderían con la herpetofauna del Bosque Atlántico del Alto Paraná.

Palabras Clave: *ecoregiones, Neotrópico, PAE, diagonal árida, diagonal húmeda.*

Abstract.- The distribution of living organisms in the wild is related to the environmental factors with which they interact and the main objective of biogeography is to identify patterns of correlation within the observed arrangements. In this work we analyzed the distribution patterns of Paraguayan reptiles in comparison to proposed eco-regional models. Areas of endemism are identified to infer relationships of the geographic patterns generated. We performed a PAE (Parsimony Analysis of Endemisms) for 180 taxa at both genus and species level, in a matrix of one degree of latitude by one degree of longitude. Even where results were not conclusive due to a scarcity of data and a bias towards collection in urban areas, it was still possible to observe association patterns of certain species that opposed Dry Chaco to Humid Chaco (including elements of the Pantanal). Patterns observed in the Cerrado were strongly linked to those observed in the Alto Paraná Atlantic Forest herpetofauna.

Key Words: *ecoregions, Neotropics, PAE, dry diagonal, humid diagonal.*

Naturalmente los organismos se distribuyen de forma asimétrica, dependiendo de factores ambientales o ecológicos que inciden sobre su biología (Antúnez y Mendoza, 1992). Esta área de distribución constituye el territorio ocupado por una entidad (individuo, población, especie), o en términos más amplios por un taxón (Rapport, 1982). Las interacciones entre los taxones y el ambiente cambiante a lo largo del tiempo geológico, generan patrones de distribución que pueden ser diferentes aun en especies de un mismo género, dependiendo de la reacción de las mismas frente a las condiciones de su entorno (Brown y Lomolino, 1998).

Además de la búsqueda de los factores que determinan la distribución de los organismos, también es de interés conocer las relaciones

entre las biotas de diferentes áreas o regiones en los estudios biogeográficos (Espinosa *et al.*, 2002) a fin de interpretar la historia evolutiva de linajes biológicos. Por ejemplo, el continente sudamericano presenta algunas características bióticas (encontradas al sur del continente, al oeste de los Andes) que lo vinculan con Australia y Nueva Zelandia; mientras que el resto del continente presenta características muy afines con África (Morrone, 1996; Lopretto y Morrone, 1998; Morrone, 1999) por lo que con esta información se puede inferir algunos procesos históricos.

Sin embargo, esto no es así para el total de organismos presentes en el continente americano. Cox (2001) observó que el patrón de distribución de mamíferos en el sur de Sudamérica,

no es consistente con el de la flora, por lo que propuso el término Región Sudamericana para referirse a la región biogeográfica ocupada por los mamíferos de Sudamérica. Con este criterio de biogeografía histórica, una región o área biogeográfica expresa el comportamiento espacial de un determinado taxón.

Las primeras zonificaciones de América del sur fueron elaboradas en base a la distribución de animales (Sclater, 1858; Sclater y Sclater, 1899; Shannon, 1927; Mello-Leitaõ, 1938; 1939; 1943; Cabrera y Yepes, 1960) y más tarde Cabrera y Willink (1973) incluyeron también rasgos corológicos de plantas junto con algunos datos pluviométricos y promedios de temperatura. Posteriormente, las regiones biogeográficas de Sudamérica fueron recategorizadas por Morrone (2001), quien empleó técnicas más modernas de biogeografía histórica, específicamente panbiogeografía y biogeografía histórica.

En cualquiera de los casos, cabe destacar que los mapas biogeográficos tienden a mostrar cierta convergencia en la zona central de Sudamérica, donde está localizado el territorio paraguayo. Spichiger *et al.* (1995) indican que Paraguay se encuentra en un punto de confluencia de varias regiones naturales. Es por esto que el territorio paraguayo puede ser considerado un gran ecotono en donde los límites de las regiones biogeográficas que lo componen son muchas veces difíciles de establecer.

En el presente trabajo se analizan los patrones de distribución de los reptiles de Paraguay, y se los compara con las unidades eco-regionales propuestas con anterioridad con el propósito de identificar áreas de endemismos para los reptiles, y observar la concordancia de estas áreas con regiones biogeográficas de Paraguay a modo de poder inferir sus relaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Paraguay tiene una superficie de 406.752 Km² y se ubica en el centro de América del Sur (Fig. 1). Las condiciones climáticas que se hacen notar

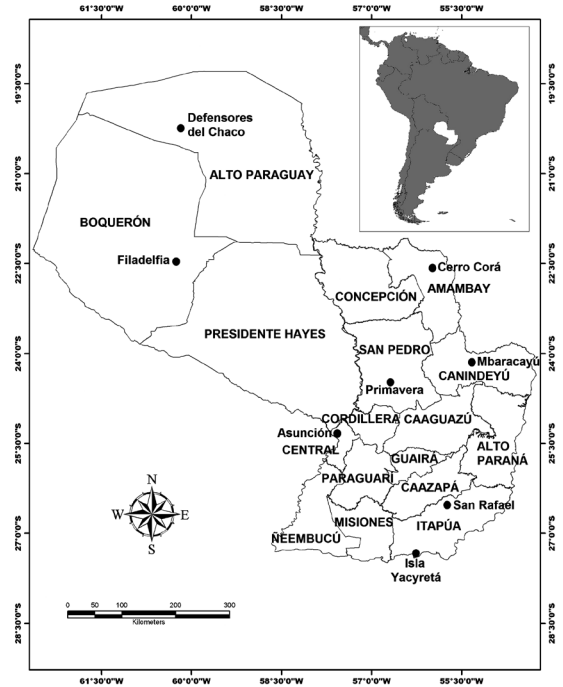


Figura 1. Mapa político de Paraguay mostrando las localidades mencionadas en el texto.

a ambos lados del río Paraguay, favorecen el aumento económico y demográfico en el este del país. Esta región se conoce como Región Oriental, mientras que la Región Occidental es más conocida como “Chaco”. La temperatura anual promedio es de 23 °C y la precipitación pluviométrica anual varía entre 400 y 1.800 mm, en un gradiente que decrece en sentido noroeste (Fig. 2) (ENPAB, 2003).

Paraguay no se destaca por accidentes orográficos, especialmente en el Chaco (Región Occidental), donde la actividad tectónica es prácticamente nula y sus suelos se asientan sobre una plataforma muy antigua. Las cordilleras más importantes son las de Amambay (entre 300 a 400 m.s.n.m.) que forma límite natural con Brasil y la Cordillera de San Rafael, al sur de la Región Oriental, entre el Departamento de Itapúa y Caazapá, que no reviste mayor importancia debido a que no es una zona de alturas muy elevadas (altura máxima 382 m.s.n.m.). Es por ello, que estas formaciones orográficas difícilmente podrían suponer barreras geográficas

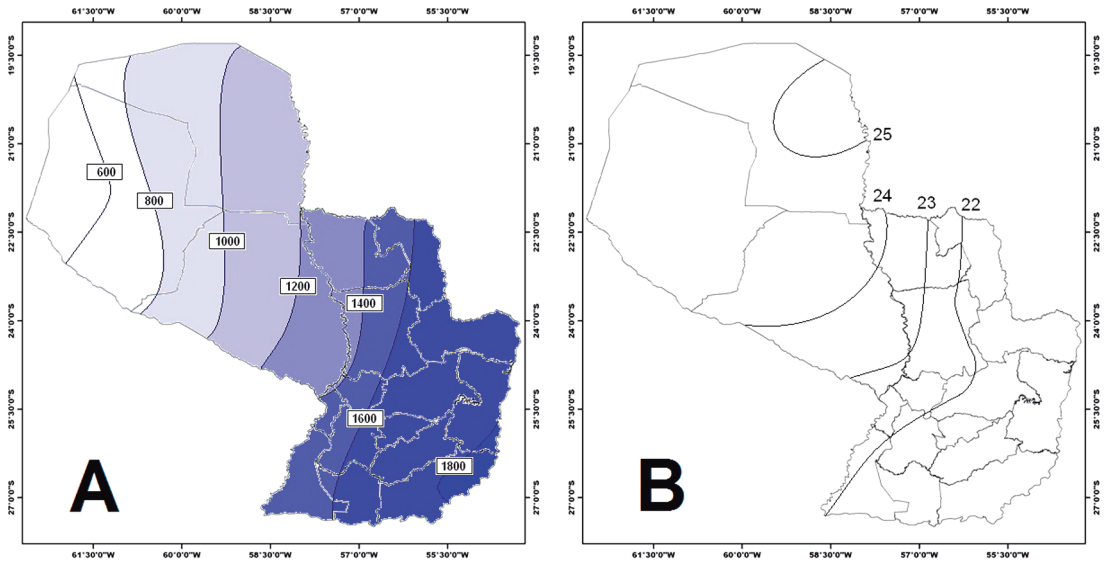


Figura 2. Mapa climático de Paraguay. A: distribución de isoyetas pluviométricas. B: Distribución de isotermas.

para las especies que componen su herpetofauna.

Biogeografía

Desde el punto de vista biótico, Paraguay es un país que debido a su clima y sus características físicas, es rico en cuanto a diversidad, aunque es poco lo que se conoce. Dentro de lo que constituye la fauna de Paraguay, sin duda el grupo menos conocido es el de los invertebrados. Su riqueza específica se ha calculado en 100.000 especies (ENPAB, 2003) aunque se conoce menos del 50%. La riqueza específica de peces en Paraguay es de alrededor de 250 especies según Gill Morlis *et al.* (1998); 82 especies de anfibios (Brusquetti y Lavilla, 2006) y de 157 especies de reptiles (Cacciali, 2007). Finalmente, el número de especies de aves y mamíferos, los vertebrados más estudiados, se ha ido incrementando paulatinamente, y se reconocen en la actualidad 708 (Del Castillo y Clay, 2005) y 157 (Ceballos y Simonetti, 2002; Morales, 2007) respectivamente.

Respecto a su vegetación, el país cuenta con diferentes tipos de formaciones vegetales. Según Mereles (2007) se pueden reconocer las siguientes formaciones vegetales: Bosque subhúmedo y semicaducifolio, Bosque húmedo y

semicaducifolio, Bosque higrófilo ribereño y anegable, Bosque xeromorfo, Cerrados, varios tipos de Sabanas, Humedales, y Vegetación acuática (en esteros y saltos de agua).

Paraguay fue pobremente caracterizado a nivel local, en cambio se dispone de trabajos e investigaciones que realizan los análisis a nivel regional (Cabrera y Willink; 1973; Dinerstein *et al.*, 1995; Morrone, 2001). Estos aportes presentan un bajo nivel de resolución debido a que las caracterizaciones biogeográficas se realizan a escala regional.

Aunque existe discrepancia entre las unidades biogeográficas presentes en Paraguay, y más aún entre los límites de las mismas, Cabrera y Willink (1973), Dinerstein *et al.* (1995) y Morrone (2001) coinciden en que en el noroeste de la Región Occidental de Paraguay se encuentra la zona más árida, y el ambiente se vuelve más húmedo al desplazarse hacia el sureste hasta alcanzar las cuencas de inundación de los ríos Paraguay y Pilcomayo. Este sistema geográfico formado por una planicie y ubicado entre los citados ríos, es conocido como "Chaco". Dinerstein *et al.* (1995), realizan una clara diferenciación entre las distintas características secas y húmedas del Chaco (no contemplado por

Morrone, 2001). Sin embargo, Prado (1993a,b) reconoce que existe una transición gradual en la biota chaqueña, considerando al Chaco Seco como Chaco *sensu stricto* y al Chaco Húmedo como una confluencia de otros tipos de vegetación.

En cuanto a la Región Oriental, las discrepancias respecto a la delimitación biogeográfica, son posiblemente mayores al sur. Por el contrario, en el noroeste de la Región Oriental de Paraguay todos los autores concuerdan en que el área corresponde al Chaco; mientras que en el noreste se pueden encontrar sabanas naturales conocidas como Cerrado. Sin embargo, la mayor parte del este del país estaba dominada por bosques altos, a los cuales Cabrera y Willink (1973) denominaron Provincia Paranaense; con lo cual concuerda Morrone (2001). Dinerstein *et al.* (1995) lo denominan como Bosque Atlántico del AltoParaná, siendo parte del mosaico forestal continuo que se extiende hasta la Serra do Mar en Brasil.

Más recientemente, ha sido incorporado el término de Pastizales del Sur o Pastizales de la Mesopotamia de Sudamérica; siendo un ambiente de pastizales similares a los del Cerrado, pero más estrechamente relacionados al Bosque Atlántico, y con características más húmedas que el Cerrado. Este sistema biológico no ha sido descrito aún formalmente, pero es usado por algunos autores (Del Castillo y Clay, 2005). En base al trabajo de Keel *et al.* (1993) se reconoce además la “Selva Central”, la cual constituye una zona de intergradación entre el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo, y que según Oakley y Prado (2011) constituye la zona del Paraguay oriental dominada por los bosques estacionales del “Arco Pleistocénico” (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000). En la Figura 3, se presenta el mapa de ecorregiones más ampliamente aceptado para Paraguay.

Obtención de datos

Se empleó la lista de reptiles presentada por Cacciali *et al.* (En prensa) con algunas modi-

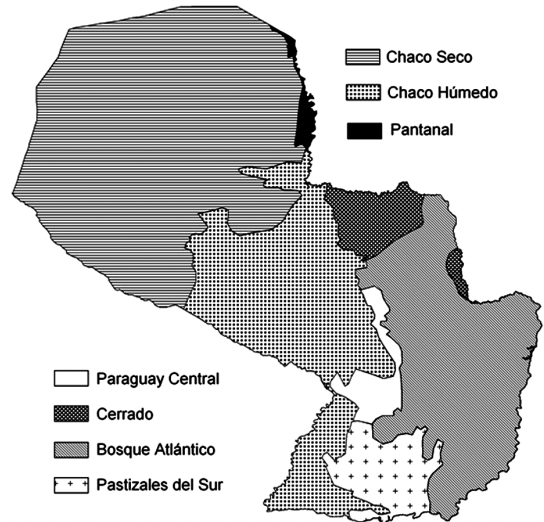


Figura 3. Mapa de Paraguay mostrando las ecorregiones.

ficaciones. En primer lugar se reconocieron algunos taxones como *Colobosaura kraepelini* según Amaral (1933) y Peters y Donoso Barros (1970), así como taxones con descripción formal pendiente como *Teius* sp. (Cacciali, 2011), *Typhlops* sp. (Pérez *et al.*, 2009), *Ophiodes* sp. (Cacciali, 2011) y *Taeniophallus* sp. (Santos, 2009). Se consideraron a las subespecies como taxones diferentes (*Boa constrictor amarali* y *B. c. occidentalis*; *Erythrolamprus poecilogyrus caesius*, *E. p. schotti* y *E. p. caesius* × *E. p. schotti*; *Oxyrhopus rhombifer rhombifer* y *O. r. inaequifasciatus*; *Philodryas mattogrossensis* y *P. aff. mattogrossensis*) no diferenciados por Cacciali *et al.* (En prensa). Cabe mencionar que al tiempo del análisis, *Cercolophia steindachneri* carecía de datos específicos de procedencia (actualmente conocido del Departamento San Pedro); *Ameivula abalosi* (previamente *Cnemidophorus abalosi*) aún no había sido descrita (Cabrera, 2012) por lo que es analizado junto con *A. ocellifer*; y *Tropidurus* sp. 1 no había sido reconocido como una forma diferente a las ya conocidas para Paraguay. Otros taxa recientemente registrados para Paraguay no incluidos en este análisis son *Micrurus silviae*, *Lygophis paucidens* y *Philodryas nattereri* (Cacciali *et al.*, 2011; 2013; Smith *et al.*, 2013).

Para este análisis, las unidades geográficas operativas (OGUs), consistieron en cuadrículas que tuvieran el mismo largo que ancho. El tamaño de las cuadrículas fue seleccionado en base a la escala de trabajo, según Antúnez y Márquez (1992) donde para un área que incluye varios biotopos, como el área de estudio, se dispusieron cuadrículas de 50×50 Km; que corresponde a una media de la macroescala de Giller y Gee (1987). Debido a la escasez de datos de origen (pocos registros de reptiles en la mayoría de las especies) se agrandó el tamaño de las cuadrículas para incorporar así más datos por OGU hasta alcanzar 70×70 Km y un grado de longitud por un grado de latitud, equivalente a unos 110 Km² aproximadamente. Se compararon esas tres medidas de cuadrícula a modo de evaluar los beneficios metodológicos.

La ventaja de trabajar con cuadrículas de menor tamaño es que se brinda precisión en la información y en el reconocimiento del límite biogeográfico de las especies, y la ventaja de trabajar con cuadrículas mayores es la ganancia de información en cada OGU. De esta manera se generan sobre el territorio paraguayo 192 cuadrículas de 50×50 Km, 111 cuadrículas de 70×70 Km y 51 cuadrículas de 110×110 Km.

Se reconocieron en total 180 taxa. Se realizó una matriz de caracteres presencia/ausencia en donde se relacionaran las especies estudiadas y unidades geográficas operativas (OGUs).

Análisis de datos

Para el análisis biogeográfico, una vez obtenido los datos correspondientes para el análisis de áreas, se realizó un PAE (Parsimony Analysis of Endemisms) de cuadrículas en base a lo propuesto por Morrone (1994). Para tal fin, fue empleado el programa Winclada v.1.00.08 para Windows. El procedimiento del análisis busca la estimación de máxima parsimonia en la relación de los caracteres binarios de la matriz. Para el análisis se empleó la búsqueda heurística.

Se adicionó una hilera de ceros en la matriz binaria para que confiera el enraizamiento del

árbol. De esta manera los caracteres para el árbol lo constituyen los taxones que caracterizarán las áreas a analizar (OGUs). Durante el análisis del mismo se analizó además el Índice de Consistencia y el Índice de Retención. El primero es la cuantificación de la homoplasia relativa de un carácter, calculando todo el conjunto de caracteres del árbol. En caso de que no exista homoplasia, el valor es 1, acercándose a cero cuando existe más cantidad de homoplasia (Kluge y Farris, 1969).

En un contexto biogeográfico la homoplasia se podría identificar como procesos de previa dispersión y posterior vicarianza (Sanmartín y Ronquist, 2004). Con respecto al índice de retención, cuantifica la homoplasia observada en un carácter en función de la homoplasia posible, calculándolo también para todos los caracteres del árbol. Cuanto más cercano a 1 el valor arrojado, menor homoplasia posible habrá en el árbol (Farris, 1989).

Debido a que el presente estudio se basa en análisis de endemismos, se utilizó el concepto de área de endemismo según Morrone (1994): “área de congruencia distribucional no aleatoria entre varios taxones”.

RESULTADOS

Se generó un total de 1.017 registros. La cuadrícula con mayor número de registros, fue la 39, en la que se encuentra el área de Asunción, y Gran Asunción (70 registros); seguido por las cuadrículas 19 (zona de Filadelfia) y 36 (zona de Colonia Primavera) con 53 registros cada una. También existe gran cantidad de registros en la cuadrícula 23 (zona del Parque Nacional Cerro Corá) con 48 registros, y la cuadrícula 50 (zona de las Islas de Yacyretá) con 45 registros (Anexo 1).

En la Figura 4 se muestran en color gris las cuadrículas con incidencia de puntos tanto en las de 50×50 Km como en las de 70×70 Km. Es aún mayor el vacío de información cuando se observan las especies de manera independiente (Anexo 2).

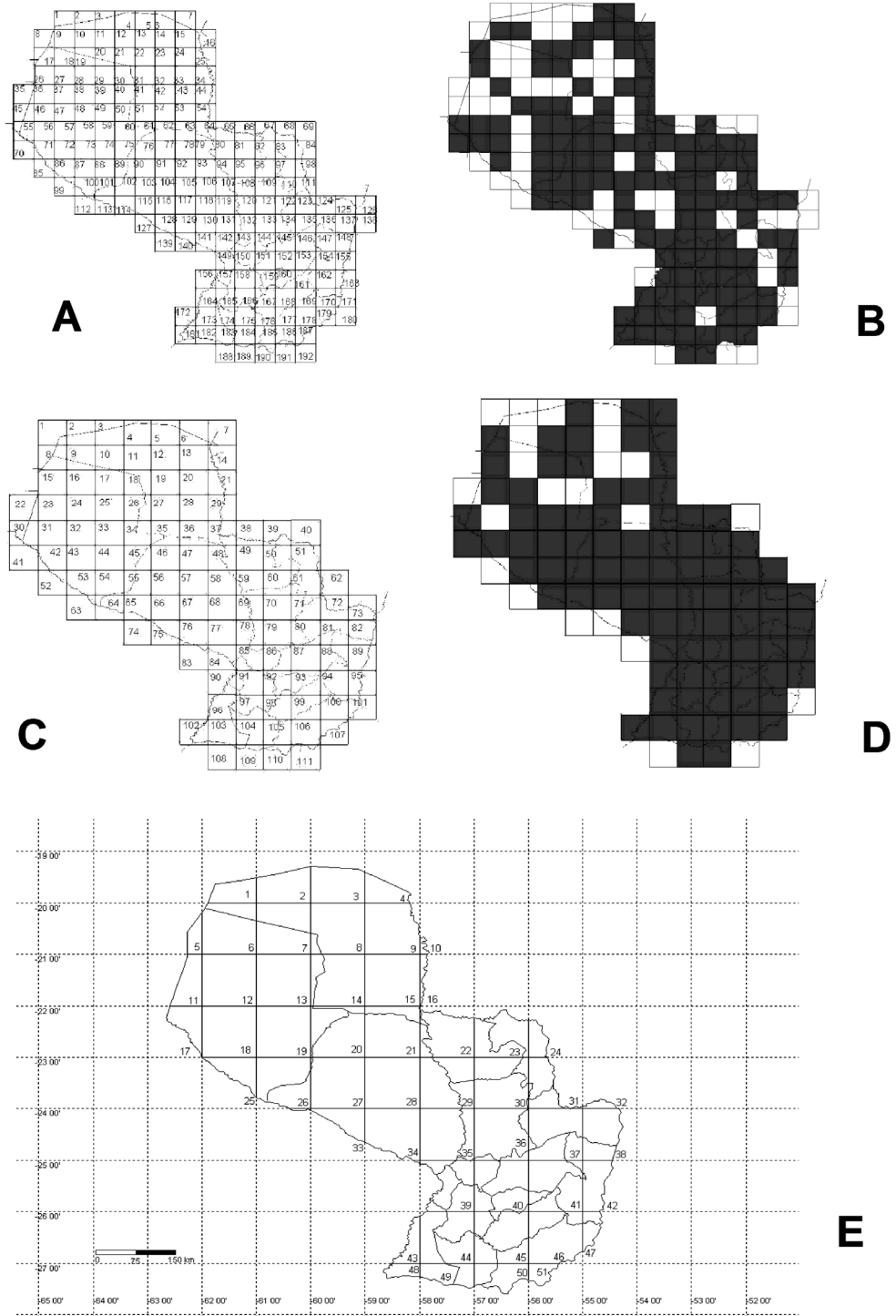


Figura 4. Definición de OGUs para este estudio. A: Representación de cuadrículas de 50×50 Km. B: En gris se muestran las cuadrículas con presencia de al menos un registro. C: Representación de cuadrículas de 70×70 Km. D: En gris se muestran las cuadrículas con presencia de al menos un registro. E: Representación de cuadrículas de un grado de latitud por un grado de longitud.

Por lo tanto, se empleó la grilla formada por cuadrículas de un grado de latitud por un grado de longitud. En esta, 48 cuadrículas (de las 51 totales) tienen presencia de especies, sin embargo una exploración detallada de los datos muestra que también existe una baja representatividad para la elaboración de un adecuado análisis de PAE, ya que de los 180 taxones empleados, 82 (menos de la mitad) presentan presencia en cinco o más cuadrículas, de los cuales sólo 39 tienen diez o más registros y únicamente cinco especies (*Ameiva ameiva*, *Teius teyou*, *Salvator merrianae*, *Notomabuya frenata* y *Erythrolamprus poecilogyrus caesius*) cuentan con más de 20 registros en cuadrículas (Anexo 2). Sin embargo, una ventaja de la utilización de cuadrículas de un grado, sobre las de 70×70 Km, es que de las 51 cuadrículas totales obtenidas, 23 presentan 20 o más taxones en cada cuadrícula, lo cual sugiere un mejor escenario para el empleo del PAE.

En base a la matriz generada (Anexo 2) se obtuvieron 100 árboles igualmente parsimoniosos y se calculó el árbol de consenso estricto (Fig. 5) en donde el índice de consistencia fue de 0,26 y el índice de retención de 0,40; con una longitud de 679 pasos.

Muy pocas ramas están soportadas por autapomorfias (taxones propios) para cada área, lo cual representarían endemismos para cada cuadrícula, y en general existe una gran cantidad de homoplasia integrada al árbol mostrada por los puntos blancos (Fig. 5). En este punto es importante señalar que el PAE no utiliza las autapomorfias, sino que relaciona áreas sustentadas en sinapomorfias. A modo de referencia, también se muestran en las ramas los números correspondientes a los caracteres (especies) de la matriz (Anexo 2). El resultado fue un árbol extremadamente pobre en cuanto a su consistencia, con gran cantidad de politomías.

En el árbol generado (Fig. 5), se puede observar a grandes rasgos que las cuadrículas del 1 al 10, 13, 16, 21, 24, 31, 33, 38, 41, 48 y 51 son politomías que parten de la zona más basal del conjunto. En estas politomías, existen ramas

soportadas por algunas especies exclusivas como *Colobosaura modesta*, *Norops meridionalis* y *Micrurus lemniscatus*. En el conjunto también se observan cuatro ramas adicionales que surgen de la misma base, aunque ninguna soportada por taxones exclusivos. De la misma rama basal que originó el clado anterior, surge otro grupo que también contiene inclusivamente politomías en la rama basal, pero que se va consolidando posteriormente con divisiones dicotómicas. Esta rama está bien soportada por *Lygodactylus wetzeli*.

Otra rama que surge basalmente del conjunto es la que comprende a las siguientes cuadrículas: 9, 22, 27, 28, 29, 34, 35, 39, 34, 35 y 44. La 28 constituye la más basal comprendida por un único taxón (*Drymarchon corais*) que además tampoco constituye un taxón exclusivo. El resto del árbol aparece con varias politomías. Dentro del mismo grupo se encuentra un clado que contiene a las cuadrículas 39 y 43. Mientras que la primera posee tres taxones exclusivos (*Homonota rupicola*, *Apostolepis assimilis* y *Phalotris matogrossensis*, la cuadrícula 43 contiene dos (*Amphisbaena trachura* y *Psomophis obtusus*). La siguiente rama, grupo hermano al anterior, está soportada por una especie compartida: *Imantodes cenchoa*. Dentro de esta rama, la cuadrícula 9 contiene dos especies exclusivas (*Iguana iguana* y *Dracaena paraguayensis*) y la 22 contiene tres (*Amphisbaena leeseri*, *Colobosaura kraepelini* y *Teius* sp.).

Finalmente en el último grupo la cuadrícula más basal es la 49 que contiene únicamente una especie: *Hydrodynastes gigas*. Posteriormente la cuadrícula 40 representa un grupo hermano de las restantes dentro de esta misma rama, y está apoyado por una especie exclusiva: *Simophis rhinostoma*.

DISCUSIÓN

La matriz de presencia/ausencia, demuestra que de las 110 cuadrículas generadas en 70×70 Km, sólo 21 presentaban presencia de más de 20 taxones, lo cual es un número muy bajo

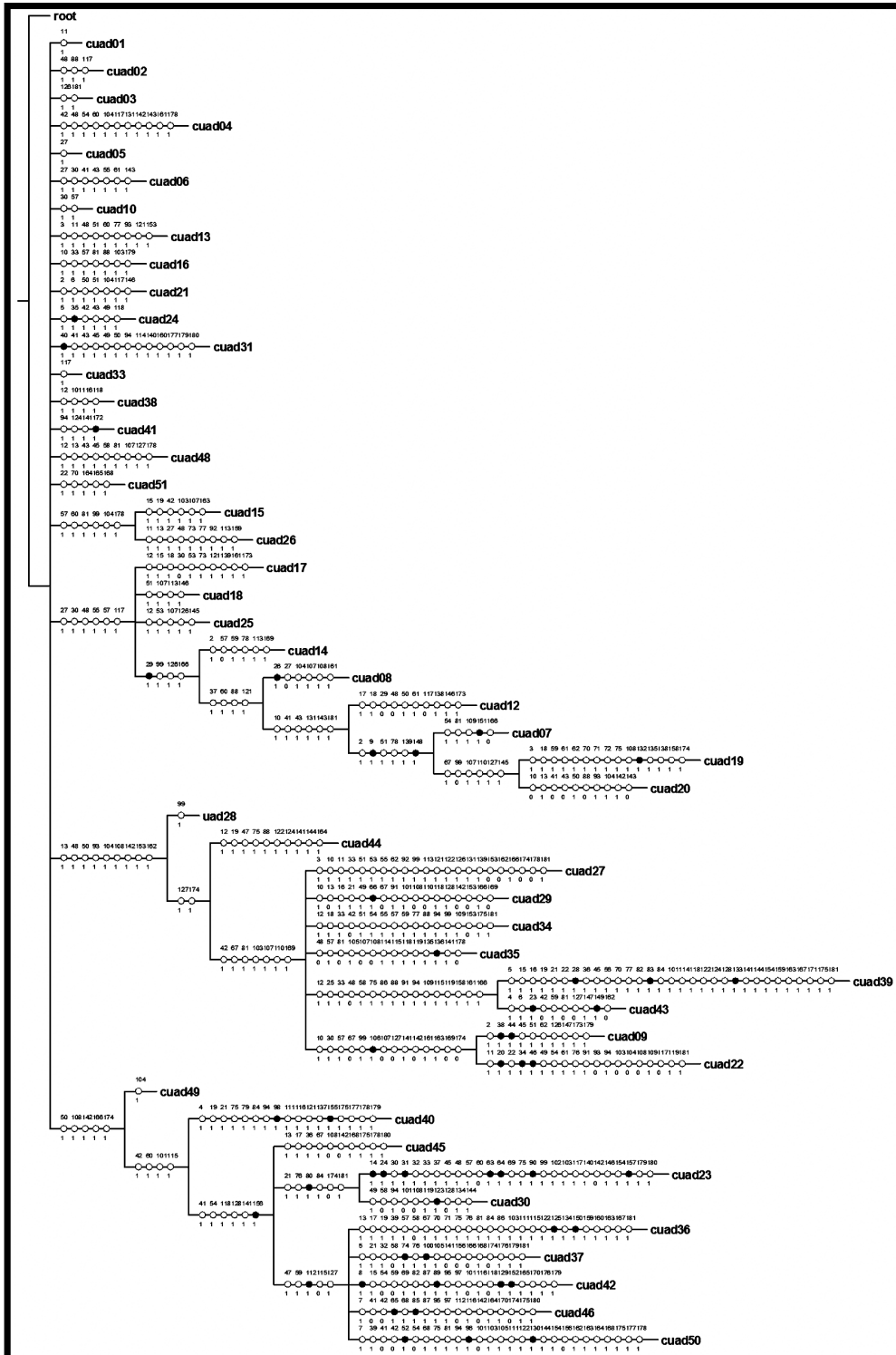


Figura 5. Árbol generado en base a la matriz de presencia ausencia (Anexo 2). Ci: 0,26; Ri: 0,40; Long: 679 pasos. Los puntos negros indican autapomorfias que en el análisis son interpretadas como taxones exclusivos; mientras que los puntos blancos corresponden datos ambiguos (homoplasias).

teniendo en cuenta que la distribución del 97% de las especies de Paraguay tienen una amplia distribución que se extiende hasta los países vecinos. Esto evidencia la falta de colectas y conocimiento relativo a su herpetofauna.

El análisis de la matriz (Anexo 2) refleja ciertas circunstancias que como se ha mencionado en los resultados, son propios de la escasez de datos en determinadas cuadrículas; mostrándose una evidente desigualdad en los esfuerzos de muestreo en todo el país. Es así que la mayor concentración de registros de colecciones se dio en zonas cercanas a Asunción, Colonia Primavera, Filadelfia, Parque Nacional Defensores del Chaco, e Isla Yacyretá. En el caso de Asunción, y Filadelfia, las colectas científicas son ocasionales y debido a que constituyen importantes centros urbanos, la presión de colecta es substancial; por lo que son unos de los lugares mejores muestreados del país.

Por otro lado, la Colonia Primavera fue un importante punto de referencias científicas para investigadores de principios del siglo XX. En la Colonia Primavera fue establecida una comunidad británica en donde se realizaron importantes colecciones que actualmente se encuentran depositadas en el Museo Británico. Es importante notar que en la actualidad el área de Colonia Primavera, así como casi la totalidad del territorio paraguayo, ha sido modificada por actividades antropogénicas en la industria agropecuaria.

En los casos del Parque Nacional Cerro Corá e Isla Yacyretá, los muestreos son más recientes. El mencionado Parque Nacional es uno de los más importantes del país, y las colectas en dicho sitio han sido abundantes. Por su lado, las colectas entorno a la Isla Yacyretá se debieron a los rescates de fauna efectuados tras la creación de la represa de Yacyretá. Por el contrario, existen varias zonas en las que las colectas son nulas, o zonas en las que se realizaron colectas ocasionales, las cuales cuentan con un único registro.

Algunas áreas en las que se visualizan especies exclusivas pueden deberse a dos cues-

iones: especies que realmente son endémicas, o especies que sólo para Paraguay cuentan con un único registro, pero que en realidad poseen una amplia distribución en otros países. Por lo tanto, para poder interpretar los resultados del árbol, es necesario contar con el conocimiento de la distribución de las especies que caracterizan “áreas de endemismos”, ya que realmente algunas posiblemente no lo sean.

El árbol generado fue extremadamente pobre en cuanto a su consistencia, con una gran cantidad de homoplasias (Figura 5). Es bien sabido que las homoplasias representan un serio problema para la interpretación de cladogramas, ya que generan estimaciones e interpretaciones ambiguas (Collard y Wood, 2001) que pueden no mostrar la realidad de los procesos evolutivos (Ree y Donoghue, 1998). Respecto al índice de consistencia y al índice de retención (0,26 y 0,40 respectivamente) ambos mostraron ser valores muy bajos y significativamente alejados de uno. Esto demuestra claramente la baja validez de los resultados obtenidos.

Respecto a las cuadrículas con taxones endémicos, se percibe según cada caso particular que algunas cuadrículas no soportan verdaderos endemismos, ya que contienen especies que en Paraguay están representadas por un único registro, pero que realmente poseen una distribución más amplia. La falta de colectas en el país dificulta establecer relaciones verdaderas entre áreas, y también identificar reales áreas de endemismos.

Debido a la naturaleza de los datos obtenidos para generar el análisis de áreas (falta de muestras, escasez de colectas en algunos grupos, colecta desmedida en centros urbanos y carreteras, etc.), los resultados muestran relaciones que pueden no ser tomadas como válidas a la hora de establecer vínculos biogeográficos entre las áreas. Esto provoca que se incurra en errores al momento de elegir taxones que sirvan como agrupadores de ciertas áreas.

Sin embargo, a grandes rasgos se pueden reconocer relaciones fidedignas (Fig. 6). Una

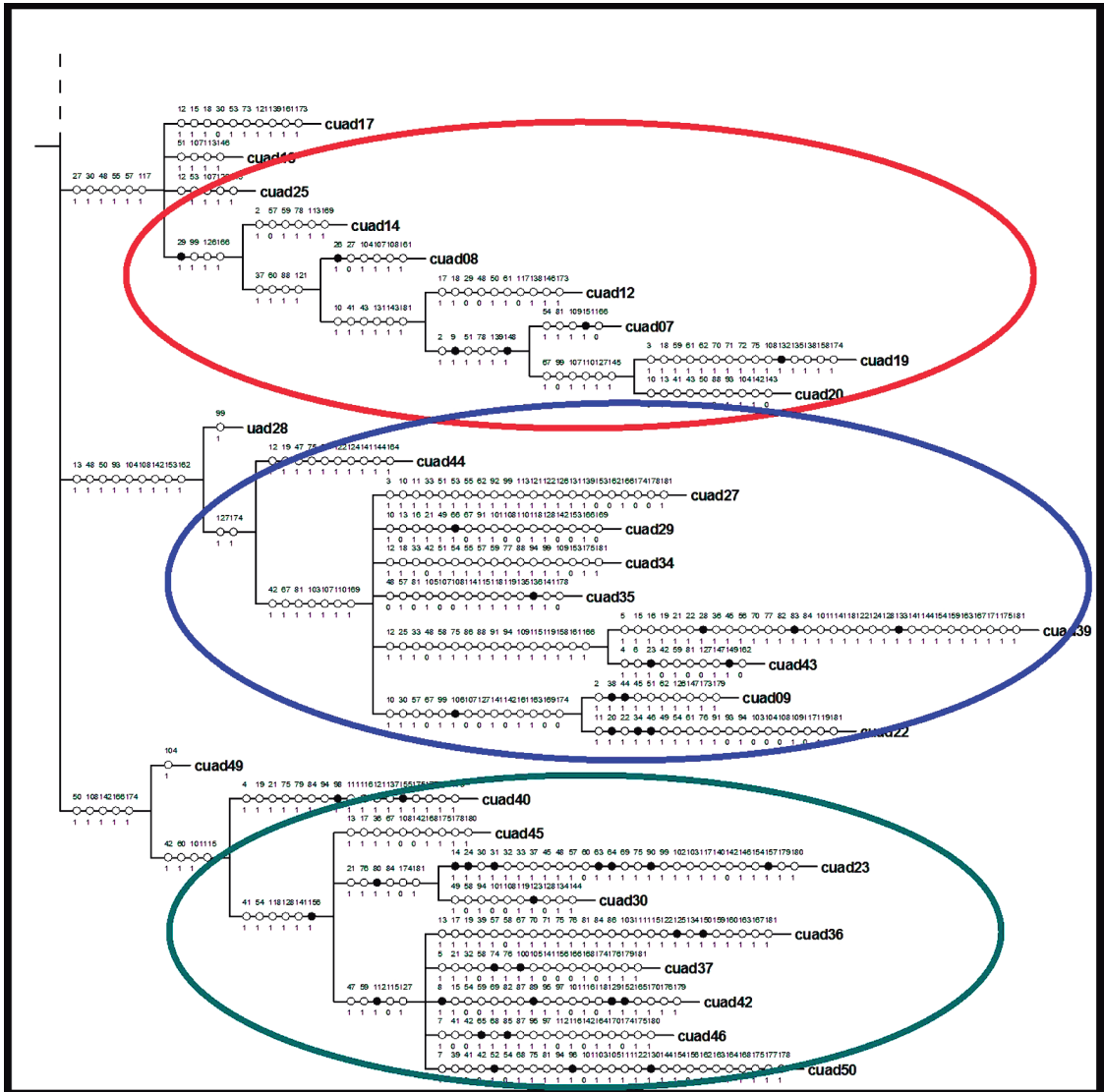


Figura 6. Detalle del árbol generado, en donde se ve a grandes rasgos una diferenciación entre la fauna del Chaco Húmedo (en azul) y del Chaco Seco (en rojo). En verde se muestra el grupo que soporta la fauna del Bosque Atlántico, destacándose la rama de la cuadrícula 23 que contiene los elementos del Cerrado, fuertemente ligada al Bosque Atlántico.

gran cantidad de especies, permanecen sin una raíz fija dentro del árbol, y por otro lado algunos taxones vinculan grupos dentro de los que se pueden reconocer faunas de distintos ambientes. Por ejemplo, *Homonota fasciata*, *Phyllopezus pollicaris*, *Teius teyou*, *Tropidurus etheridgei*, *Tropidurus spinulosus* y *Erythrolamprus poecilogyrus caesius* vinculan la rama correspondiente a la fauna del Chaco Seco. Sin embargo, existen poblaciones tanto de *Phyllo-*

pezus pollicaris como de *Teius teyou* al este del Río Paraguay. Como se mencionó en los resultados, dentro de este clado del Chaco Seco existe un grupo formado por las cuadrículas 15 y 26 (Fig. 5) que no contienen especies exclusivas y se encuentran bastante alejadas una de la otra en el mapa, por lo que queda demostrada su inconsistencia en cuanto al agrupamiento.

Las diferencias entre el Chaco Húmedo y Chaco Seco aparentan estar bastante bien defi-

nidas en el análisis generado. Con respecto a lo encontrado para el Bosque Atlántico del Alto Paraná, y Cerrado, se encuentran muy íntimamente relacionados entre sí, y un taxón agrupador en este caso es *Spilotes pullatus*. En el conjunto también se observan cuatro clados adicionales que surgen de la misma base, aunque ninguno soportado por sinapomorfías. El Cerrado (cuadrícula 23) por lo tanto, aparentemente es una confluencia de biomas, ya que sus relaciones con ambientes xéricos en Sudamérica fueron descritas por Prado y Gibbs (1993), mientras que por el contrario para algunos grupos taxonómicos parece ser un ambiente asociado evolutivamente al Bosque Atlántico. Aguiar y Melo (2007) establecen para ciertos grupos de himenópteros, al Cerrado como una encrucijada biótica debido a la mezcla de elementos de la diagonal árida conformada por Caatinga-Cerrado-Chaco, con los que se encuentran en la diagonal húmeda propuesta por estos autores formada por Amazonas-Cerrado-Bosque Atlántico.

CONCLUSIONES

Si bien se debe reunir mayor información para poder lograr un análisis más robusto, los resultados obtenidos hasta el momento permiten identificar la presencia de una herpetofauna del Chaco Seco, bien diferente de la herpetofauna del Chaco Húmedo (Fig. 6). Esto sugiere que la herpetofauna habría acompañado de algún modo la evolución histórica física y biótica de la región diferenciándose en ambas eco-regiones.

En la zona donde se encuentra ubicado el Pantanal, aparece una región de endemismos (constituida por *Iguana iguana* y *Dracaena paraguayensis*) pero fuertemente incluida en la fauna del Chaco Húmedo. Al este del país, se encuentran dos áreas de endemismos, una de ellas coincide con el Bosque Atlántico, y la otra se encuentra mezclada, sin estar resuelta, y el hecho más claro de la irresolución es que el Cerrado, si bien muestra componentes endémicos, está fuertemente ligado al Bosque Atlántico (Fig. 6).

Los datos que se tienen hasta el momento, no

son útiles para inferir relaciones entre las áreas analizadas. La irresolución de los árboles indica en cierta forma hacia dónde deben apuntar las nuevas estrategias de colecta y dónde deben concentrarse los esfuerzos de muestreo en el futuro. Queda demostrado que existen regiones —principalmente en la Región Oriental del país— donde la información es escasa o nula referente a su herpetofauna; y algunos taxones (como *Amphisbaena leeseri*, *Bachia bresslaui*, *Chironius flavolineatus* y *Erythrolamprus typhlus*) están evidentemente submuestreados.

AGRADECIMIENTOS

A Martha Motte (Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay), Melitta Meneghel (Colección Zoología Vertebrados, Facultad de Ciencias), Blanca Álvarez (Colección de Herpetología, Universidad Nacional del Nordeste), Hussam Zaher (Museo de Zoología, Universidade de São Paulo), Arnaldo Cabrera (Museo Ambiental Itaipú), Darrel Frost (American Museum of Natural History) y Steve Gotte (Colección de Herpetología, National Museum of Natural History) por permitir revisar las colecciones a su cargo. Este trabajo es parte de la tesis de Maestría “Reptiles de Paraguay: una aproximación al estudio de su diversidad y distribución geográfica” presentada en la Universidad de la República, Uruguay.

Agradecemos a Norman Scott (Investigador asociado, Smithsonian Institution), Francisco Brusquetti (Instituto de Investigación Biológica del Paraguay), Paul Smith (Fauna Paraguay), Alberto Yanosky (Asociación Guyra Paraguay) y Santiago Carreira (Serpentario, Instituto de Higiene, Hospital de Clínicas) por ayuda y sugerencias durante la preparación del MS de tesis. A Juan J. Morrone (Facultad de Ciencias, UNAM) por la ayuda con la matriz y la interpretación de los datos del árbol. También a Bolívar Garcete por sus sugerencias que ayudaron a mejorar el artículo. Finalmente, esta tesis fue realizada gracias al subsidio otorgado por la World Wildlife Fund, a través de su programa “Education for Nature Program” de Russell E. Train, quien

falleció el 17 de setiembre del 2012. Un eterno agradecimiento a esta persona que fomentó toda su vida a la educación para la conservación de la biodiversidad.

LITERATURA

- Aguiar, A.J.C. & G.A.R Melo. 2007. Systematics and biogeography of the bee genus *Paratetrapedias*. 1. (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini): cerrado as a composite area. *Darwiniana*, 45: 58-60.
- Amaral, A. do. 1933. Estudos sobre Lacertílios neotropicos. I. novos generos e especies de lagartos do Brasil. *Memorias do Instituto Butantan*, 7: 51-75.
- Antúnez, A. & A.L. Márquez. 1992. Las escalas en Biogeografía. *Monografías en Herpetología*, 2: 31-38.
- Antúnez, A. & M. Mendoza. 1992. Factores que determinan el área de distribución geográfica de las especies: conceptos, modelos y método de análisis. *Monografías en Herpetología*, 2: 51-72.
- Brown, J.H. & M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*, 2nd ed. Massachusetts. 691 pp.
- Brusquetti, F. & E.O. Lavilla. 2006. Lista comentada de los anfibios de Paraguay. *Cuadernos de Herpetología*, 20: 3-79.
- Cabrera, M.R. 2012. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the South American Chaco. *Herpetological Journal*, 22: 123-131.
- Cabrera, A.L. & A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. *Monografías de la OEA, serie biología*, N° 13. Washington, D. C. 117 pp.
- Cabrera, A. y Yepes, J. 1960. *Mamíferos Sudamericanos*. Buenos Aires, 347 pp.
- Cacciali, P. 2007. Diversidad de anfibios y reptiles en Paraguay. Pp. 109-117 *en*: Salas-Dueñas, D. y Facetti, J.F. (Editores.). *Biodiversidad del Paraguay, Una aproximación a sus realidades*. Fundación Moisés Bertoni, Asunción, Paraguay.
- Cacciali, P. 2011. Reptiles de Paraguay: una aproximación al estudio de su diversidad y distribución geográfica. Tesis Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo. 393 pp.
- Cacciali, P., D. Espínola, S. Centrón Viñales, I. Gauto Espínola & H. Cabral. 2011. Squamata, Serpentes, *Micrurus silviae* Di-Bernardo, Borges-Martins and Silva, 2007: Presence confirmation in Paraguay. *Check List*, 7: 809-810.
- Cambiar a: Cacciali, P., N. Scott, A.L. Aquino, L. Fitzgerald & P. Smith. En prensa. The Reptiles of Paraguay: Literature, Distribution, and an Annotated Taxonomic Checklist. *Special Publications of the Museum of Southwestern Biology*.
- Cacciali, P., P. Smith, A. Källberg, H. Pheasey & K. Atkinson. 2013. Reptilia, Squamata, Serpentes, *Lygophis paucidens* Hoge, 1952: First records for Paraguay. *Check List*, 9: 131-132.
- Ceballos, G. & Simonetti, J.A. 2002. Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales. México, D.F., 582 pp.
- Collard, M. & B. Wood. 2001. Homoplasy and the early hominid masticatory system: inferences from analysis of extant hominids and papionins. *Journal of Human Evolution*, 41: 167-194.
- Cox, C.B. 2001. The biogeographical regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28: 511-523.
- Del Castillo, H. & R. Clay. 2005. *Atlas de las Aves del Paraguay*. Asunción. 212 pp.
- Dinerstein, E., D. Olson, D. Graham, A. Webster, S. Primm, M. Bookbinder & G. Ledec. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe. Washington, D.C. 135 pp.
- ENPAB. 2003. *Estrategia Nacional y Plan de acción para la conservación de la biodiversidad del Paraguay*. Asunción. 110 pp.
- Espinosa, D., J.J. Morrone, J. Llorente & O. Flores. 2002. Introducción al análisis

- de patrones en biogeografía histórica. México, D. F. 133 pp.
- Farris, J.S. 1989. The retention index and homoplasy excess. *Systematic Zoology*, 38: 406-407.
- Gill Morlis, W., D. Mandelburger & M. Medina. 1998. Peces. Pp. 32-33. *In: Areco, F., O. Romero & A. Yanosky. (Eds.), Fauna Amenazada del Paraguay.* Ministerio de Agricultura y Ganadería/Subsecretaría de Estado de Recursos Naturales y Medio Ambiente. Fundación Moisés Bertoni-USAID, Asunción.
- Giller, P. & J. Gee. 1987. The analysis of community organization: the influence of equilibrium, scale and terminology. Pp. 519-542. *In: Gee, J. & P. Giller. (Eds.), Organization of communities, past and present.* Blackwell Science Publications, Oxford.
- Keel, S., A. Gentry & L. Spinzi. 1993. Using vegetation analysis to facilitate the selection of conservation sites in eastern Paraguay. *Conservation Biology*, 7: 66-75.
- Kluge, A.G. & J.S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32.
- Lopretto, E.C. & J.J. Morrone. 1998. Anaspida-cea, Bathynellacea (Syncarida), generalized tracks, and the biogeographical relationships of South America. *Zoologica Scripta*, 27: 311-318.
- Mello-Leitaõ, C. de. 1938. Estudio monográfico de los Proscópidos. *Revista del Museo de La Plata*, 8: 279-449.
- Mello-Leitaõ, C. de. 1939. Les arachnides et la zoogéographie de l'Argentine. *Physis*, 18: 601-630.
- Mello-Leitaõ, C. de. 1943. Los alacranes y la zoogeografía sudamericana. *Revista Argentina de Zoogeografía*, 2: 125-131.
- Mereles, F. 2007. La diversidad vegetal en el Paraguay. Pp. 89-105. *In: Salas-Dueñas, D. y J.F. Facetti (Eds.), Biodiversidad del Paraguay, Una aproximación a sus realidades.* Fundación Moisés Bertoni, Asunción, Paraguay.
- Morales, M. 2007. Diversidad de Mamíferos en Paraguay. Pp. 133-149. *In: Salas-Dueñas, D. & J.F. Facetti (Eds.), Biodiversidad del Paraguay, Una aproximación a sus realidades.* Fundación Moisés Bertoni, Asunción, Paraguay.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43: 438-441.
- Morrone, J.J. 1996. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae, and Caridae). *Journal of Comparative Zoology*, 1: 123-127.
- Morrone, J.J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, 75: 1-16.
- Morrone, J.J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis. SEA, Zaragoza. 150 pp.
- Oakley, L.J. & D.E. Prado. 2011. El dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales y la presencia del Arco Pleistocénico en la República del Paraguay. *Rojasiana*, 10: 55-75.
- Pérez, P., N. de la Sancha & P. Cacciali. 2009. Descripción de una nueva especie de *Typhlops* (Serpentes: Typhlopidae) de Paraguay. II Jornada de Jóvenes Investigadores de FaCEN. Asunción, Paraguay.
- Peters, J.A. & R. Donoso-Barros. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata, Part. II; Lizards and Amphisbaenians. *Bulletin of United States National Museum*, 297: 1-293.
- Prado, D.E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *V. Candollea*, 48: 145-172.
- Prado, D.E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A re-

- definition contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48: 615-629.
- Prado, D.E. 2000. Seasonally Dry Forests of Tropical South America: From forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinbourg Journal of Botany*, 57: 437-461.
- Prado, D.E. & P.E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 902-927.
- Ree, R.H. & M.J. Donoghue. 1998. Step matrices and the interpretation of homoplasy. *Systematic Biology*, 47: 582-588.
- Sanmartín, I. & F. Ronquist. 2004. Southern Hemisphere Biogeography Inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, 53: 216-243.
- Santos, A.P. 2009. Revisão taxonômica do grupo de *Taeniophallus occipitalis* e o relacionamento filogenético da tribo Echinantherini (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae). Tese de Doutorado. Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Rio Grande do Sul. 247 pp.
- Sclater, P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of Linnean Society*, 2: 130-145.
- Sclater, W.L. & P.L. Sclater. 1899. *The Geography of Mammals*. Londres. 338 pp.
- Shannon, R.C. 1927. Contribución a los estudios de las zonas biológicas de la República Argentina. *Revista de la Sociedad de Entomología Argentina*, 4: 1-14.
- Smith, P., N. Scott, P. Cacciali, K. Atkinson & H. Pheasey. 2013. Confirmation of the presence of *Philodryas nattereri* Steindachner, 1870, in Paraguay. *Herpetozoa*, 26: 91-94.
- Spichiger, R., R. Palese, A. Chautems & L. Ramella. 1995. Origin, affinities and diversity hot spots of the Paraguayan dendrofloras. *Candollea*, 50: 515-537.

ANEXO 1**Localidades situadas en las cuadrículas de grado por grado:**

Cuad. 02: Mayor Pablo Lagerenza.

Cuad. 03: Estancia Campo Grande.

Cuad. 04: Estancia Cerrito, Estancia Chovoreca, Estancia Punto Alto, Fortín Patria, Guyra Toro, Kambá Aká, Río Negro.

Cuad. 05: Sargento Ramírez.

Cuad. 06: Establecimiento Ko'e Pyahu, Fortín Pikyrendá, Ñu Guazú, Parque Cué.

Cuad. 07: Cerro León, Misión Nueva Tribu, Parque Nacional Defensores del Chaco.

Cuad. 08: Agua Dulce, Fortín Madrejón, Mojón 54.

Cuad. 09: Bahía Negra, Colonia Potrerito, Estancia Carmelo Peralta, Estancia Doña Julia, Estancia Inmaculada Concepción, Puerto 14 de Mayo, Puerto Caballo, Puerto Esperanza, Puerto Ramos, Reserva Pantanal Paraguayo.

Cuad. 10: Puerto Leda.

Cuad. 12: COPAGRO, Estancia Piro'y, Parque Nacional Teniente Enciso, Ruta IX, Km 600, Ruta IX, Km 650, Ruta IX, Km 700.

Cuad. 13: Agua Linda, Fortín Américo Picco, Ruta IX, Km 550, Teniente Ochoa.

Cuad. 14: Comunidad Ayoreo Jesudi, Estancia Tres Marías, Laguna León.

Cuad. 15: Cerro 7 Cabezas, General Díaz.

Cuad. 16: Fuerte Olimpo, Parra Cué, San Carlos.

Cuad. 17: Buena Vista, Cañada 1000, Fortín Guachalla, Lomita, Pedro P. Peña, Pozo Hondo.

Cuad. 18: Cruce 10 y Ayala, Estancia Jabalí, Estancia Mbutú Retã, Fortín Prats Gill.

Cuad. 19: Colonia Campo Alegre, Estancia Iparoma, Estancia La Buena Esperanza, Estancia Santa Ma. de los 12 Apóstoles, Filadelfia, Fortín Toledo, Gran Siete, Laguna Negra, Mariscal Estigarribia, Neuland, Ruta IX, Km 450, Ruta IX, Km 500.

Cuad. 20: Campo Loro, Colonia Fernheim, Cruce Boquerón, Cruce Los Pioneros, Estación Experimental Chaco Central, Estancia Calai, Estancia La Victoria, Estancia Palo Santo, Estancia San Juan, Laguna Capitán, Laguna Fortín Teniente, Laguna Porã, Loma Plata, Parque Trébol, Reserva Indígena Casanillo, Ruta IX, Km 400, Teniente Montanía, Tunucojai.

Cuad. 21: Estancia Campo Verde, Estancia Santa Elisa, Estancia Tuparendá.

Cuad. 22: Antevi Cué, Colonia Risso, Estancia Centurión, Estancia Garay Cué, Estancia San Fernando, Parque Nacional Serranía San Luis, Puerto Casado, Puerto Fonciere, Puerto Max, Rancho Z, Río Apa, San Lázaro, Vallemí.

Cuad. 23: Arroyo Capitigio, Bella Vista, Estancia San Juan, Parque Nacional Cerro Corá, Yby Jaú.

Cuad. 24: Estancia Guavirá Poty, Pedro Juan Caballero.

Cuad. 25: Estancia La Gama.

Cuad. 26: Estancia Josefina, Estancia Toro Mocho, Fortín General Díaz, Fortín Tte. Cnel. Miguel A. Ramos, Hacienda Tinfunqué, Parque Nacional Tinfunqué, Vicariato Apostólico del Pilcomayo.

Cuad. 27: Estancia El Tejano, Estancia Juan de Zalazar, Estancia Nanawa, Estancia Sammaklay, Paratodo, Rancho Carandá, Rancho Quemado, Ruta IX, Km 350.

- Cuad. 28:** Estancia Santa Catalina, Loma Verde, Maktlawaya, Pozo Colorado, Ruta IX, Km 250, Ruta IX, Km 300.
- Cuad. 29:** Concepción, Estancia Bella Vista, Estancia Loma Porã, Estancia Pedernal, Estancia Tarumá, Loreto, Peguahjo, Riacho Negro, Ybapobó.
- Cuad. 30:** Carumbé, Colonia Nueva Germania, Colonia Río Verde, Colonia Tacuarita, Colonia Yaguareté Forest, Cororó, Estancia Cerrito, Horqueta, Lima, Paso Barreto.
- Cuad. 31:** Capitán Bado, Carapá, Colonia Ybycui, Estancia Paicuará, Ñandurocai.
- Cuad. 33:** Fortín Caballero.
- Cuad. 34:** Estancia La Golondrina, Estancia Pozo Azul, General Bruguez, Ruta IX, Km 150, Ruta IX, Km 200, Tacuara.
- Cuad. 35:** 25 Leguas, Antequera, Benjamín Aceval, Cerrito, Estancia La Rural, Estancia Villa Rey, Puerto Rosario, Rosario, Ruta IX, Km 100.
- Cuad. 36:** 25 de Diciembre, Colonia Primavera, Jejui, Juan Ramón Chávez, Mbutuy, Río Aguara'í Guazú.
- Cuad. 37:** Colonia Mboi Yaguá, Curuguaty, Estancia Gimenez, Estancia Golondrina, Estancia Rama III, Itaquyry, Lagunita, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, Santa Rosa, Villa Aché, Ygatimí.
- Cuad. 38:** Catueté, Limoy, Refugio Mbaracayú.
- Cuad. 39:** Acahay, Altos, Areguá, Arroyos y Esteros, Asunción, Bahía de Asunción, Caacupé, Capiatá, Cerro Acahay, Cerro Patiño, Cerro Pedregal, Cerro Yaguarón, Chaco'í, Chololó, Colonia Thompson, Colonia Tte. Fariña, Guarambaré, Jardín Botánico, Lago Ypacaraí, Lago Ypoa, Lambare, Loma Pytã, Luque, Mariano R. Alonso, Matiauda, Nueva Italia, Piquete Cué, Piribebuy, Puente Remanso, San Antonio, San Bernardino, Surubi'y, Tobatí, Trinidad, Villa Hayes, Villeta, Yaguarón, Ypacaraí.
- Cuad. 40:** Balneario Ybyturuzú, Beato R. González de Santa Cruz, Caballero, Colonia Walter Insfrán, Compañía Apyraguá, Coronel Oviedo, Estancia Saladillo, Estancia San Ignacio, Estancia Sombrero, Itacurubi de la Cordillera, Parque Nacional Ybyturuzú, Pira Retã, Sapucaí, Tebicuary, Villarrica, Yhacá.
- Cuad. 41:** Campo 9, Colonia Caacupé, Colonia J. Domingo Ocampos, Estancia La Golondrina.
- Cuad. 42:** Centro Ambiental Itaipú, Centro Forestal Alto Paraná, Ciudad del Este, Distrito Presidente Franco, Hernandarias, Itabó, Monday, Puerto Bertoni, Refugio Biológico Pikyry, Río Acaray, Tatí Yupi, Vivero Itaipú.
- Cuad. 43:** Caí Mboca, Estancia Yacare, Estero Mburica, Guazú Cuá, Paso Lengá, Pilar, Puerto Arara'a, Puerto Naranjo, Tacuara.
- Cuad. 44:** Caapucú, Estancia Purity, Estancia San Antonio, Laguna Verá, Paraje Mbocaya Sapucaí, San Ignacio, San Juan Bautista, Villa Florida, Villa Oliva.
- Cuad. 45:** Coronel Barrientos, Mbuyapey, Parque Nacional Ybycui.
- Cuad. 46:** Alto Verá, Arroyo Pirapó, Colonia Tarumá, Estancia Cuatro Puentes, Estancia San Isidro, Estancia Yacaré, Kangüery, María Auxiliadora, Nueva Gambach, Parabel, Parque Nacional Caaguazú, Parque Nacional San Rafael, Pirapó, San Carlos, San Pedro mi, Tavai, Triunfo, Yataity.
- Cuad. 48:** Curupaity, Estancia San José, Estero Cambá, General Díaz.
- Cuad. 49:** Curuzú Abá, Potrero Esteche, Villalbín, Yabebyry.
- Cuad. 50:** Ayolas, Corateí, Estancia Santa Ana, Estancia Sarandy, Isla Cururú, Isla Modesto, Isla Paloma, Isla Talavera, Isla Yacyretá, Isla Ybycui, San Antonio, Santiago, Villa Permanente.
- Cuad. 51:** Encarnación, El Tirol.

Matriz de datos de distribución de reptiles en Paraguay (continuación)

	TOTAL	1	3	2	11	1	7	37	20	34	2	27	9	16	12	7	14	11	53	34	7	34	47	6	12	15	39	
181	<i>C.durissus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
180	<i>B.pauloensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
179	<i>B.moojeni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
178	<i>B.mattogrossensis</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
177	<i>B.jararacussu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
176	<i>B.jararaca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
175	<i>B.diporus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
174	<i>B.alternatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
173	<i>M.pyrrhocryptus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
172	<i>M.lemniscatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
171	<i>M.frontalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
170	<i>M.corallinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
169	<i>M.baliocoryphus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
168	<i>M.altirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
167	<i>X.undulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
166	<i>X.merremi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
165	<i>T.dorsatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
164	<i>T.strigatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
163	<i>T.lanei</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
162	<i>T.hypoconia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
161	<i>T.chaquensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Eliminadas: cuad11, cuad32 y cuad47.

Matriz de datos de distribución de reptiles en Paraguay (final)

		TOTAL	13	26	27	13	1	37	26	53	30	4	70	29	4	36	37	22	27	34	9	8	45	5	1017
181		<i>C.durissus</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	13
180		<i>B.pauloensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4
179		<i>B.moojeni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7
178		<i>B.mattogrossensis</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	18	18
177		<i>B.jararacussu</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	3
176		<i>B.jararaca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	2
175		<i>B.diporus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	8	8
174		<i>B.alternatus</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	13	13
173		<i>M.pyrrhocryptus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
172		<i>M.lemniscatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
171		<i>M.frontalis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	6	6
170		<i>M.corallinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	2
169		<i>M.baliocoryphus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	6	6
168		<i>M.altirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	4	4
167		<i>X.undulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
166		<i>X.merremi</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	18	18
165		<i>T.dorsatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2
164		<i>T.strigatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	4
163		<i>T.lanei</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	6
162		<i>T.hypoconia</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9
161		<i>T.chaquensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7
	cuad28																								
	cuad29																								
	cuad30																								
	cuad31																								
	cuad33																								
	cuad34																								
	cuad35																								
	cuad36																								
	cuad37																								
	cuad38																								
	cuad39																								
	cuad40																								
	cuad41																								
	cuad42																								
	cuad43																								
	cuad44																								
	cuad45																								
	cuad46																								
	cuad48																								
	cuad49																								
	cuad50																								
	cuad51																								
	TOTAL		7	9	6	4	2	18	2	4	6	2	4	6	2	6	1	3	13	8	2	3	18	7	1017

Eliminadas: cuad11, cuad32 y cuad47.