

Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Tesina de Grado para optar por el título de Biólogo

Lagartos del Chaco:
*riqueza, diversidad funcional y filogenética y
estructura filogenética*

Tesista: Haro, María Candelaria

Firma:

Director: Dr. Pelegrin, Nicolás

Firma:

Co-director: Dr. Naretto, Sergio

Firma:

2023

Tesina de Grado para optar por el título de Biólogo

Lagartos del Chaco: riqueza, diversidad funcional y filogenética y
estructura filogenética

Alumna: Haro, María Candelaria

Director: Pelegrin, Nicolás

Co-director: Naretto, Sergio

Tribunal Examinador

Nombre y Apellido: **Firma:**

Nombre y Apellido: **Firma:**

Nombre y Apellido: **Firma:**

Calificación:

Fecha:

Agradecimientos

A Nico por darme la posibilidad y la confianza para llevar a cabo este proyecto, estando presente y a disposición en todo momento, pero sobre todo por la buena onda y el apoyo constante.

A Sergio por ser parte del equipo y por la buena predisposición para todo desde un principio.

A los chicos del Laboratorio de Ecología y Conservación de la Herpetofauna por la buena onda y los momentos compartidos.

A mi Madre por ser mi compañera, amiga, cómplice y mi mayor sostén desde siempre. A mi papá por estar siempre y enseñarme a apreciar las pequeñas cosas de la vida. A mis hermanos y mi cuñadito, por estar siempre para sacarme una sonrisa o acompañarme en los momentos más difíciles. A mi Titi por ser mi mayor alegría, el mejor compañero y el motorcito de cada día. A mi Madrina por ser la maestra más contenedora y alegre, y mi gran ejemplo. A mi Estrellita por ser mi guía y a mis pequeños guardianes. A mis compañeros de 4 patas, por su eterna compañía y su cariño infinito. A toda la familia por acompañar todo el proceso y por el apoyo incondicional.

A mis hermanitas del corazón, Sofi y Leo, por todo lo compartido, por el apoyo, por las comidas (con excusas académicas) que resultaron en nuestras mejores charlas. A mis amigas universitarias Belu, Lu, Vicky, Bety y Naty por las anécdotas, la compañía, y por hacer las clases, los viajes, y las cenas más divertidas.

Por último, quiero agradecer a la Universidad Nacional de Córdoba, especialmente a la Escuela de Biología, por darme la posibilidad de formarme con la esperanza de un futuro mejor y por permitirme el crecimiento académico y personal.

ÍNDICE

Resumen	5
Introducción	6
Materiales y métodos	
Área de estudio	12
Obtención de datos	13
Análisis de datos	14
Resultados	
Lista actualizada de lagartos del Chaco y Diversidad Taxonómica	16
Diversidad filogenética y funcional, y estructura filogenética	25
Discusión	
Composición y distribución de lagartos del Chaco	28
Diversidad de lagartos	28
Consideraciones finales	30
Referencias bibliográficas	32
Anexo de Figuras	
Amphisbaenidae (A1-A2-A3)	44
Diploglossidae (A4)	47
Gekkonidae (A5)	48
Gymnophthalmidae (A6)	49
Leiosauridae (A7)	50
Liolaemidae (A8)	51
Phyllodactylidae (A9-A10)	52
Polychrotidae (A11)	54
Scincidae (A12)	55
Teiidae (A13-A14-A15-A16)	56
Tropiduridae (A17-A18-A19)	60

Título: Lagartos del Chaco: riqueza, diversidad funcional y filogenética y estructura filogenética

RESUMEN

La ecorregión del Chaco se encuentra en el extremo sur de un corredor denominado “diagonal de formaciones abiertas” de América del Sur y está constituido por un mosaico de ambientes muy diferentes que permite una gran riqueza de especies. Se estima que esta región alberga aproximadamente 120 especies de reptiles. Sin embargo, la última lista formal de lagartos del Chaco fue publicada en 1979 y contaba solo con 20 especies. En este trabajo, nos propusimos conocer la identidad y el número de especies, determinar la diversidad funcional y filogenética, y analizar la estructura filogenética de la comunidad, con el propósito de identificar qué procesos podrían estar influenciando la composición y la distribución de las especies. Para esto realizamos una exhaustiva búsqueda bibliográfica de las especies y su distribución, y calculamos índice de diversidad funcional y filogenética e índices del taxón más cercano y de parentesco neto, y por último analizamos la correlación entre la co-ocurrencia de especies y la distancia filogenética. Obtuvimos 4403 registros de un total de 63 especies de lagartos en la región, siendo el Chaco Semiárido y Húmedo los que presentan los mayores valores de diversidad taxonómica, funcional y filogenética, en donde el azar parece ser el componente más importante en la distribución de las especies. En cuanto a la estructura filogenética de la comunidad chaqueña, hallamos también un patrón aleatorio. Estos resultados son un gran punto de partida a la hora de encarar trabajos de conservación en la región chaqueña que se encuentra asediada por numerosos problemas ambientales.

Palabras claves: Chaco – lagartos – riqueza – diversidad – estructura filogenética

ABSTRACT

The Chaco ecoregion is located at the southern end of a corridor known as the “diagonal of open formations” in South America and is made up of a mosaic of very different environments that provide a great richness of species. It is estimated that this region is home for approximately 120 species of reptiles. However, the last list of lizards from the Chaco was published in 1979 and only included 20 species. In this work, we set out to know the identity and the number of species, to determine the functional and phylogenetic diversity, and to analyze the phylogenetic structure of the community, with the purpose of identifying which processes could be influencing the composition and distribution of the species. To do this, we carried out an exhaustive literature search of the species and their distribution, and we calculated the index of functional and phylogenetic diversity and indexes of the closest taxon and net parentage, and finally we analyzed the correlation between the co-occurrence of species and the phylogenetic distance. We obtained 4403 records of a total of 63 species of lizards in the region, with the Semi-arid and Humid Chaco showing the highest values of taxonomic, functional and phylogenetic diversity, where chance seems to be the most important factor in the distribution of the species. As for the phylogenetic structure of the Chaco community, we also have a random pattern. These results are a valuable starting point for conservation efforts in the Chaco region that is threatened by several environmental changes.

Keywords: Chaco – lizards – richness – diversity – phylogenetic structure

INTRODUCCIÓN

Cuando hablamos de biodiversidad hacemos referencia a la gran variedad de formas de vida del planeta, incluyendo desde genes, hasta especies y ecosistemas (Faith, 1992; Faith *et al.*, 2006). A pesar de que los estudios sobre la biodiversidad están en continuo crecimiento y desarrollo desde hace décadas, aún continuamos perdiéndola (Matteucci, 2011). Las acciones humanas han generado una crisis en la biodiversidad incrementando la tasa de extinción de las especies (Brooks *et al.*, 2006; Ceballos *et al.*, 2011; Hernández-Ruedas *et al.*, 2019). En particular, los anfibios y reptiles están disminuyendo a nivel mundial, debido a diversos factores, entre los que se destacan la pérdida y degradación del hábitat, la introducción de especies invasoras, la contaminación ambiental, las enfermedades, el uso insostenible y el cambio climático global (Gibbons *et al.*, 2000). Específicamente, el Gran Chaco Sudamericano, no cuenta con una lista actualizada de su herpetofauna y se desconoce en gran medida el estado de conservación de la misma. Dado que la biodiversidad es un concepto muy amplio y complejo, es que se han desarrollado diversos métodos para estimarla y cuantificarla a lo largo del tiempo. Tradicionalmente, solo se analizaba la riqueza y composición de especies, en la cual todas son consideradas ecológicamente equivalentes, sin tener en cuenta los diferentes roles o funciones que cumple cada una de ellas en la comunidad (Brooks *et al.*, 2006; Devictor *et al.*, 2010; Hurtado Aragüés, 2019).

Además de conocer la identidad y el número de especies (diversidad taxonómica – TD), es necesario tener en cuenta otros aspectos de la diversidad para identificar diferentes procesos que determinan la riqueza de especies y el funcionamiento del ecosistema (Eguiarte *et al.*, 1999; Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Safi *et al.*, 2011). Es así que surgen nuevas aproximaciones sobre la diversidad como la diversidad funcional (FD) y la diversidad filogenética (PD), que nos permiten explicar mejor el funcionamiento del ecosistema, teniendo en cuenta la multiplicidad de rasgos y la historia evolutiva de los organismos que componen una determinada comunidad (Devictor *et al.*, 2010).

La diversidad funcional tiene en cuenta la variedad de rasgos particulares de las especies que componen una comunidad, ya sean morfológicos, fisiológicos o ecológicos (Gómez-Ortiz *et al.*, 2019; Hurtado Aragüés, 2019; Petchey *et al.*, 2006). Estos rasgos determinan dónde, cómo y con quién vive o puede vivir cada una de las especies consideradas (Cadotte *et al.*, 2011), y proporcionan información sobre la diversidad de adaptaciones, como indicador de cómo interactúan los organismos con el ecosistema

(Fenker *et al.*, 2020). Así, el número de roles funcionalmente diferentes dentro de un ecosistema, puede ser un determinante más fuerte de los procesos del ecosistema que el número total de especies (Tilman *et al.*, 1997). Podemos decir entonces que la diversidad funcional busca cuantificar las similitudes y diferencias fenotípicas y/o ecológicas de las especies. Ecosistemas con una mayor diversidad funcional presentarían una mayor estabilidad, ya que la presencia de múltiples rasgos funcionales pueden ayudar a los ecosistemas a amortiguar la variación abiótica (Cadotte *et al.*, 2011).

La diversidad filogenética es una dimensión de la biodiversidad que expresa las relaciones evolutivas entre los taxones de una comunidad y que refleja la diversidad de características que estos poseen (Faith, 1992; Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Winter *et al.*, 2013). Una de las métricas más utilizadas es definida como la suma de las longitudes de las ramas que conecta a un conjunto de taxones dentro de un árbol filogenético. Esto se basa en que mientras más historia evolutiva se representa, mayor es la variedad de rasgos o características que los organismos poseen y por lo tanto un valor alto de PD se interpreta como un valor alto de diversidad de características evolutivas (Faith *et al.*, 2010; Hernández-Ruedas *et al.*, 2019). Esta medida de la diversidad permite establecer prioridades a la hora de conservar, ya que busca maximizar la variedad de rasgos de los organismos (Eguiarte *et al.*, 1999; Faith, 1992). Por ejemplo, si tenemos dos taxa amenazados, uno emparentado a especies comunes y de amplia distribución y otro no emparentado a especies vivientes, busca priorizarse la forma filogenéticamente más distinta, asignándosele un valor diferencial dada su rareza filogenética (Eguiarte *et al.*, 1999).

En cuanto a los patrones de diversidad a nivel global, no están del todo claros ya que dos comunidades con igual riqueza (o diversidad taxonómica) pueden estar compuestas por especies con historias filogenéticas muy diferentes. De la misma forma, puede haber un desacople entre la FD y PD, si por ejemplo algunos rasgos funcionales están sujetos a algún tipo de selección o si hay fuertes interacciones competitivas dentro de ciertos linajes. Por eso es de suma importancia analizar cada uno de los componentes y sus interacciones, a fin de comprender la estructura, composición y dinámica de las comunidades (Devictor *et al.*, 2010; Webb *et al.*, 2002). A su vez, estos patrones pueden verse afectados si se incluyen variables ambientales en los análisis. Por ejemplo, en mamíferos, se observó que la PD aumenta en relación a la TD conforme aumenta la temperatura media anual, mientras que disminuye la FD conforme disminuye la estacionalidad, sugiriendo que en los trópicos encontraríamos un déficit de FD (Safi *et al.*, 2011).

Los esfuerzos de conservación priorizan la historia evolutiva porque las comparaciones filogenéticas han revelado que la pérdida actual de especies causada por el hombre no es aleatoria sino taxonómicamente selectiva, que el riesgo de extinción está agrupado y que los taxones con pocos parientes cercanos son más propensos a la extinción (Collen *et al.*, 2011). Si bien se encontró en mamíferos y aves, Tonini *et al.* (2016), corroboró que en los reptiles también se cumple el hecho de que el riesgo de extinción esté agrupado, es decir que los escamados propensos a la extinción están más estrechamente relacionados de lo esperado por azar. Posteriormente, Gumbs *et al.* (2020) menciona que en reptiles, la PD es mucho más vulnerable frente a las acciones antrópicas, ya que los sitios que presentan valores más altos de PD son los más afectados por la presión humana, principalmente en zonas áridas y semiáridas.

El uso de la PD para evaluar el funcionamiento del ecosistema, se basa en que una comunidad con taxones distantes entre sí, tendrá una mayor amplitud de rasgos funcionales, por lo que la pérdida de especies evolutivamente diferentes llevará a la pérdida inevitable de funciones en el ecosistema (Hernández-Ruedas *et al.*, 2019; Winter *et al.*, 2013). Desde la biología de la conservación, tanto la FD como la PD fueron defendidas como facetas muy importantes de la diversidad, ya que garantizan la provisión de bienes y servicios, y porque representan la historia evolutiva de los organismos de interés (Devictor *et al.*, 2010).

En un intento por caracterizar aún más la distribución de especies de una comunidad dentro de una filogenia, Webb desarrollo métricas que utilizan la distancia media de la longitud de las ramas entre taxones, que son el Índice de Parentesco Neto (NRI) y el Índice de Taxón más Cercano (NTI). El primero, NRI, es una medida estandarizada de la distancia filogenética media por pares de taxones de una muestra, en relación con la filogenia de la comunidad, cuantificando el grado de relación o no relación en dicha muestra. El NTI es una medida estandarizada de la distancia filogenética de cada taxón al taxón más cercano dentro de la muestra, cuantificando la extensión del agrupamiento. Tanto en NRI como el NTI son positivos cuando se produce agrupamiento filogenético de especies, es decir cuando las especies que componen la comunidad están cercanamente relacionadas; y son negativos cuando hay sobredispersión en donde las especies de la comunidad están lejanamente relacionadas (Webb *et al.*, 2002). Otra forma de medir la estructura de la comunidad, filogenéticamente hablando, es determinar si hay una correlación significativa entre la distancia filogenética de los pares de taxones y su grado de coexistencia dentro de la región en estudio (Cavender-Bares *et al.*, 2004).

La importancia de conocer el patrón de distribución filogenética de las especies en una comunidad, es que reflejan ciertos mecanismos que hacen posible o no la coexistencia de determinadas especies dentro de dicha comunidad (Webb *et al.*, 2002), al igual que los patrones entre FD y PD. El conservadurismo de nicho, supone que especies cercanamente emparentadas son más similares, en cuanto a requerimientos ecológicos y rasgos, que aquellas especies lejanamente emparentadas. Teniendo esto en cuenta, podemos pensar que las comunidades que estén compuestas por especies de parentesco lejano, es decir que tengan requerimientos y rasgos diferentes, son comunidades en las que prevalece la competencia interespecífica como mecanismo principal de ensamblaje (sobredispersión); mientras que si la comunidad está compuesta por especies cercanas, es decir que tienen requerimientos y rasgos similares, la fuerza que prevalecería estaría dada por las condiciones ambientales que favorecerían la coexistencia de dichas especies (agrupamiento). Hay un tercer patrón posible, aleatorio, que se puede presentar cuando ambas fuerzas (competencia y condiciones ambientales) tienen igual preponderancia, o cuando la comunidad se ensambla aleatoriamente (Coppi *et al.*, 2019; Velásquez-Puentes *et al.*, 2016; Webb *et al.*, 2002).

El Gran Chaco Sudamericano se encuentra en el extremo sur de un corredor denominado “diagonal de formaciones abiertas” de América del Sur (Almeida., 2011; Bucher, 1982; Vanzolini, 1974). Su extensión alcanza los 1.066.000 Km², y ocupa territorio de cuatro países: Argentina (62,19%), Paraguay (25,43%), Bolivia (11,61%) y Brasil (0,77%) (Arce Viveros, 2021; The Nature Conservancy (TNC) *et al.*, 2005). Está constituido por un mosaico de ambientes, tales como bosques, arbustales, pastizales, esteros y sabanas secas e inundables. Esta gran diversidad de ambientes produce una región muy heterogénea en cuanto a su fisonomía y ecología, que se traduce en una alta riqueza de especies (The Nature Conservancy (TNC) *et al.*, 2005). El clima es continental, con precipitaciones que decrecen hacia el oeste y hacia el sur, con inviernos moderados y veranos cálidos. Toda la región chaqueña presenta, no solo una gran amplitud térmica diaria, sino también una fuerte variación estacional, con inviernos fríos y secos, y veranos cálidos y húmedos. Esta estacionalidad, sumada a los gradientes de precipitación, generan una estacionalidad muy marcada hacia el oeste que va disminuyendo hacia el este (Bucher, 1982; Maldonado *et al.*, 2006). Desde hace más de un siglo, el Chaco se ha visto sometido a un drástico cambio de uso de suelo, generando la pérdida de bosques principalmente por deforestación, ya sea para la implementación de la agricultura a gran escala o para la ganadería extensiva (Cardozo *et al.*, 2013). Debido a esto, la región enfrenta una pérdida

sostenida de su patrimonio natural a causa del uso no planificado de los recursos (Cardozo *et al.*, 2013; Hoyos *et al.*, 2013; Maldonado *et al.*, 2006; Navarro, 2020; The Nature Conservancy (TNC) *et al.*, 2005). Sin duda, estas modificaciones han causado la fragmentación de los bosques, disminuyendo la diversidad biológica de la región (Cebollada Pütz *et al.*, 2012; Pelegrin *et al.*, 2012; The Nature Conservancy (TNC) *et al.*, 2005).

En la actualidad, el conocimiento sobre la herpetofauna del Chaco es limitado. Existen algunos listados parciales de especies de determinadas regiones del Chaco (Abdala *et al.*, 2004; Leynaud *et al.*, 2006; Peñaranda *et al.*, 2015; Prado *et al.*, 2015; Souza *et al.*, 2016); listados completos de las especies que se encuentran en diferentes países que conforman esta ecorregión (Avila *et al.*, 2013; Koslowsky, 1898); algunos listados que, además, exponen el estado de conservación de las especies (Abdala *et al.*, 2012; Motte *et al.*, 2009); y otros estudios que consideran la filogenia de una de las familias que se encuentran en el Chaco (Pincheira-Donoso *et al.*, 2008), entre otros. Pocos trabajos son específicos de la fauna de la región chaqueña, sin embargo, el primero de ellos, fue realizado por Gallardo (1979), enumerando 20 especies de lagartos, 25 de serpientes, dos quelonios y un caimán. Bucher (1982), aumenta a 54 las especies de reptiles en el Chaco, basándose en la lista de Gallardo de 1979, adicionando cinco especies de tortugas y una especie de caimán. Posteriormente, en la Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano (The Nature Conservancy (TNC) *et al.*, 2005), se mencionan un total de 120 especies de reptiles, sin especificar cuantas de ellas corresponden a lagartos. Sin embargo, en una actualización reciente de las serpientes del Chaco, se enumeran 140 especies. Esto sugiere que el número total de reptiles de la región está siendo muy subestimado (Cabral *et al.*, 2022). Esta falta de información acerca de las especies que componen la región, es conocida como déficit linneano. Además, tampoco conocemos la distribución geográfica (déficit wallaceano) ni la relación evolutiva (déficit darwiniano) de los lagartos que coexisten en la región (Neto *et al.*, 2016; Ojeda, 2014; Villaseñor, 2015). Dado que los lagartos son un componente clave en los ecosistemas, es necesario un trabajo que sintetice y actualice la información disponible.

En este trabajo, se estimará la diversidad y la distribución de especies, rasgos funcionales y linajes de lagartos de la ecorregión del Chaco y sus subregiones. Considerando las características de los componentes de la diversidad (TD, FD y PD), sus interacciones y relaciones con las variaciones climáticas globales, se plantea como hipótesis que las diferencias en las condiciones ambientales a lo largo del Chaco generan

patrones de TD, FD y PD desacoplados, donde podemos observar que, si bien la PD genera diversificación de caracteres, no implica diferenciación funcional. En base a lo anterior, se predice que la diversidad filogenética y taxonómica será mayor en el Chaco húmedo dado que presenta una mayor estabilidad ambiental, considerando que muestra una menor estacionalidad de temperatura y precipitaciones, mientras que el Chaco seco tendrá una mayor diversidad funcional, relacionada a la marcada estacionalidad. Además, profundizaremos en la estructura filogenética de la comunidad chaqueña, con el propósito de tener una mirada más acabada sobre las especies y las relaciones que se establecen entre ellas y con el ambiente que las rodea.

Objetivos:

- Actualizar la lista de lagartos del Chaco realizada por Gallardo (1979)
- Elaborar mapas de distribución de cada una de las especies
- Caracterizar la riqueza, la diversidad filogenética y funcional de lagartos chaqueños en cada subregión y compararlos entre sí
- Determinar la estructura filogenética de la comunidad de lagartos chaqueños.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La región biogeográfica del Chaco se extiende desde latitudes tropicales (18°S) hasta subtropicales (31°S), y se encuentra entre los 57° y 66° de longitud oeste, presentando una gran diversidad de clima y relieves, que dan origen a una amplia variedad de ambientes (Arce Viveros, 2021; The Nature Conservancy (TNC) *et al.*, 2005). Esta región consiste en dos ecorregiones: el Chaco Húmedo y el Chaco Seco (Dinerstein *et al.*, 2017). El Chaco Húmedo se encuentra al noreste de Argentina, centro de Paraguay y pequeñas áreas al suroeste de Brasil. Se caracteriza por una vegetación dominada por bosques xerófilos, palmares y sabanas que se entremezclan con bañados y esteros (Ginzburg *et al.*, 2005; Pesci *et al.*, 2018). La temperatura media anual es de 22°C, presentando una amplia variabilidad ya que toma valores bajo cero hasta una máxima de 40°C aproximadamente. La precipitación anual es de 1.300 mm en el este, disminuyendo hacia el oeste hasta unos 700mm (Bucher, 1982) , si bien las precipitaciones se concentran en el período estival, la estación seca no se extiende demasiado pudiendo durar 2 meses hacia el este de la región y hasta 5 meses hacia el oeste en el límite con el Chaco Seco (Bucher, 1982). El Chaco Seco, se extiende por el noroeste de Argentina, oeste de Paraguay y sureste de Bolivia (Vallejos *et al.*, 2015), con una temperatura media anual de 26 °C y con precipitaciones que decrecen de este a oeste, en donde la estación seca puede extenderse de 6 a 7 meses (Bucher, 1982). Está compuesto, a su vez, por otras tres subregiones que se distinguen por sus condiciones climáticas: Chaco Árido, Semiárido y Serrano (Torrella *et al.*, 2005). El primero se caracteriza por estar rodeado de sierras que actúan como barreras restringiendo las precipitaciones dentro de esta subregión (de 300 a 500mm anuales), por lo que la evapotranspiración es mayor al aporte de agua, generando la salinización de los suelos que en algunas zonas llega a formar salinas de gran extensión, como las Salinas Grandes (Tamburini *et al.*, 2020; Torrella *et al.*, 2005). El Chaco Semiárido, es la subregión más extensa, compuesto por bosques xerófilos y semicaducifolios (Torrella *et al.*, 2005). Sus precipitaciones oscilan entre los 500 y 750mm anuales (Tamburini *et al.*, 2020). Por último, el Chaco Serrano, forma parte del límite oeste más austral de la región, formado por elementos de las Sierras Pampeanas y las áreas más bajas de las Sierras Subandinas (Burkart *et al.*, 1999; Torrella *et al.*, 2005). Está formado por bosques xerófilos, que a medida que avanzamos sobre un gradiente altitudinal son reemplazados por sabanas y pastizales (Arce Viveros, 2021; Burkart *et al.*, 1999).

Debido a la falta de un mapa actualizado en formato digital del Chaco y sus subregiones, es que utilizamos el mapa de ecorregiones de Olson *et al.* (2001) (Fig. 1).

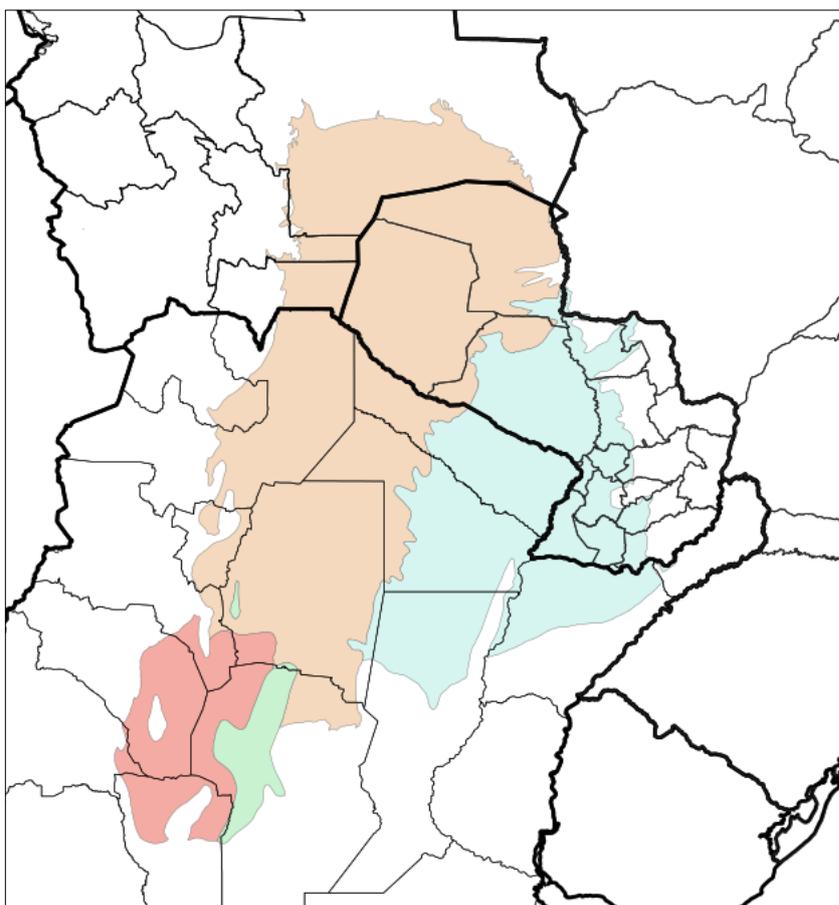


Figura 1: Mapa de la región chaqueña y sus subregiones. Referencias: Chaco Húmedo: celeste; Chaco Semiárido: naranja; Chaco Árido: rojo y Chaco Serrano: verde.

Obtención de datos

La lista de lagartos presentes en la región chaqueña se elaboró a partir de la recopilación de trabajos publicados en referencia a localidades chaqueñas pertenecientes a Argentina, Paraguay, Bolivia y Brasil, adicionando los datos de muestreos propios del laboratorio de Ecología y Conservación de la Herpetofauna (IDEA-UNC). La búsqueda bibliográfica se realizó utilizando Google Académico, y realizando búsquedas a partir de palabras o frases (en español e inglés), tales como: lagartos, lagartos del Chaco, Chaco; y posteriormente una búsqueda a partir del nombre de cada una de las especies, y de los países que conforman el Chaco. Solo se utilizaron los puntos de presencia que pudieron georreferenciarse correctamente dentro del área de estudio. La búsqueda de los mismos se extendió desde enero hasta septiembre del 2022. Los nombres de las especies fueron corroborados y corregidos según la taxonomía propuesta en The Reptile Database (Uetz, 2021).

Análisis de datos

Los mapas de cada una de las especies fueron elaborados a partir de los puntos de presencia encontrados, utilizando el Software QGIS (QGIS Development Team, 2021).

La hipótesis filogenética se elaboró en base a filogenias ya publicadas, principalmente las de Tonini *et al.* (2016), Zheng *et al.* (2016), Pyron *et al.* (2013), Harvey *et al.* (2012), Cacciali *et al.* (2018b), Cacciali Sosa *et al.* (2018) y Cabral *et al.* (2021), utilizando el Software Mesquite (Maddison, 2021).

Se calculó la longitud de las ramas con el método de Grafen (1989), generando una matriz de distancias filogenéticas, a partir de la cual se estimó la diversidad filogenética (PD), el índice de parentesco neto (NRI) y el índice de taxon más cercano (NTI), utilizando el paquete *phylocom* (Webb *et al.*, 2008), en R (R Core Team, 2020). Este paquete estima los índices NRI y NTI a través de los índices SES_{MPD} (Standardized Effect Size of Mean Pairwise Distance) y SES_{MNTD} (Standardized Effect Size of Mean Nearest Taxon Distance) que son equivalentes a los índices NRI y NTI de acuerdo a la siguiente relación: $SES_{MPD} = -1 \times NRI$, $SES_{MNTD} = -1 \times NTI$ (Webb *et al.*, 2008). Para el cálculo de la correlación de co-ocurrencia y distancia filogenética, utilizamos el índice de co-ocurrencia (CI) basado en la similitud proporcional (Schoener, 1970): $CI_{ij} = 1 - 0,5 \times \sum |p_{ij} - p_{hj}|$, donde CI_{ih} es la co-ocurrencia de las especies i y h, y p_{ij} y p_{hj} es la frecuencia de especies i y h en la j-esima parcela. El coeficiente de correlación se comparó con un modelo nulo en el que las especies se aleatorizaron 1000 veces a lo largo de la filogenia (Velásquez-Puentes *et al.*, 2016).

Por último, se construyó una matriz con las siguientes características funcionales de lagartos: dieta, estrategia de forrajeo, patrón de actividad, hábito, hábitat, micro-hábitat, reproducción, dimorfismo sexual, presencia de extremidades, autotomía caudal y longitud total (Berriozabal-Islas *et al.*, 2017; Gómez-Ortiz *et al.*, 2019; Peña-Joya *et al.*, 2020; Vidan *et al.*, 2019) (Tabla 1). Todos los rasgos fueron obtenidos a partir de la bibliografía disponible. En algunas especies, pudimos detectar una gran falta de información, no solo en especies recientemente descritas como *Homonota itambere* (Cabral *et al.*, 2021), *Phyllopezus heuteri* (Cacciali *et al.*, 2018b), *Ameivula apipensis* (Arias *et al.*, 2018), entre otras; sino también en especies que han sido descritas hace muchos años, destacándose *Lygodactylus wetzeli*, la cual se describió en 1977 y no hay ningún trabajo que describa algún aspecto ecológico de la especie, es por eso que todos los caracteres funcionales

fueron obtenidos a partir de la especie filogenéticamente más cercana, en el caso de *L. wetzeli*, *L. klugei* (Lanna, 2017; Teixeira *et al.*, 2013).

Como muchas de las variables son categóricas, se calculó una matriz de disimilitud utilizando las distancias de Gower (1971); (Podani *et al.*, 2006). Con ella se realizó un análisis jerárquico de Clusters, con el método de aglomeración UPGMA en R (R Core Team, 2020), donde las especies más parecidas funcionalmente se encuentran más cercanas que aquellas menos parecidas. Se utilizó la matriz de distancias de Gower para el cálculo de la diversidad funcional con el paquete *picante* (Kembel *et al.*, 2010) en R (R Core Team, 2020) para cada subregión, aplicando la fórmula de Faith (1992).

Tabla 1: Caracteres funcionales utilizados para el cálculo de la Diversidad Funcional (FD) y para la realización del árbol funcional.

Tipos de Rasgo Funcional	Rasgo Funcional	Tipo	Unidades / Categorías
Nicho trófico	Dieta	Categórico (16 categorías)	Moluscos / insectos / crustáceos / arácnidos / miriápodos / anélidos / anfibios / lagartos / ofidios / huevos de reptiles / restos de muda / canibalismo / huevos de aves / aves / mamíferos / frutos y semillas
Nicho temporal	Patrón de actividad	Binario	Diurno / nocturno
Conductual	Estrategia de forrajeo	Binario	Pasivo / activo
	Hábito	Categórico (5 categorías)	Arbórcola / acuático / terrestre / fosorial / rupícola
Nicho espacial	Hábitat	Categórico (7 categorías)	Sabana-pastizal / salinas / dunas-médanos-desierto / arbustal-matorral / bosque / palmar / urbano-periurbano
	Microhábitat	Categórico (13 categorías)	Vegetación halófito / suelos arenosos / nidos de hormigas-termitas / galerías subterráneas / bajo piedras / afloramientos rocosos / asociados a cursos de agua / tierras inundables / hojarasca / árboles caídos / entre la vegetación / bajo árboles o arbustos / arboles
Reproductivo	Reproducción	Binario	Ovíparo / vivíparo
	Dimorfismo sexual	Binario	Presente / ausente
Morfológico	Presencia de extremidades	Categórico (3 categorías)	Desarrolladas / vestigiales / ausentes
	Autotomía caudal	Binario	Presente / Ausente
	SVL	Continuo	mm.

RESULTADOS

Lista actualizada de lagartos del Chaco y Diversidad Taxonómica

A partir de un total de 4403 registros encontrados, pudimos contabilizar un total de 63 especies de lagartos que se distribuyen en 11 familias: Amphisbaenidae (11), Diploglossidae (3), Gekkonidae (1), Gymnophthalmidae (4), Leiosauridae (4), Liolaemidae (5), Phyllodactylidae (10), Polychrotidae (1), Scincidae (3), Teiidae (14) y Tropiduridae (7) (Tabla 2). Además, debemos mencionar que el Chaco cuenta con la presencia de tres especies exóticas ampliamente distribuidas en Sudamérica: *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnes, 1818, *Hemidactylus turcicus* Linnaeus, 1758 y *Tarentola mauritanica* Linnaeus, 1758.

Tabla 2: Listado de especies de lagartos del Chaco. *especies listadas por Gallardo en 1979, **especies listadas por Gallardo en 1979, pero que sus nombres han sido actualizados. Tipo de distribución: AD: Amplia Distribución, E: Endémica, M: Marginal y MC: Mayormente Chaqueña. Distribución en el Chaco: H: Chaco Húmedo, SA: Chaco Semiárido, A: Chaco Árido, SE: Chaco Serrano. Estado de Conservación según la UICN: DD: Datos Insuficientes - LC: Preocupación Menor - NT: Casi Amenazado - VU: vulnerable - CR: en Peligro Crítico

Orden / Familia / Especie	Tipo de Distribución	Distribución en el Chaco	Estado de Conservación (UICN)
SQUAMATA			
Amphisbaenidae			
<i>Amphisbaena albocingulata</i> (Boettger, 1885)	E	H	LC
<i>Amphisbaena angustifrons</i> (Cope, 1861)	AD	SA-A-SE	LC
<i>Amphisbaena bolivica</i> (Mertens, 1929)	MC	H-SA-A-SE	LC
<i>Amphisbaena borelli</i> (Peracca, 1897)	M	SA	LC
<i>Amphisbaena camura</i> (Cope, 1862) *	AD	H-SA	LC
<i>Amphisbaena darwinii</i> (Duméril y Bibron, 1839)	AD	H-SA-A-SE	LC
<i>Amphisbaena hiata</i> (Montero y Céspedes, 2002)	E	H	DD
<i>Amphisbaena kingii</i> (Bell, 1833) **	AD	H-SA-A-SE	LC
<i>Amphisbaena mertensii</i> (Strauch, 1881)	AD	H	LC
<i>Leposternon bagual</i> (Ribeiro, Santos Jr. Y Zaher, 2015)	E	H	-
<i>Leposternon microcephalum</i> (Wagler, 1824) *	AD	H-SA	LC
Diploglossidae			
<i>Ophiodes aff. striatus</i>	M	H	-
<i>Ophiodes intermedius</i> (Boulenger, 1894) *	MC	H-SA-SE	LC
<i>Ophiodes luciae</i> (Cacciali y Scott, 2015)	E	H	-
Gekkonidae			
<i>Lygodactylus wetzeli</i> (Smith, Martin y Swain, 1977)	E	SA	LC
Gymnophthalmidae			
<i>Cercosaura schreibersii</i> (Wiegmann, 1834)	AD	H-SA-SE	LC
<i>Colobosaura kraepelini</i> (Werner, 1910)	E	H	-
<i>Micrablepharus maximiliani</i> (Reinhardt y Lütken, 1862)	M	H-SA	LC

<i>Vanzosaura rubricauda</i> (Boulenger, 1902) **	MC	SA-A-SE	LC
Leiosauridae			
<i>Anisolepis longicauda</i> (Boulenger, 1891)	E	H	VU
<i>Leiosaurus paronae</i> (Peracca, 1897) *	MC	SA-A	DD
<i>Pristidactylus achalensis</i> (Gallardo, 1964)	E	A-SE	NT
<i>Urostrophus gallardoi</i> (Etheridge y Williams, 1991) **	E	SA-A	DD
Liolaemidae			
<i>Liolaemus azarai</i> (Ávila, 2003)	E	H	CR
<i>Liolaemus chacoensis</i> (Shreve, 1948) *	E	SA-A	LC
<i>Liolaemus ditadai</i> (Cei, 1983)	E	SA-A	DD
<i>Liolaemus saxatilis</i> (Ávila y Cei, 1992)	E	A-SE	LC
<i>Liolaemus wiegmanni</i> (Duméril y Bibron, 1837)	M	SA-A-SE	LC
Phyllodactylidae			
<i>Homonota borellii</i> (Peracca, 1897)	M	SA-A	LC
<i>Homonota horrida</i> (Burmeister, 1861) *	MC	SA-A-SE	LC
<i>Homonota itambere</i> (Cabral y Cacciali, 2021)	E	H	-
<i>Homonota marthae</i> (Cacciali, Morando, Ávila y Köhler, 2018)	E	SA	-
<i>Homonota rupícola</i> (Cacciali, Ávila y Bauer, 2007)	E	H	CR
<i>Homonota septentrionalis</i> (Cacciali, Morando, Medina, Köhler, Motte y Ávila, 2017)	E	SA	-
<i>Homonota underwoodi</i> (Kluge, 1964)	M	A	LC
<i>Homonota whitii</i> (Boulenger, 1885)	E	SA-SE	LC
<i>Phyllopezus heuteri</i> (Cacciali, Lotzkat, Gamble y Köhler, 2018)	E	H	-
<i>Phyllopezus przewalskyi</i> (Koslowky, 1895)	MC	H-SA	-
Polychrotidae			
<i>Polychrus acutirostris</i> (Spix, 1825)	AD	H-SA	LC
Scincidae			
<i>Aspronema dorsivittatum</i> (Cope, 1862)	AD	H-A-SE	LC
<i>Manciola guaporicola</i> (Dunn, 1935)	AD	H-SA	LC
<i>Notomabuya frenata</i> (Cope, 1862) **	AD	H-SA	LC
Teiidae			
<i>Ameiva ameiva</i> (Linnaeus, 1758)	AD	H-SA	LC
<i>Ameivula abalosi</i> (Cabrera, 2012)	E	H-SA-A-SE	LC
<i>Ameivula apipensis</i> (Arias, Recoder, Álvarez, Etchepare, Quipildor, Lobo y Rodrigues, 2018)	E	H	-
<i>Aurivela longicauda</i> (Bell, 1843)	M	SA-A	LC
<i>Contomastix leachei</i> (Peracca, 1897)	M	SA	DD
<i>Contomastix serrana</i> (Cei y Martori, 1991)	E	SA-A-SE	LC
<i>Dracaena paraguayensis</i> (Amaral, 1950)	M	H	LC
<i>Kentropyx lagartija</i> (Gallardo, 1962) *	E	SA	LC
<i>Kentropyx viridistriga</i> (Boulenger, 1894) *	MC	H-SA	LC
<i>Salvator merianae</i> (Duméril y Bibron, 1839)	AD	H-SA-A-SE	LC
<i>Salvator rufescens</i> (Günther, 1871) **	MC	H-SA-A-SE	LC
<i>Teius oculatus</i> (D'orbigny y Bibron, 1837)	AD	H-SA-A-SE	LC
<i>Teius suquiensis</i> (Ávila y Martori, 1991)	E	H-SA-A-SE	LC
<i>Teius teyou</i> (Daudin, 1802) *	E	H-SA-A-SE	LC
Tropiduridae			
<i>Stenocercus caducus</i> (Cope, 1862) **	AD	H-SA	LC
<i>Stenocercus doellojuradoi</i> (Freiberg, 1944) **	E	SA-A-SE	NT
<i>Tropidurus catalanensis</i> (Gudynas y Skuk, 1983)	AD	H	LC
<i>Tropidurus etheridgei</i> (Cei, 1982)	MC	H-SA-A-SE	LC

<i>Tropidurus lagunablanca</i> (Carvalho, 2016)	M	H	-
<i>Tropidurus melanopleurus</i> (Boulenger, 1902)	M	SA	LC
<i>Tropidurus spinulosus</i> (Cope, 1862) *	E	H-SA-A-SE	LC

Tomamos como referencia la lista de Gallardo (1979) ya que es la última en la que se menciona no solo el número de especies, sino también la identidad de cada una de ellas. Haciendo hincapié en dicho listado, debemos mencionar que se actualizaron los nombres de siete especies: *Amphisbaena kingii* (Bell, 1833), *Vanzosaura rubricauda* (Boulenger, 1902), *Notomabuya frenata* (Cope, 1862), *Salvator rufescens* (Günther, 1871), *Stenocercus caducus* (Cope, 1862) y *Stenocercus doellojuradoi* (Freiberg, 1944) y *Urostrophus gallardoi* (Etheridge y Williams, 1991). Además, hay dos especies que no están presentes en el Chaco: *Phyllopezus pollicaris* y *Cnemidophorus leachi*. La primera de ellas, *Phyllopezus pollicaris* fue recientemente analizada molecularmente y se descubrió que en realidad es un complejo de 11 especies (Gamble *et al.*, 2012; Werneck *et al.*, 2012). Es por eso, que lo que antes era considerado como una subespecie (*Phyllopezus pollicaris przewalskii*) se elevó al nivel de especie y es la que se encuentra en el Chaco (*Phyllopezus przewalskii* (Koslowsky, 1895)). En el caso de *Cnemidophorus leachi*, es sinonimia de *Cnemidophorus lacertoides* (hoy renombrada *Contomastix lacertoides*) que se encuentra en las afueras del Chaco, hacia el sureste (Borteiro *et al.*, 2013); sin embargo, cabe destacar que, Cei *et al.* (1991) describen una nueva especie, hoy conocida como *Contomastix serrana*, que anteriormente era registrada como *Cnemidophorus lacertoides*. Por último, Gallardo menciona a *Tropidurus* sp., que al no hacer ningún otro comentario que nos permita identificarlo, no podemos saber a cuál de los tropidúridos se está haciendo referencia.

Amphisbaenidae

Se agregan siete especies en el Chaco respecto de la lista presentada por Gallardo (1979). Esta familia, que se encuentra ampliamente distribuida en el Chaco (Figs. A1, A2, A3), ha sufrido diversos cambios taxonómicos en los últimos años.

Amphisbaena albocingulata: era considerada una subespecie de *A. prunicolor* dentro del grupo *A. darwini*. Si bien algunos autores la habían elevado a nivel de especie, lo hicieron sin ningún comentario específico ni consideraciones morfológicas que permitieran una distinción inequívoca entre ambas especies, lo que finalmente hicieron Perez *et al.* (2012).

Amphisbaena angustifrons: durante mucho tiempo fue considerada como un complejo de dos subespecies (*A. angustifrons angustifrons* y *A. angustifrons plumbea*) ya que se

encontraban especímenes intermedios que no podían asignarse a ninguna de las dos subespecies. Sin embargo, Montero (2016) confirma que se tratan de dos especies diferentes, y que aquellos individuos “intermedios” son, en realidad, híbridos que se encuentran exclusivamente en los puntos en que ambas especies coexisten, como es en el caso de Salta, Tucumán, Catamarca, La Pampa y Buenos Aires. Cabe destacar que *A. plumbea* se distribuye a lo largo de la región biogeográfica del Monte.

Amphisbaena bolivica: fue elevada a nivel de especie por Montero (1996) ya que había sido definida por Mertens (1929) como subespecie de *A. camura*. En dicho trabajo, se hace una descripción detallada de cada una y se observa una distribución alopátrica y complementaria, en la que no se encontraron especímenes intermedios en los puntos de contacto, lo que permite distinguir claramente ambas especies.

Amphisbaena darwini: fue redefinida por Gans (1966), reconociendo tres subespecies: *Amphisbaena darwini darwini* Duméril y Bibron, 1839 en Uruguay, *A. darwini trachura* Cope, 1885 al sur de Brasil y *A. darwini heterozonata* Burmeister, 1861 de Argentina. Sin embargo, Montero (2016), sinonimiza las tres subespecies, argumentando que las zonas de integración son muy extensas, es decir que hay grandes áreas en las que se encuentran especímenes a los cuales no se puede identificar de manera inequívoca a ninguna de las tres subespecies.

El género *Leposternon*, fue sinonimizado con *Amphisbaena* por Mott *et al.* (2009), sin embargo sigue siendo analizado y no se ha llegado a un consenso, es por eso que aquí se mantiene el género *Leposternon*.

Diploglossidae

Se agregan dos especies con respecto a la lista de Gallardo (1979): *Ophiodes luciae* (Cacciali y Scott, 2015) y *O. aff. striatus*. Las tres especies se encuentran en el Chaco Húmedo paraguayo, y solo *O. intermedius* tiene una amplia distribución que incluye el Chaco Húmedo argentino, el Chaco Serrano y el límite norte del Chaco Semiárido boliviano (Fig. A4). La especie *O. aff. striatus*, se encuentra provisoriamente descrita por Borges-Martins (1998), y se han reportado dos puntos de registro por parte de Cacciali *et al.* (2012) en Paraguay. Es importante mencionar que la descripción completa y detallada de la especie aún no ha sido publicada.

Gekkonidae

Se suma una nueva familia a la lista con respecto a la presentada por Gallardo (1979), ya que *Lygodactylus wetzeli* no había sido reportada por Gallardo (1979). Se encuentra restringida solo al Chaco Semiárido paraguayo y boliviano, con un registro al sur de Brasil (Fig. A5). El género *Lygodactylus* está compuesto por 64 especies de las cuales solo dos se encuentran en Sudamérica, *L. klugei* (Smith, Martin y Swain, 1977) especie endémica de Caatinga y *L. wetzeli* (Smith, Martin y Swain, 1977) endémica del Chaco (Gamble *et al.*, 2011). A pesar de que ambas especies fueron descritas hace mucho tiempo, es muy poco lo que se sabe de ellas en cuanto a su biología, principalmente de *L. wetzeli*. Tanto es así, que solo encontramos 18 registros georreferenciados de la especie. Esto puede deberse, entre otras cosas, a que es una especie muy pequeña (≈ 2 cm.) y críptica, siendo muy difícil de visualizar. Es importante destacar, que Lanna *et al.* (2018), reconocieron tres nuevas especies candidatas, antes consideradas *L. klugei*, dos de las cuales serían endémicas de Caatinga y una endémica del Cerrado.

Gymnophthalmidae

Se agregan a la lista tres especies con respecto a la presentada por Gallardo (1979): *Cercosaura schreibersii* (Wiegmann, 1834), *Colobosaura kraepelini* (Werner, 1910) y *Micrablepharus maximiliani* (Reinhardt y Lütken, 1862). *C. schreibersii* se encuentra ampliamente distribuida, ocupando Bolivia, Paraguay, Uruguay, noreste de Argentina y todo el sur de Brasil. *M. maximiliani* se distribuye por toda la diagonal de formaciones abiertas de Sudamérica, llegando al norte del Chaco, en Paraguay y Bolivia. *V. rubricauda*, se encuentra principalmente en Chaco Seco, extendiéndose hacia la zona sur del Cerrado (Fig. A6).

Colobosaura kraepelini: fue redescrita por Cacciali *et al.* (2017a) a partir de un nuevo individuo colectado en el Chaco Húmedo. La descripción original fue muy breve y a partir de un solo individuo encontrado en Puerto Max, Paraguay al cual se denominó *Perodactylus kraepelini* (Werner, 1910). Posteriormente Amaral (1933), lo sinonimiza con *Colobosaura modesta*, aduciendo que las diferencias morfológicas se deben a la variabilidad y al dimorfismo sexual.

Vanzosaura rubricauda: esta especie se creía que se distribuía a lo largo de toda la diagonal de formaciones abiertas (Caatinga, Cerrado y Chaco), sin embargo Recoder *et al.* (2013) encuentra una variación marcada en las características morfométricas, planteando que quizás esta especie fuera en realidad un complejo de especies. Un año más tarde, a

través de métodos moleculares y morfométricos, describe dos nuevas especies, *V. multiscutata* en Caatinga y *V. savanicola* endémica de la región noreste del Cerrado, quedando *V. rubricauda* restringida al Chaco y a la región sur del Cerrado (Recoder *et al.*, 2014).

Leiosauridae

Se agregan dos especies con respecto a la lista de Gallardo (1979): *Anisolepis longicauda* (Boulenger, 1891) y *Pristidactylus achalensis* (Gallardo, 1964). Esta familia se encuentra distribuida en todo el Chaco, aunque, según lo obtenido, cada especie es más común en una subregión en particular (Fig. A7): *A. longicauda* en el Chaco Húmedo; *L. paronae* principalmente en el Chaco Árido, aunque hay registros en el Chaco Semiárido y se extiende hacia la ecorregión del Monte; *U. gallardoi* en el Chaco Semiárido, con algunos registros en el Chaco Árido, y *P. achalensis* exclusivamente en el Chaco Serrano.

Liolaemidae

Se agregan cuatro especies con respecto a la lista de Gallardo (1979): *Liolaemus azarai* (Ávila, 2003), *L. ditadai* (Ceí, 1983), *L. saxatilis* (Ávila y Ceí, 1992) y *L. wiegmanni* (Duméril y Bibron, 1837). Las tres primeras especies, están muy restringidas a sectores puntuales del Chaco: *L. azarai* se encuentra en el Chaco Húmedo, pero exclusivamente en la Provincia de Corrientes y en el límite entre Argentina y Paraguay; *L. ditadai* se distribuye únicamente en las Salinas de Ambargasta en la provincia de Santiago del Estero, y en las Salinas Grandes de las provincias de Córdoba y Catamarca; y *L. saxatilis* se encuentra en el Chaco Árido y Serrano. *L. chacoensis* es la especie de mayor distribución dentro del Chaco, pero ocupa solo el Chaco Árido y Semiárido (Fig. A8).

Liolaemus wiegmanni: es una especie que se encuentra en revisión actualmente, ya que Villamil *et al.* (2019) a través de métodos moleculares descubrieron que en realidad es un complejo de especies y corroboraron una nueva especie descrita en 2017 que es *L. gardeli* que se distribuye en Uruguay (Verrastro, Maneyro, Da Silva y Farias, 2017).

Phyllodactylidae

Se agregan a la lista nueve especies con respecto a la lista de Gallardo (1979): *Homonota borelli* (Peracca, 1897), *H. itambere* (Cabral y Cacciali, 2021), *H. marthae* (Cacciali, Morando, Ávila y Köhler, 2018), *H. rupícola* (Cacciali, Ávila y Bauer, 2007), *H. septentrionalis* (Cacciali, Morando, Medina, Köhler, Motte y Ávila, 2017), *H. underwoodi*

(Kluge, 1964), *H. whitii* (Boulenger, 1885), *Phyllopezus heuteri* (Cacciali, Lotzkat, Gamble y Köhler, 2018) y *P. przewalsky* (Koslowsky, 1895). Esta familia se encuentra en todas las subregiones del Chaco (Figs. A9, A10) y está siendo ampliamente estudiada, tanto es así que se han descrito cinco nuevas especies solo en esta región en los últimos años y una más ha sido redesignada. Es importante decir que *H. fasciata* actualmente es considerada como una especie inquirenda y se la considera sinonimia de *H. horrida* (Cacciali *et al.*, 2017b).

Homonota underwoodi: si bien es una especie marginal con muy pocos registros dentro del Chaco, fue tenida en cuenta porque se encontraron dos registros en el Chaco Árido de la Provincia de Córdoba (Sánchez *et al.*, 2020), lo que podría indicar que la especie está presente más de lo que se presume y quizás no ha sido registrada.

Polychrotidae

Se agrega una nueva familia con respecto a la lista de Gallardo (1979), que presenta una sola especie en el Chaco, *Polychrus acutirostris* (Spix, 1825) que se distribuye desde Caatinga hasta ocupar la mitad norte del Chaco, tanto del Chaco Semiárido como el Chaco Húmedo (Fig. A11).

Scincidae

Se agregan dos nuevas especies con respecto a la lista de Gallardo (1979): *Aspronema dorsivittatum* (Cope, 1862) y *Manciola guaporicola* (Dunn, 1935). La primera de ellas, es la única que llega hasta el límite sur del Chaco, aunque no tenemos registros en el Chaco Semiárido, pero sí hay una concentración en el Chaco Serrano. Mientras tanto, *Manciola guaporicola* y *Notomabuya frenata* se encuentran en la región norte del Chaco, llegando incluso hasta el noreste de Brasil (Fig. A12).

Teiidae

Se agregan diez especies a la lista con respecto a la lista de Gallardo (1979): *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758), *Ameivula abalosi* (Cabrera, 2012), *A. apipensis* (Arias, Recoder, Álvarez, Etchepare, Quipildor, Lobo y Rodrigues, 2018), *Aurivela longicauda* (Bell, 1843), *Contomastix leachei* (Peracca, 1897), *C. serrana* (Cei y Martori, 1991), *Dracaena paraguayensis* (Amaral, 1950), *Salvator merianae* (Duméril y Bibron, 1839), *Teius oculatus* (D'orbigny y Bibron, 1837) y *T. suquiensis* (Ávila y Martori, 1991). Esta familia

es la mejor representada en el Chaco, encontrándose en todas las subregiones y con una gran cantidad de registros (Figs. A13, A14, A15, A16).

Ameivula abalosi: fue descrita por Cabrera (2012). Antes de esta descripción, estos individuos eran registrados como *Cnemidophorus ocellifer* (Spix, 1825), hasta que se comprobó que dicha especie, era en realidad un complejo de especies. A partir de allí, en diversos estudios, se describieron gran cantidad de especies, y además fueron asignadas a un nuevo género, *Ameivula*. Si bien *A. abalosi* fue ampliamente registrada en Paraguay y en Argentina, en Bolivia solo hay registros fotográficos que comprueban su presencia (Cabrera *et al.*, 2018).

Tropiduridae

Se agregan cuatro especies con respecto a la lista de Gallardo (1979): *Tropidurus catalanensis* (Gudynas y Skuk, 1983), *T. etheridgei* (Cei, 1982), *T. lagunablanca* (Carvalho, 2016) y *T. melanopleurus* (Boulenger, 1902). Esta familia está ampliamente extendida por el Chaco, siendo *Tropidurus etheridgei*, *T. spinulosus* y *Stenocercus doellojuradoi* los más representativos de la región, mientras que las demás especies se encuentran específicamente hacia el norte y distribuyéndose hacia regiones colindantes al Chaco (Figs. A17, A18, A19).

Tropidurus catalanensis: fue revalidada como especie por Kunz *et al.* (2013). Anteriormente era registrada como *T. torquatus*, especie de amplia distribución, que a partir de dicho trabajo pasa a ser considerada como un complejo de especies, quedando su nombre restringido a poblaciones que se encuentran al este de Brasil.

Tropidurus lagunablanca: es una especie descrita por Carvalho (2016). En este trabajo se describen tres nuevas especies (*T. lagunablanca*, *T. tarara* y *T. teyumirim*) que anteriormente eran registradas como *T. guarani*. Sin embargo, Cacciali *et al.* (2018a), a través de métodos moleculares, determinaron que esas tres especies eran en realidad una sola que se nombraron *T. lagunablanca* por el principio de prioridad, y sinonimizaron a *T. guarani* con *T. spinulosus*.

Finalmente, destacamos que la diversidad taxonómica es mayor en el Chaco Semiárido con 44 especies, luego el Chaco Húmedo con 40, y el Chaco Árido y Serrano con 26 y 23 especies respectivamente (Tabla 2, Fig. 2). De las 11 familias presentes, ocho están distribuidas en las cuatro subregiones (Amphisbaenidae, Gymnophthalmidae, Leiosauridae, Liolaemidae, Phyllodactylidae, Scincidae, Teiidae y Tropiduridae), mientras

que Diploglossidae no se encuentra en el Chaco Árido, pero sí en las tres restantes; Polychrotidae solo en el Chaco Semiárido y Húmedo, y Gekkonidae solo en Semiárido.

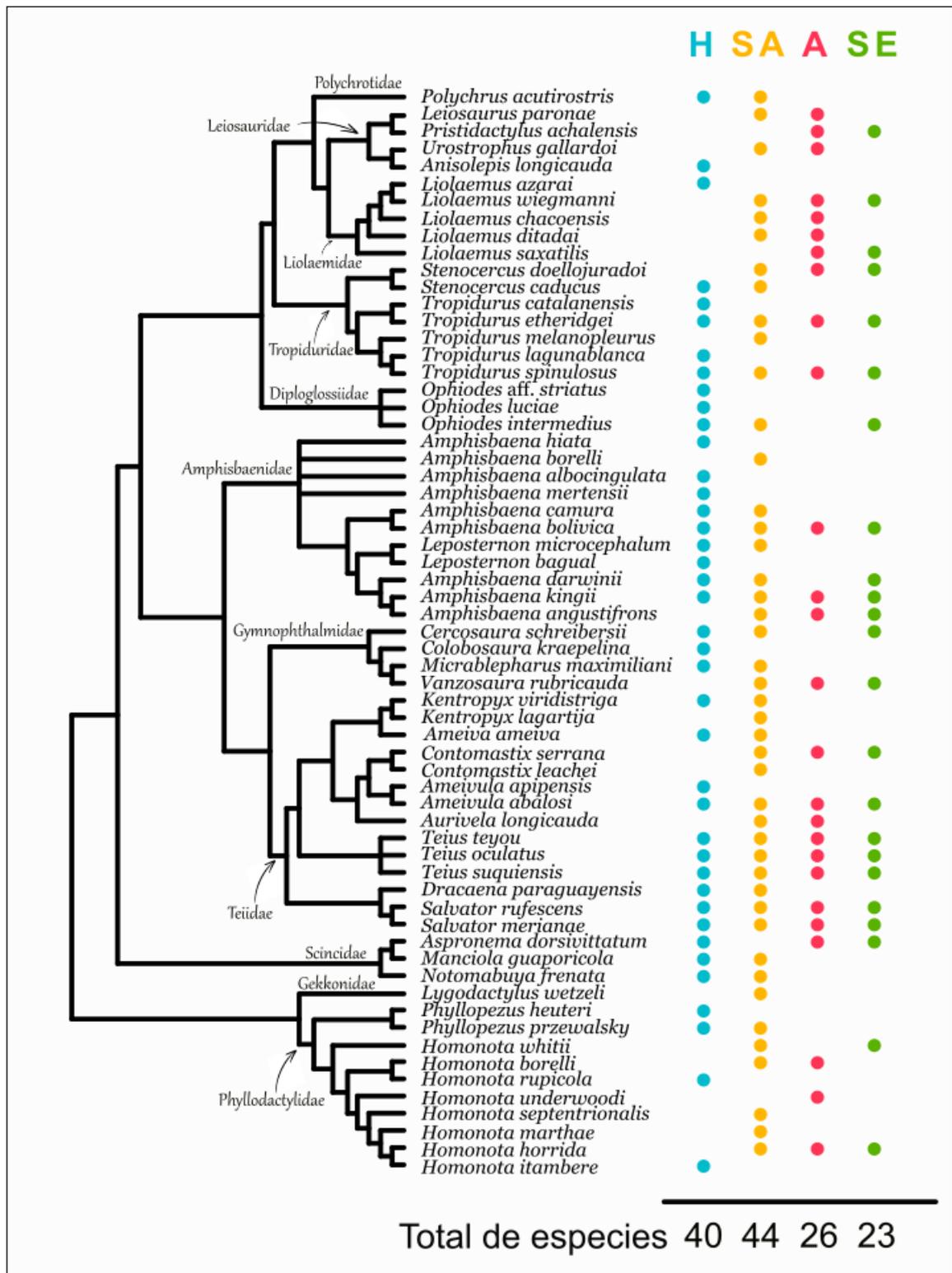


Figura 2: árbol filogenético de los lagartos presentes en el Chaco. Los puntos marcan la presencia de las especies en las distintas subregiones: (H-celeste) Chaco Húmedo, (SA-naranja) Chaco Semiárido, (A-rojo) Chaco Árido y (SE-verde) Chaco Serrano.

Diversidad Filogenética y Funcional, y Estructura filogenética

La mayor diversidad filogenética se encontró en el Chaco Semiárido, sin embargo, presenta un valor muy similar a la del Chaco Húmedo. El Chaco Serrano y Árido presentaron los valores más bajos, pero al igual que en el caso anterior, sus valores son muy cercanos (Tabla 3). Cabe destacar las diferencias entre los valores observados y esperados en todas las subregiones no son significativos.

Tabla 3: valores de diversidad filogenética para las 4 subregiones. Abreviaturas: PD obs.: Diversidad Filogenética observada, PD random: Diversidad Filogenética según modelos nulos. PD obs., y p: valor “p” de la diversidad filogenética observada

Diversidad Filogenética			
	PD obs.	PD random	p
Chaco Semiárido	7,355	7,403	0,348
Chaco Húmedo	7,161	7,182	0,393
Chaco Serrano	6,048	5,931	0,525
Chaco Árido	5,919	6,201	0,197

La diversidad funcional se comporta de la misma manera que la diversidad filogenética, en donde los valores más altos pertenecen al Chaco Semiárido, seguido muy cercanamente por Chaco Húmedo. Posteriormente, se encuentran el Chaco Serrano y Árido, también con valores muy similares (Tabla 4). Al igual que en el caso de la PD, las diferencias entre los valores observados y esperados en todas las subregiones no son significativos.

Tabla 4: valores de diversidad funcional para cada una de las subregiones. Abreviaturas: FD obs. Diversidad Funcional observada, FD random: Diversidad Funcional según modelos nulos, y p: valor “p” de la diversidad funcional observada.

Diversidad Funcional			
	FD obs.	FD random	p
Chaco Semiárido	8,355	8,226	0,486
Chaco Húmedo	8,290	7,989	0,726
Chaco Serrano	6,758	6,487	0,68
Chaco Árido	6,048	6,816	0,146

Si bien en el árbol funcional, las especies no están agrupadas de la misma manera que en el cladograma (Fig. 3), sí vemos que hay algunas familias en las que las características funcionales están bastante conservadas, como es el caso de Amphisbaenidae, Diploglossidae, Gymnophthalmidae y Phyllodactylidae. Mientras que hay otras familias, como por ejemplo Scincidae y Leiosauridae, en la que las especies que la componen se encuentran en diferentes grupos funcionales.

En cuanto a los índices analizados, vemos que el NRI alcanza valores positivos y cercanos de la unidad en todas las subregiones, con los valores más altos en el Chaco

Húmedo y en el Serrano; mientras que NTI presenta valores cercanos a cero en todas las subregiones, encontrándose el valor más alto en el Chaco Húmedo y un valor negativo en el Chaco Serrano (Tabla 5). Cabe destacar que ningún valor de NRI o NTI es significativamente diferente de lo esperado por azar.

La correlación entre la co-ocurrencia y la distancia filogenética arroja un valor de $r = 0,027$ con un valor p no significativo ($p = 0,223$).

Tabla 5: valores de NTI y NRI para cada una de las subregiones. Abreviaturas: SES_{MPD} : Standardized Effect Size of Mean Pairwise Distance), SES_{MNTD} (Standardized Effect Size of Mean Nearest Taxon Distance), y p : valor “ p ” de los índices observados.

NRI = Índice de parentesco neto			
	SES_{MPD}	P	$NRI = -1 \times SES_{MPD}$
Chaco Húmedo	-1,756	0,052	1,756
Chaco Semiárido	-0,912	0,178	0,912
Chaco Árido	-1,129	0,129	1,129
Chaco Serrano	-1,418	0,089	1,418
NTI = Índice de taxon más cercano			
	SES_{MNTD}	P	$NTI = -1 \times SES_{MNTD}$
Chaco Húmedo	-0,928	0,176	0,928
Chaco Semiárido	-0,129	0,53	0,129
Chaco Árido	-0,069	0,499	0,069
Chaco Serrano	0,18	0,573	-0,18

DISCUSIÓN

Composición y distribución de lagartos del Chaco

El presente trabajo nos permitió actualizar la lista de lagartos del Chaco, identificando 63 especies, de las cuales 27 son endémicas de la región: 11 lo son del Chaco Húmedo (*Amphisbaena albocingulata*, *A. hiata*, *Leposternon bagual*, *Ophiodes luciae*, *Colobosaura kraepelini*, *Anisolepis longicauda*, *Liolaemus azarai*, *Homonota itambere*, *H. rupícola*, *Phyllopezus heuteri* y *Ameivula apipensis*); 4 del Chaco Semiárido (*Lygodactylus wetzeli*, *Homonota marthae*, *H. septentrionalis* y *Kentropyx lagartija*); 2 del Chaco Árido (*Liolaemus ditadai* y *L. saxatilis*); 2 del Chaco Serrano (*Pristidactylus achalensis* y *Homonota whitii*) y las restantes tienen una distribución restringida a por lo menos dos subregiones (Tabla 2).

En cuanto a la cantidad de registros, si bien logramos conseguir una muestra muy importante, fue notoria la falta de datos específicamente de la Provincia de Santiago del Estero (Chaco Semiárido). Esta falta de registros, también se observa en algunas especies en particular, como por ejemplo *Amphisbaena borelli*, *Homonota whitii*, *Lygodactylus wetzeli* y *Kentropyx lagartija*, de las cuales también hay muy poca información en relación a sus características ecológicas. En contraposición a esto, hay especies ampliamente registradas y estudiadas como las que pertenecen a la familia Scincidae, Teiidae y algunas especies del género *Tropidurus*.

Es necesario mencionar, que es de suma importancia la actualización del mapa de la ecorregión chaqueña en formato digital, ya que pudimos observar que hay muchas imprecisiones en los límites del mapa que pueden causar errores en las interpretaciones. Por un lado, genera problemas a la hora de decidir incluir o no determinadas especies que podrían ser marginales, y por otro lado hay zonas a lo largo del límite oeste del Chaco, que, según la bibliografía que se consulte, es considerado como Chaco Serrano (Cuyckens *et al.*, 2010; Ibsch, 2003) o Semiárido, como en este caso, e incluso en algunos solo se la menciona como una región ecotonal entre el Chaco y la región de las yungas o del monte según corresponda.

Diversidad de lagartos del Chaco

En cuanto a los patrones de diversidad (TD, FD y PD), vemos que los valores más altos se han encontrado en el Chaco Semiárido seguido, muy de cerca, por el Chaco Húmedo; mientras que el Chaco Árido y el Serrano presentaron valores menores que las anteriores,

aunque también similares entre ellas. Esto, se contrapone a nuestra hipótesis inicial en la que esperábamos patrones de diversidad desacoplados, prediciendo una mayor diversidad taxonómica y filogenética en el Chaco Húmedo, dada una mayor estabilidad ambiental; y una mayor diversidad funcional en el Chaco Seco (Chaco Semiárido, Árido y Serrano) que presenta una estacionalidad de temperatura y precipitaciones muy marcada. El hecho de que nuestra hipótesis sea rechazada, nos permite buscar y ahondar en otros posibles factores que pueden estar influenciando la composición y la distribución de las especies del Chaco.

Como se mencionó anteriormente, vemos que el Chaco Semiárido y Húmedo comparten muchas especies y contienen valores de diversidad muy similares, y lo mismo sucede con el Chaco Serrano y Árido. De alguna manera, esto sugiere que quizás hay otros factores que puedan estar influenciando la distribución de las especies y que no tiene que ver específicamente con una cuestión ambiental.

La geomorfología de la región chaqueña nos ofrece una posible explicación. El Chaco está constituido por dos provincias geológicas, la provincia de la Llanura Chaco-Pampeana que se extiende en el centro-sur de Sudamérica (Carignano *et al.*, 2014; Pisano *et al.*, 2017), y en la que se distinguen dos grandes zonas geográficas: Llanura Chaqueña y Llanura Pampeana, la primera de ellas incluiría parte del Chaco Húmedo y el Chaco Semiárido; y la provincia de las Sierras Pampeanas que se extiende por una amplia región del centro-oeste de la Argentina (Carignano *et al.*, 2014; Krapovickas *et al.*, 2016) y que incluiría a las subregiones del Chaco Serrano y Árido. La Llanura Chaco-Pampeana, debe su aspecto a la gran cantidad de sedimentos de origen eólico que provienen de las regiones montañosas colindantes del oeste, y a los procesos fluviales que han modelado el paisaje generando una red hidrográfica formada por ríos de escasa pendiente y baja capacidad de transporte, que a lo largo de su recorrido divagan por el paisaje, creando meandros, y que hacia la zona del chaco oriental forman los grandes abanicos aluviales, formando esteros y bañados (Carignano *et al.*, 2014; Pisano *et al.*, 2017). Mientras que las Sierras Pampeanas, son bastante recientes, en comparación con la Llanura Chaco-Pampeana, y están formadas por cordones montañosos, que, modelados por la acción eólica constante y sumados a la actividad tectónica, dieron origen a lo que se conoce como “planicies de altura”. Esta región contiene, además, cuencas intermontanas, como la del Bolsón de las Salinas Grandes y de Ambargasta (Carignano *et al.*, 2014; Krapovickas *et al.*, 2016). Estas historias geológicas tan diferentes, en donde la acción del viento ha modelado el paisaje de formas opuestas, erosionando en las sierras y aportando sedimentos en la llanura, hace que

esta última tenga un suelo mucho más productivo, generando, a su vez, un sistema muy heterogéneo, que permite el establecimiento de gran diversidad de especies tanto animales como vegetales (Carignano *et al.*, 2014; Pisano *et al.*, 2017).

Otro aspecto a tener en cuenta, es que todos los valores de diversidad observados (TD, PD y FD) no son significativamente diferentes a lo esperado por azar, lo que sugiere que el principal factor que influencia la distribución de las especies dentro del Chaco, es el azar. Además, vemos que hay un fuerte acoplamiento en cuanto a los valores de diversidad, ya que las subregiones que presentan mayor diversidad taxonómica (Chaco Semiárido y Húmedo) son también las que presentan los valores más elevados de diversidad filogenética y funcional, mientras que el Chaco Árido y Serrano presentan los valores más bajos en los tres índices de diversidad.

En cuanto a los índices NRI y NTI obtenidos, vemos que todos los valores son positivos, por lo que podríamos pensar que habría agrupamiento filogenético. Esto nos permitiría pensar que el ensamblaje de las especies estaría mediado por el ambiente, favoreciendo la coexistencia de especies con requerimientos y rasgos similares. Sin embargo, todos los valores son no significativos, por lo que el patrón es aleatorio. El hecho de presentar un patrón aleatorio, podría estar indicando: por un lado, un proceso de deriva ecológica, en donde los cambios de presencia/ausencia de especies y sus abundancias están ligados netamente a procesos estocásticos; y, por otro lado, puede que haya un balance entre la fuerza ejercida por el ambiente y la competencia entre las especies, de forma tal, que ninguna de las dos prevalece. Esto mismo, se observa con la correlación entre la co-ocurrencia de especies y la distancia filogenética, donde si bien presenta un valor positivo, que podría señalar un agrupamiento filogenético, su valor es no significativo, por lo que el patrón es aleatorio (Velásquez-Puentes *et al.*, 2016).

Consideraciones finales

La actualización de la lista de lagartos del Chaco, elevó su número a 63 especies; dando un total de 203 especies de reptiles, considerando la última lista presentada de serpientes que asciende a 140 especies (Cabral *et al.*, 2022), y sin incluir las especies de caimanes y tortugas.

Si consideramos que, solo de lagartos del Chaco, se han descripto 11 especies en los últimos años y, en muchos de los casos, solo revisando material conservado, vemos la gran importancia que tiene la continuación de los estudios a lo largo y a lo ancho de la región. Es importante mencionar, además, que Paraguay está llevando a cabo una gran cantidad de

trabajos a fin de aumentar el conocimiento de la región, por ejemplo Cabral *et al.* (2021); Cacciali *et al.* (2018a); Cacciali *et al.* (2018b); Carosini *et al.* (2021); Martínez *et al.* (2020); Motte *et al.* (2021); Motte *et al.* (2015), entre otros; mientras que, en Argentina, si bien hay muchos trabajos, estos se concentran en alguna especie puntual o en una zona de una subregión en particular (Acosta *et al.*, 2015; del Milagro Torres *et al.*, 2019; Tedesco *et al.*, 2015); y por último, en Bolivia hay pocos trabajos que reflejen la herpetofauna de la zona, ya que la mayoría se refieren exclusivamente a áreas protegidas (Gonzales, 1998; Gonzales *et al.*, 2006).

En este trabajo, no se han tenido en cuenta los impactos antrópicos producidos en toda la región chaqueña, lo que plantea la necesidad de evaluarlos a futuro, ya que se está produciendo un fuerte avance de la agro-industria (Braticevic, 2012; Di Paola, 2005; Paz *et al.*, 2015); y algunos sectores, como es el Chaco Serrano, se encuentran seriamente amenazados, además, por el desarrollo inmobiliario. Este avance de la sociedad, trae aparejado muchas otras prácticas que resultan en graves consecuencias para las especies, como lo son los incendios forestales, tala y desmonte indiscriminados, fumigaciones, sobrepastoreo, etc. (Chiavassa *et al.*, 2019). A estas condiciones de explotación del Chaco, hay que sumarle las variaciones climáticas, caracterizadas por periodos secos y húmedos de variable duración, en los que se observan además un aumento de eventos extremos; es decir que, en periodos secos encontramos sequías extremas en determinadas áreas, y en periodos húmedos, eventos de tormentas de altos mili-metrajés en cortos periodos de tiempo que ocasionan fuertes inundaciones (Karlin, 2012; Lovino *et al.*, 2022).

Finalmente, considero que es necesario revalorizar la educación como herramienta fundamental para la conservación de nuestras especies, entendiendo que solo informando y acercando nuestra labor a la sociedad, lograremos cuidar, conocer y valorar todas las formas de vida que nos rodean.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdala, C. S., Acosta, J. L., Acosta, J. C., Álvarez, B. B., Arias, F., Avila, L. J., Blanco, M. G., Bonino, M., Boretto, J. M., y Brancatelli, G. (2012). Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de herpetología*, 26.
- Abdala, V. S. L., Montero, R., y Morón, S. S. (2004). Lagartos y anfisbenas del litoral fluvial argentino y áreas de influencia. Estado del conocimiento.
- Acosta, J. L., Etchepare, E., Arias, F., Palomas, S., y Abreliano, F. (2015). *Contomastix serrana* (Ceí & Martori, 1991). Primer registro para la provincia del Chaco (República Argentina). *Cuadernos de herpetología*, 29(2), 173-174.
- Almeida, C. J. B. d. C. y. E. A. B. (2011). Biogeografía da América do Sul: Padrões & processos. *Revista de geografia Norte Grande*.
- Amaral, A. d. (1933). Estudos sobre lacertílios neotropicos. I. Novos gêneros e espécies de lagartos do Brasil. *Memórias do Instituto Butantan*, 7, 51-74.
- Arce Viveros, A. A. (2021). *Regionalización del Gran Chaco Americano en Base a la Distribución Geográfica de Especies de Aves*.
- Arias, F. J., Recoder, R., Álvarez, B. B., Etchepare, E., Quipildor, M., Lobo, F., y Rodrigues, M. T. (2018). Diversity of teiid lizards from Gran Chaco and western Cerrado (Squamata: Teiidae). *Zoologica Scripta*, 47(2), 144-158.
- Avila, L. J., Martínez, L., y Morando, M. (2013). Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update.
- Berriozabal-Islas, C., Badillo-Saldaña, L. M., Ramírez-Bautista, A., y Moreno, C. E. (2017). Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the Pacific Coast of Mexico. *Tropical Conservation Science*, 10, 1940082917704972.
- Borges-Martins, M. (1998). Revisão taxonômica e sistemática filogenética do gênero *Ophiodes* Wagler, 1828 (Sauria, Anguinae, Diploglossinae). *Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul*, 239.
- Borteiro, C., Kolenc, F., Prigioni, C., Lyra, M. L., y Baldo, D. (2013). A lost species or the loss of stripes? The case of *Contomastix* lizards from Cabo Polonio, Uruguay, with observations on *C. lacertoides* (Duméril & Bibron) and *Cnemidophorus grandensis* Cope (Squamata, Teiidae). *Zootaxa*, 3620(2), 245-259.

- Braticevic, S. (2012). Compresión espacial y avance de la frontera agropecuaria. Transformaciones en los usos del suelo en el chaco central y el umbral al chaco. *Cuadernos de Antropología*, 15.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Da Fonseca, G. A., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D., y Rodrigues, A. S. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *science*, 313(5783), 58-61.
- Bucher, E. (1982). Chaco and Caatinga—South American arid savannas, woodlands and thickets *Ecology of tropical savannas* (pp. 48-79): Springer.
- Bucher, E. H., y Huszar, P. C. (1999). Sustainable management of the Gran Chaco of South America: Ecological promise and economic constraints. *Journal of environmental management*, 57(2), 99-108.
- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O., y Gómez, D. A. (1999). Eco-regiones de la Argentina: Presidencia de la Nación-Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo
- Cabral, H., y Cacciali, P. (2021). A new species of Homonota (Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) from Paraguay. *Holotipus*, 2, 93-108.
- Cabral, H., Guedes, T. B., y Santana, D. J. (2022). Functional traits and phylogeny explain snake distribution in the world's largest dry forest ecoregion, the Gran Chaco. *Ecology and Evolution*, 12(11), e9503.
- Cabrera, M. R. (2012). A new species of Cnemidophorus (Squamata, Teiidae) from the South American Chaco. *The Herpetological Journal*, 22(2), 123-131.
- Cabrera, M. R., Muniz Leao, S., y Pelegrin, N. (2018). First records of *Ameivula abalosi* (Cabrera, 2012)(Squamata: Teiidae) for the province of Córdoba, Argentina.
- Cacciali, P., y Koehler, G. (2018a). Diversity of *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) in Paraguay-an integrative taxonomic approach based on morphological and molecular genetic evidence. *Zootaxa*, 4375(4), 511-536.
- Cacciali, P., Lotzkat, S., Gamble, T., y Köhler, G. (2018b). Cryptic diversity in the Neotropical gecko genus *Phyllopezus* Peters, 1878 (Reptilia: Squamata: Phyllodactylidae): a new species from Paraguay. *International Journal of Zoology*, 2018.
- Cacciali, P., Martínez, N., y Köhler, G. (2017a). Revision of the phylogeny and chorology of the tribe Iphisini with the revalidation of *Colobosaura kraepelini* Werner, 1910 (Reptilia, Squamata, Gymnophthalmidae). *ZooKeys*(669), 89.

- Cacciali, P., Morando, M., Medina, C. D., Köhler, G., Motte, M., y Avila, L. J. (2017b). Taxonomic analysis of Paraguayan samples of *Homonota fasciata* Duméril & Bibron (1836) with the revalidation of *Homonota horrida* Burmeister (1861)(Reptilia: Squamata: Phyllodactylidae) and the description of a new species. *PeerJ*, 5, e3523.
- Cacciali, P., y Scott, N. J. (2012). Revisión del género *Ophiodes* de Paraguay (Squamata: Anguillidae). *Bol Soc Zool Uruguay*, 21, 1-8.
- Cacciali Sosa, P., Morando, M., Avila, L. J., y Köhler, G. (2018). Description of a new species of *Homonota* (Reptilia, Squamata, Phyllodactylidae) from the central region of northern Paraguay.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., y Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 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., Kröhling, D., Degiovanni, S., y Cioccale, M. A. (2014). *Geomorfología de Córdoba*. Paper presented at the Ponencia presentada en el XIX Congreso Geológico Argentino, Córdoba.
- Carosini, A., Bueno-Villafañe, D., Caballero Gini, A., y Netto, F. (2021). First formal records of *Stenocercus doellojuradoi* (Freiberg, 1944) (Squamata, Tropiduridae) from the Paraguayan Chaco. *Cuadernos de herpetología*, 35(1), 183-185.
- Carvalho, A. L. G. (2016). Three new species of the *Tropidurus spinulosus* group (Squamata: Tropiduridae) from eastern Paraguay. *American Museum Novitates*, 2016(3853), 1-44.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D., y Bazzaz, F. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823-843.
- Ceballos, G., y Ortega-Baés, P. (2011). La sexta extinción: la pérdida de especies y poblaciones en el Neotrópico. *Conservación biológica: perspectivas de Latinoamérica*, 95-108.
- Cebollada Pütz, C., Basso, M., Ruiz de los Llanos, E., y Kufner, M. (2012). La fauna chaqueña de Córdoba (Argentina) afectada por la transformación agrícola. *Ecología Aplicada*, 11(2), 77-87.

- Cei, J. M. A. M., y Martori, R. (1991). A new species of *Cnemidophorus* of the lacertoides species group from the eastern Sierras de Cordoba, Central Argentina (Lacertilia, Teiidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 9.
- 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.
- Coppi, A., Lazzaro, L., Ampoorter, E., Baeten, L., Verheyen, K., y Selvi, F. (2019). Understorey phylogenetic diversity in thermophilous deciduous forests: overstorey species identity can matter more than species richness. *Forest Ecosystems*, 6(1), 1-13.
- Cuyckens, G. A., Perovic, P. G., y Tognelli, M. F. (2010). La Quebrada de Humahuaca y su influencia en la distribución de los félidos en la provincia de Jujuy (Argentina). *BioScriba*, 3(1), 35-45.
- Chiavassa, S., Deón, J., y Ensabella, B. (2019). *Desarrollismo urbano y conflictividades serranas*. Paper presented at the XXI Jornadas de Geografía de la UNLP (La Plata, 9 al 11 de octubre de 2019).
- del Milagro Torres, M., Viladrich, L. J., y Naretto, S. (2019). A case of cannibalism in Achala copper lizard *Pristidactylus achalensis*, an endemic lizard to the highest mountain areas in Central Argentina (Squamata: Leiosauridae). *Herpetology Notes*, 12, 827-828.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., y Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology letters*, 13(8), 1030-1040.
- Di Paola, M. M. (2005). Expansión de la frontera agropecuaria. *Apuntes Agroeconómicos*, 3(4).
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikramanayake, E., Hahn, N., Palminteri, S., Hedao, P., y Noss, R. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience*, 67(6), 534-545.
- Eguiarte, L. E., Larson-Guerra, J., Nuñez-Farfán, J., Martínez-Palacios, A., Del Prado, K. S., y Arita, H. (1999). Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae*

- en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72(4), 475-492.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, 61(1), 1-10.
- Faith, D. P., y Baker, A. M. (2006). Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. *Evolutionary bioinformatics*, 2006(2), 121-128.
- Faith, D. P., Magallón, S., Hendry, A. P., Conti, E., Yahara, T., y Donoghue, M. J. (2010). Ecosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(1-2), 66-74.
- Fenker, J., Domingos, F. M., Tedeschi, L. G., Rosauer, D. F., Werneck, F. P., Colli, G. R., Ledo, R. M., Fonseca, E. M., Garda, A. A., y Tucker, D. (2020). Evolutionary history of Neotropical savannas geographically concentrates species, phylogenetic and functional diversity of lizards. *Journal of Biogeography*, 47(5), 1130-1142.
- Gallardo, J. M. (1979). Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. *Monograph of the University of Kansas Museum of Natural History*, 7, 299-307.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Colli, G. R., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Vitt, L. J., y Simons, A. M. (2011). Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of evolutionary biology*, 24(2), 231-244.
- Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., Werneck, F. P., y Simons, A. M. (2012). Phylogeny and cryptic diversity in geckos (Phyllopezus; Phyllodactylidae; Gekkota) from South America's open biomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 943-953.
- Gans, C. (1966). Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 3, The small species from southern South America commonly identified as *Amphisbaena darwini*. Bulletin of the AMNH; v. 134, article 3.
- 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., y Poppy, S. (2000). The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians: Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *BioScience*, 50(8), 653-666.

- Ginzburg, R., Adámoli, J., Herrera, P., y Torrella, S. (2005). Los Humedales del Chaco: clasificación, inventario y mapeo a escala regional. *Miscelánea*, 14, 121-138.
- Gómez-Ortiz, Y., Martín-Regalado, C. N., Ortega-Martínez, I. J., y Pérez-Hernández, C. X. (2019). Diversidad funcional de las comunidades ecológicas. In C. Moreno (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 237-264). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México.
- Gonzales, L. (1998). La herpetofauna del Izozog. *Ecología en Bolivia*, 31, 45-52.
- Gonzales, L., Muñoz, A., y Cortez, E. (2006). Primer reporte sobre la herpetofauna de la reserva natural “El Corbalán”, Tarija, Bolivia. *Kempffiana*, 2(1), 72-94.
- 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. B, Biological Sciences*, 326(1233), 119-157.
- Gumbs, R., Gray, C. L., Böhm, M., Hoffmann, M., Grenyer, R., Jetz, W., Meiri, S., Roll, U., Owen, N. R., y Rosindell, J. (2020). Global priorities for conservation of reptilian phylogenetic diversity in the face of human impacts. *Nature communications*, 11(1), 1-13.
- Harvey, M. B., Ugueto, G. N., y Gutberlet Jr, R. L. (2012). Review of teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa*, 3459(1), 1-156.
- Hernández-Ruedas, M. A., Gómez-Ortiz, Y., Herrera-Alsina, L., y Pérez-Hernández, C. X. (2019). La diversidad filogenética y su utilidad para la conservación de la biodiversidad. *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*, 307-323.
- Hoyos, L. E., Cingolani, A. M., Zak, M. R., Vaieretti, M. V., Gorla, D. E., y Cabido, M. R. (2013). Deforestation and precipitation patterns in the arid C haco forests of central A rgentina. *Applied Vegetation Science*, 16(2), 260-271.
- Hurtado Aragüés, P. (2019). Incidencia de la fragmentación del hábitat y el clima en los patrones de diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos.
- Ibisch, P. (2003). Apuntes acerca de vacíos de protección en Bolivia. *Biodiversidad: La riqueza de Bolivia* (LP Ibisch y G Mérida, eds.). FAN-Bolivia, 391-417.

- Karlin, M. S. (2012). Cambios temporales del clima en la subregión del Chaco Árido. *Multequina*, 21(1), 3-16.
- 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.
- Koslowsky, J. (1898). Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de la Plata*, 8.
- Krapovickas, J. M., y Tauber, A. A. (2016). Estratigrafía de las áreas cumbrales de las Sierras Pampeanas de Córdoba: geocronología, modelo regional, paleoambiente y paleoclima en una región poco conocida de Argentina. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 33(1), 105-121.
- Kunz, T. S., y Borges-Martins, M. (2013). A new microendemic species of *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) from southern Brazil and revalidation of *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983. *Zootaxa*, 3681(4), 413-439.
- Lanna, F. M. (2017). *História evolutiva dos lagartos anões (Lygodactylus, Gekkonidae) no continente Sul Americano*. Brasil.
- Lanna, F. M., Werneck, F. P., Gehara, M., Fonseca, E. M., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., Rodrigues, M. T., y Garda, A. A. (2018). The evolutionary history of *Lygodactylus* lizards in the South American open diagonal. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127, 638-645.
- Leynaud, G. C., Pelegrin, N., y Lescano, J. N. (2006). Anfibios y reptiles. *Córdoba, Argentina: Academia Nacional de Ciencias*, 219-235.
- Lovino, M. A., Müller, G. V., Pierrestegui, M. J., Espinosa, E., y Rodríguez, L. (2022). Extreme precipitation events in the Austral Chaco region of Argentina. *International Journal of Climatology*, 42(11), 5985-6006.
- Maddison, W. P. M. y D. R. (2021). Mesquite (Version 3.7).
- Maldonado, P., y Höhne, E. (2006). Atlas del Chaco Americano, Proyecto: Educación y Capacitación para el Desarrollo Sostenible del Gran Chaco Americano. *GTZ, Argentina*.
- Martínez, N., Bauer, F., Espinola, V., y Goossen, T. (2020). First record of *Aspronema dorsivittatum* (Cope, 1862) in Pozo Colorado, Paraguay (Squamata: Scincidae). *Herpetology Notes*, 13, 905-906.
- Matteucci, S. D. (2011). En el año de la biodiversidad: ¿Es la pérdida de biodiversidad un problema biológico-ecológico?

- Montero, R. (1996). *Amphisbaena bolivica* Mertens 1929, nueva combinación (Squamata: Amphisbaenia). *Cuadernos de herpetología*, 9.
- Montero, R. (2016). On the validity of several Argentinian species of *Amphisbaena* (Squamata, Amphisbaenidae). *Journal of Herpetology*, 50(4), 642-653.
- Mott, T., y Vieites, D. R. (2009). Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51(2), 190-200.
- Motte, M., Bauer, F., Martínez, N., Bogarín, T., y Goossen, T. (2021). Confirmación de la presencia de *Stenocercus caducus* (Squamata: Tropiduridae) en Asunción, Paraguay Confirmation of the presence of *Stenocercus caducus* (Squamata: Tropiduridae) in Asunción, Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 25(2), 165-167.
- Motte, M., Núñez, K., Cacciali Sosa, P., Brusquetti, F., Scott, N. J., y Aquino, A. L. (2009). Categorización del estado de conservación de los anfibios y reptiles de Paraguay. *Cuadernos de herpetología*, 23.
- Motte, M., Tedesco, M. E., Céspedes, J. A., Martínez, N., Zaracho, V., y Yanosky, A. (2015). Contribución al conocimiento de la herpetofauna de Bahía Negra y sus alrededores, Departamento Alto Paraguay, Paraguay.
- Navarro, M. F. C. N. M., M.J; Gavier-Pizarro, G.; Volante, J.N. (2020). Escenarios Futuros de Expansión Agropecuaria en la Ecorregion Chaqueña. *Fase I. Boletín técnico de la Fundación Vida Silvestre Argentina. Acuerdo de Asistencia Técnica con el INTA 2017-2018. Buenos Aires, Argentina.*
- Neto, P. L., y Loyola, R. (2016). Biogeografía da conservação. *Biogeografia da América do Sul: analisando espaço, tempo e forma*, 2nd. ROCA Editors, 168-179.
- Ojeda, R. A. (2014). Acerca del estudio de la historia natural. *Mastozoología neotropical*, 21(1), 5-8.
- 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., y Morrison, J. C. (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.
- Paz, R. G., Lipshitz, H., Zerda, H. R., y Tiedeman, J. (2015). Estructura agraria, áreas de concentración de la agricultura familiar y procesos de expansión de la frontera agropecuaria en Santiago del Estero, Argentina.

- Pelegrin, N., y Bucher, E. (2012). Effects of habitat degradation on the lizard assemblage in the Arid Chaco, central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 79, 13-19.
- Peña-Joya, K., Cupul-Magaña, F., Rodríguez-Zaragoza, F., Moreno, C., y Téllez-López, J. (2020). Spatio-temporal discrepancies in lizard species and functional diversity. *Community Ecology*, 21(1), 1-12.
- Peñaranda, E. M., y Castro, J. M. (2015). *Guía Ilustrada de Fauna Silvestre de las Áreas de Operación San Alberto, San Antonio e Itaú*: Petrobras Bolivia - GeoAmbiente Ltda., Gran Chaco-Bolivia.
- Perez, R., Ribeiro, S., y Borges-Martins, M. (2012). Reappraisal of the taxonomic status of *Amphisbaena prunicolor* (Cope 1885) and *Amphisbaena albocingulata* Boettger 1885 (Amphisbaenia: Amphisbaenidae). *Zootaxa*, 3550(1), 1-25.
- Pesci, G. P., Sánchez, J. M., Muniz Leão, S., y Pelegrin, N. (2018). Reptiles y anfibios de una localidad del Chaco Húmedo en Formosa, Argentina.
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- Pincheira-Donoso, D., Scolaro, J. A., y Sura, P. (2008). A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa*, 1800(1), 1-85.
- Pisano, M. F., y Pommarés, N. N. (2017). Región Chaco Pampeana: Depósitos fluvio lacustres.
- Podani, J., y Schmera, D. (2006). On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, 115(1), 179-185.
- Prado, W. S., Segundo, C., y Arias, E. (2015). Relevamiento de herpetofauna y etnoherpetología en tierras comunitarias wichí del chaco semiárido.
- 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), 1-54.
- Recoder, R. S., De Pinho Werneck, F., Teixeira Jr, M., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., y Rodrigues, M. T. (2014). Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171(1), 206-225.
- Recoder, R. S., Ribeiro, M. C., y Rodrigues, M. T. (2013). Spatial variation in morphometry in *Vanzosaura rubricauda* (Squamata, Gymnophthalmidae) from

- open habitats of South America and its environmental correlates. *South American Journal of Herpetology*, 8(3), 186-197.
- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K., y Diniz-Filho, J. A. F. (2011). Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1577), 2536-2544.
- Sánchez, J. M., Lara-Reséndiz, R. A., Muniz Leão, S., y Pelegrin, N. (2020). First records of *Homonota underwoodi* Kluge, 1964 (Squamata: Phyllodactylidae) for the province of Córdoba, Argentina. *Cuadernos de herpetología*, 34.
- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51(3), 408-418.
- Souza, F. L., Uetanabaro, M., Landgref-Filho, P., Piatti, L., y Prado, C. P. (2016). Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List*, 6(3), 470-475.
- Tamburini, D., y Torres, R. (2020). ¿ Qué fauna silvestre encontramos en el Chaco?
- Team, Q. D. (2021). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from <https://qgis.org>
- Team, R. C. (2020). R: A language and environment for statistical computing. (Version 3.6.3). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Tedesco, M., Anosky, A., García, J. R., Motte, M., Céspedes, J., y Álvarez, B. (2015). Distribución de las especies *Notomabuya frenata* y *Copeoglossum nlgropunctatum* (Squamata: Scincidae) en el Gran Chaco Americano. *Facena*, 31, 59-63.
- Teixeira, A. A. M., Roberto, I. J., de Oliveira, H. F., Guilherme, J., de Sousa, G., Teles, D. A., Freita, F. R. V., y Ávila, R. W. (2013). Phloem sap feeding in *Lygodactylus klugei* (Squamata: Gekkonidae) in northeastern Brazil. *American Naturalist*, 100, 611-617.
- The Nature Conservancy (TNC), Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA), Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco (DeSdel Chaco), y Wildlife Conservation Society Bolivia (WCS). (2005). *Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano/Gran Chaco Americano Ecoregional Assessment*: Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.

- 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.
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W., y Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*, 204, 23-31.
- Torrella, S. A., y Adámoli, J. (2005). Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. *La situación ambiental Argentina, 2005*, 73-75.
- Uetz, P. y H., J. . (2021). The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>
- Vallejos, M., Volante, J. N., Mosciaro, M. J., Vale, L. M., Bustamante, M. L., y Paruelo, J. M. (2015). Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregion: a plot level geo-database from 1976 to 2012. *Journal of Arid Environments*, 123, 3-11.
- Vanzolini, P. E. (1974). Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, Northeastern Brasil.
- Velásquez-Puentes, F. J., y Bacon, C. D. (2016). Una introducción a la estructura filogenética de comunidades: Un caso de estudio en palmas de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 51(2), 126-140.
- Vidan, E., Novosolov, M., Bauer, A. M., Herrera, F. C., Chirio, L., de Campos Nogueira, C., Doan, T. M., Lewin, A., Meirte, D., y Nagy, Z. T. (2019). The global biogeography of lizard functional groups. *Journal of Biogeography*, 46(10), 2147-2158.
- Villamil, J., Avila, L. J., Morando, M., Sites Jr, J. W., Leaché, A. D., Maneyro, R., y Camargo, A. (2019). Coalescent-based species delimitation in the sand lizards of the *Liolaemus wiegmannii* complex (Squamata: Liolaemidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 138, 89-101.
- Villaseñor, J. L. (2015). ¿La crisis de la biodiversidad es la crisis de la taxonomía? *Botanical Sciences*, 93(1), 03-14.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., y Kembel, S. W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18).
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., y Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.
- Werneck, F. P., Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., y Sites, J., Jack W. (2012). Deep diversification and long-term persistence in the South American 'dry

- diagonal': integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution*, 66(10), 3014-3034.
- Werner, F. (1910). *Über neue oder seltene Reptilien des Naturhistorischen Museums in Hamburg: II. Eidechsen*: Gräfe & Sillem.
- Winter, M., Devictor, V., y Schweiger, O. (2013). Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in ecology & evolution*, 28(4), 199-204.
- Zheng, Y., y Wiens, J. J. (2016). Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Mol Phylogenet Evol*, 94(Pt B), 537-547. doi:10.1016/j.ympev.2015.10.009

ANEXO DE FIGURAS

Amphisbaenidae

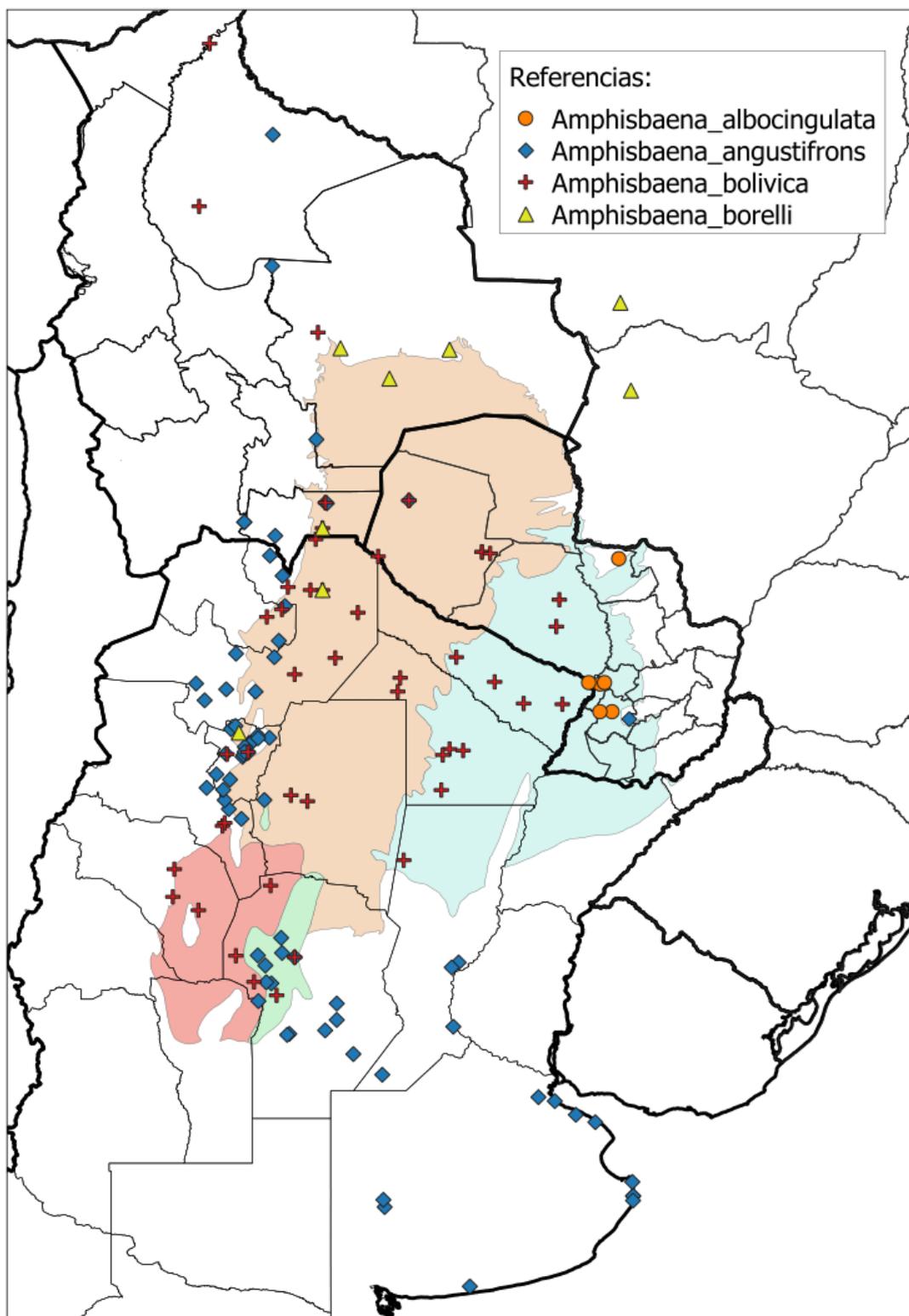


Figura A1: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Amphisbaena albocingulata*, *A. angustifrons*, *A. bolivica* y *A. borelli*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

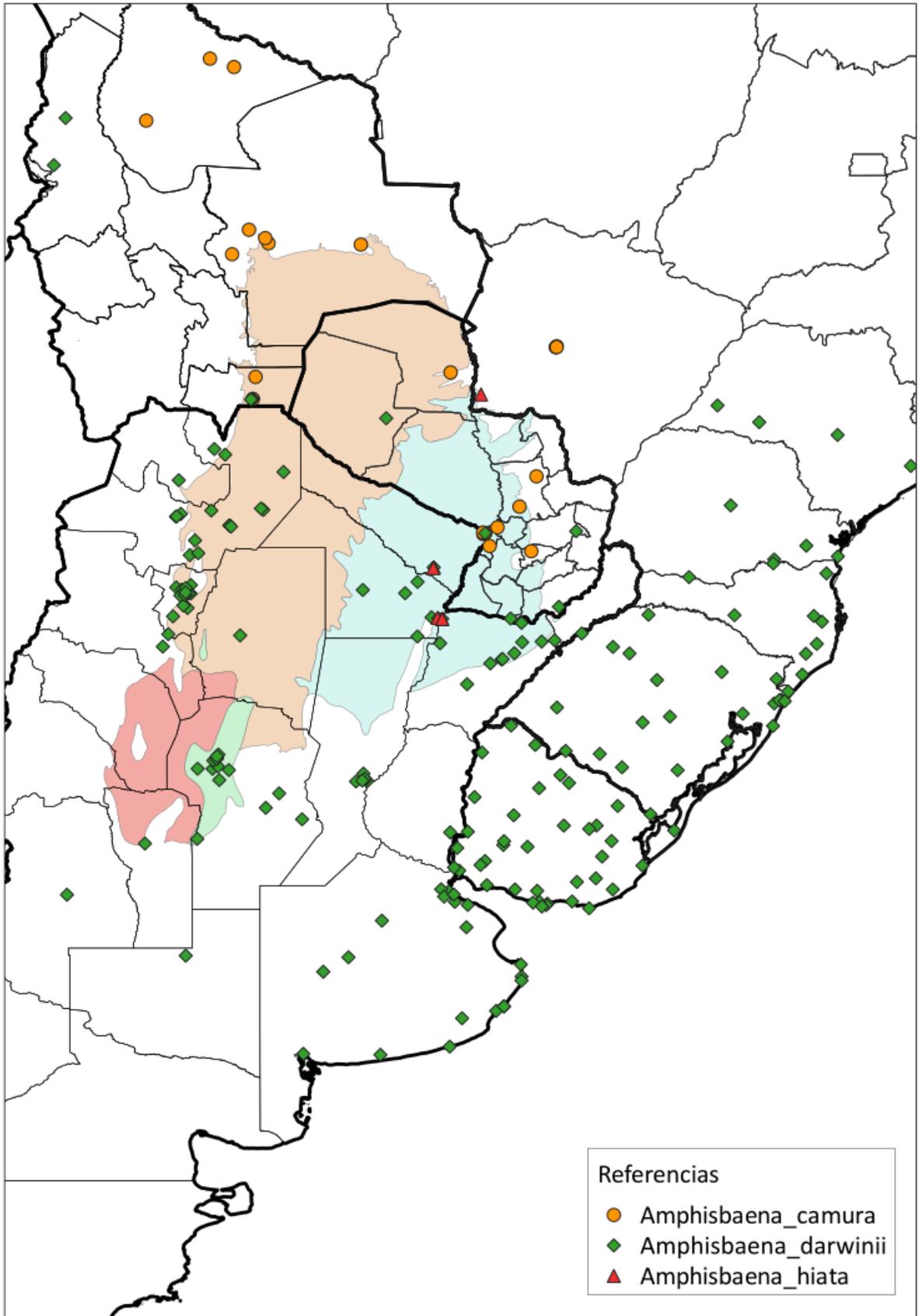


Figura A2: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Amphisbaena camura*, *A. darwinii*, y *A. hiata*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

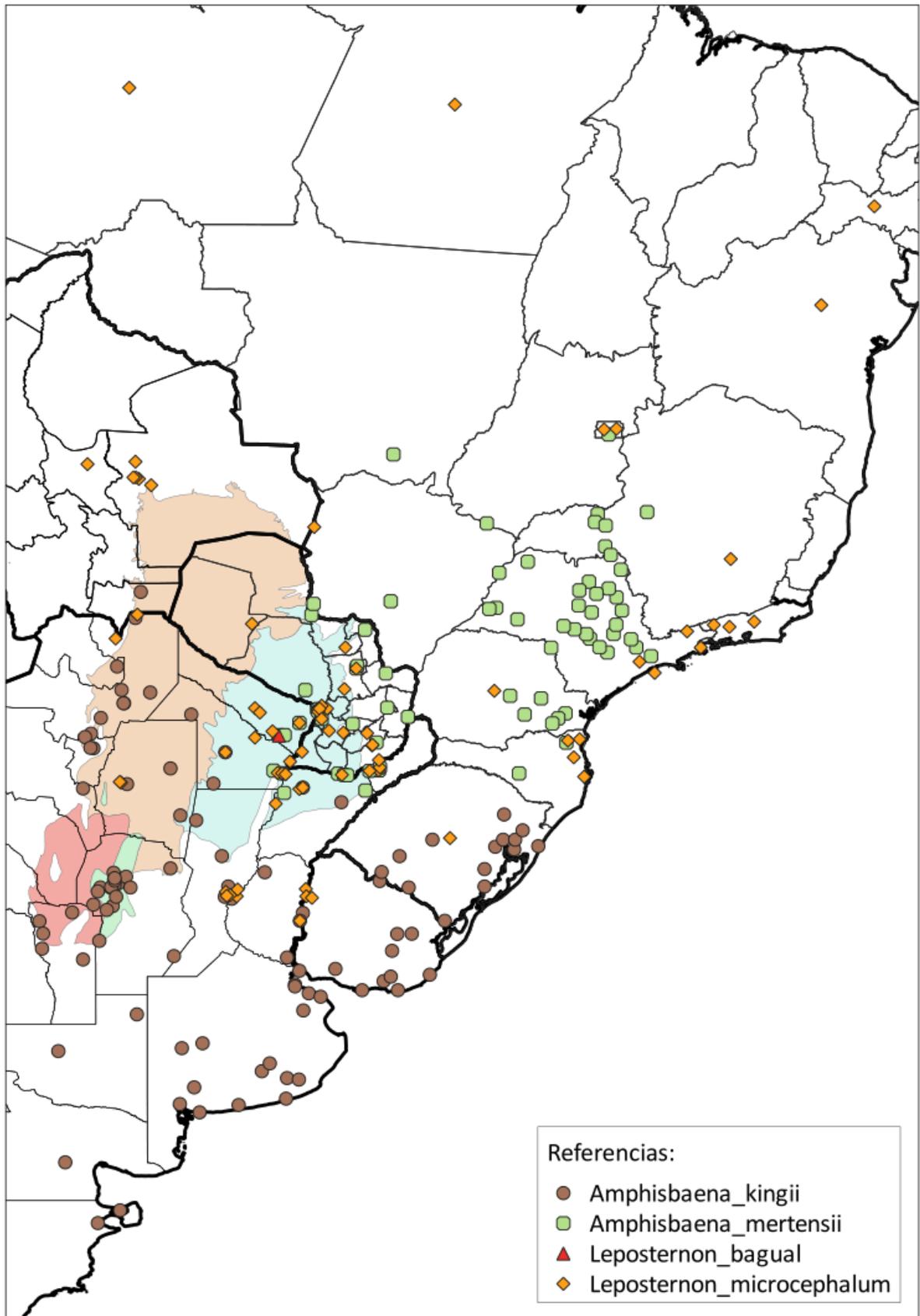


Figura A3: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Amphisbaena kingii*, *A. mertensii*, *Leposternon bagual* y *L. microcephalum*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Diploglossidae

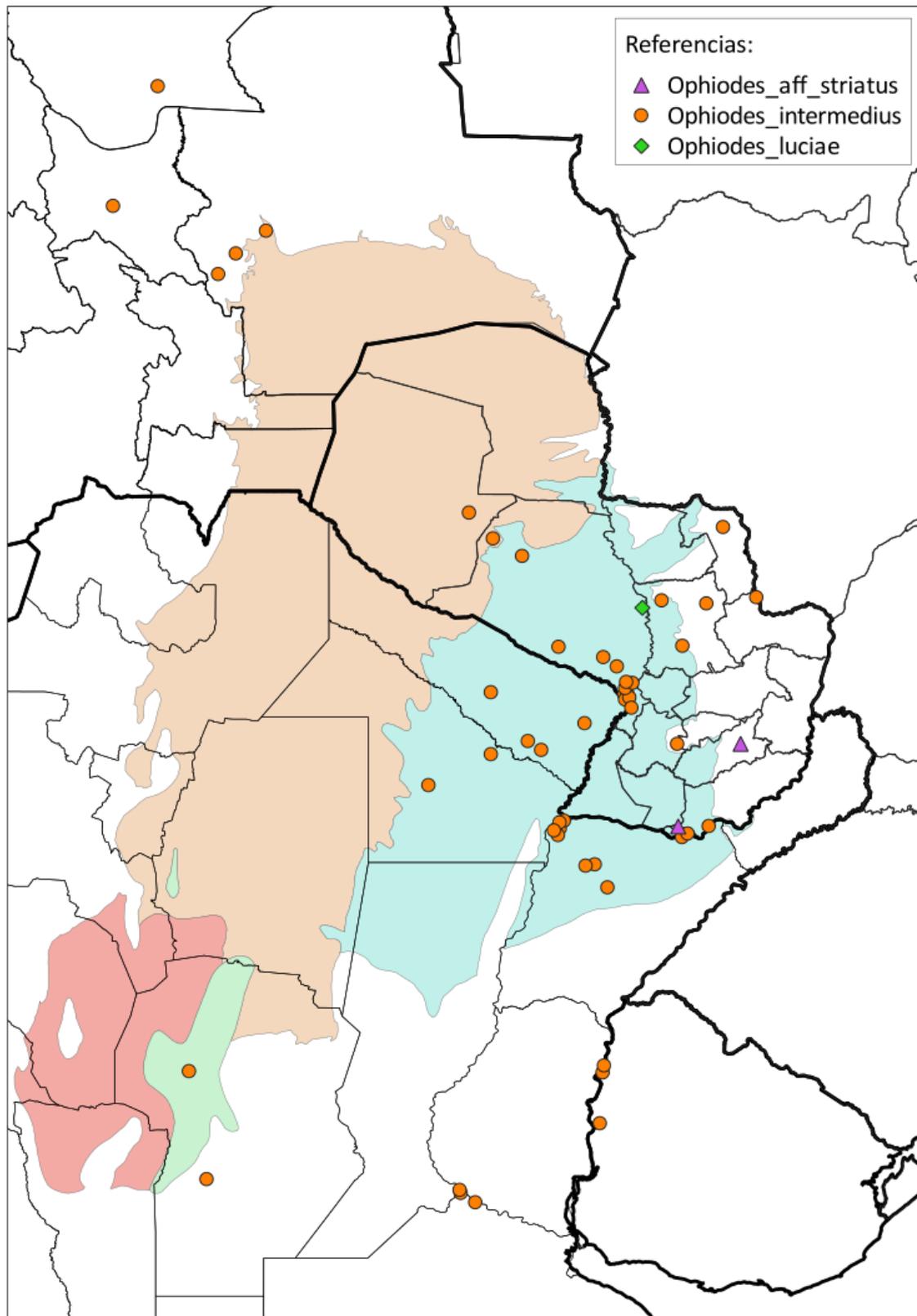


Figura A4: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Ophiodes* aff. *striatus*, *O. intermedius* y *O. luciae*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Gekkonidae

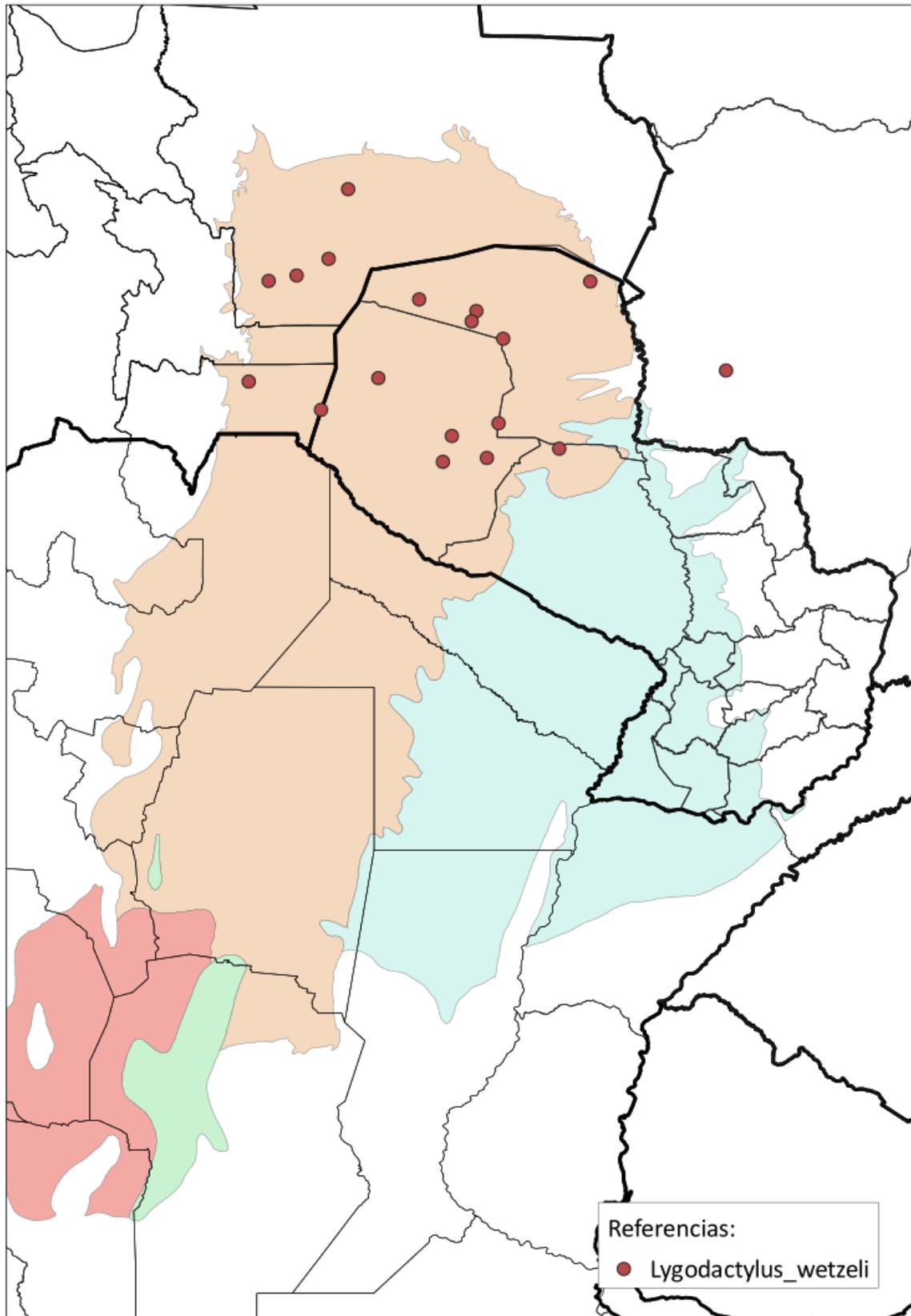


Figura A5: Distribución obtenida de la especie analizada: *Lygodactylus wetzeli*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Gymnophthalmidae

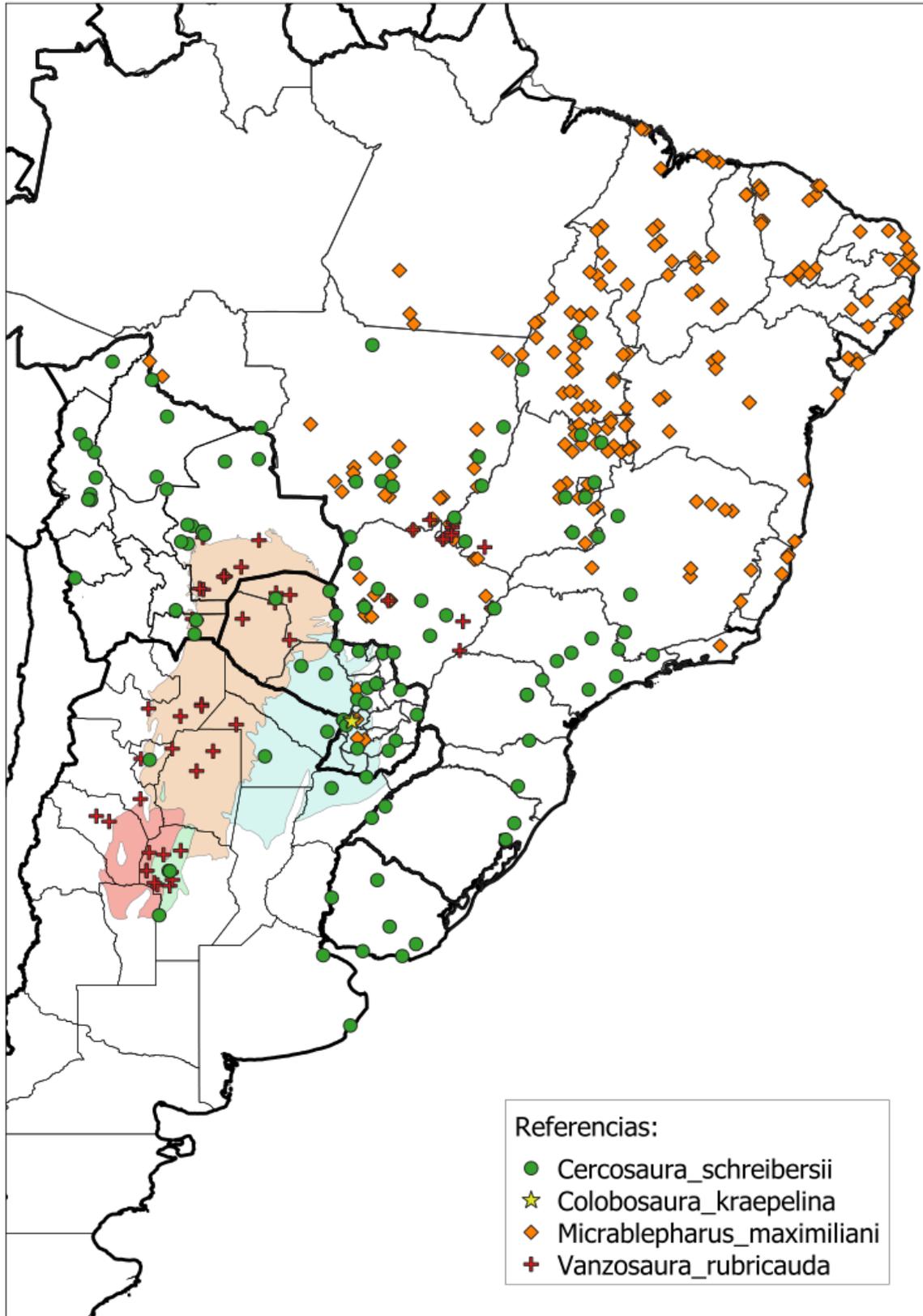


Figura A6: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Cercosaura schreibersii*, *Colobosaura kraepelini*, *Micrablepharus maximiliani* y *Vanzosaura rubricauda*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Leiosauridae

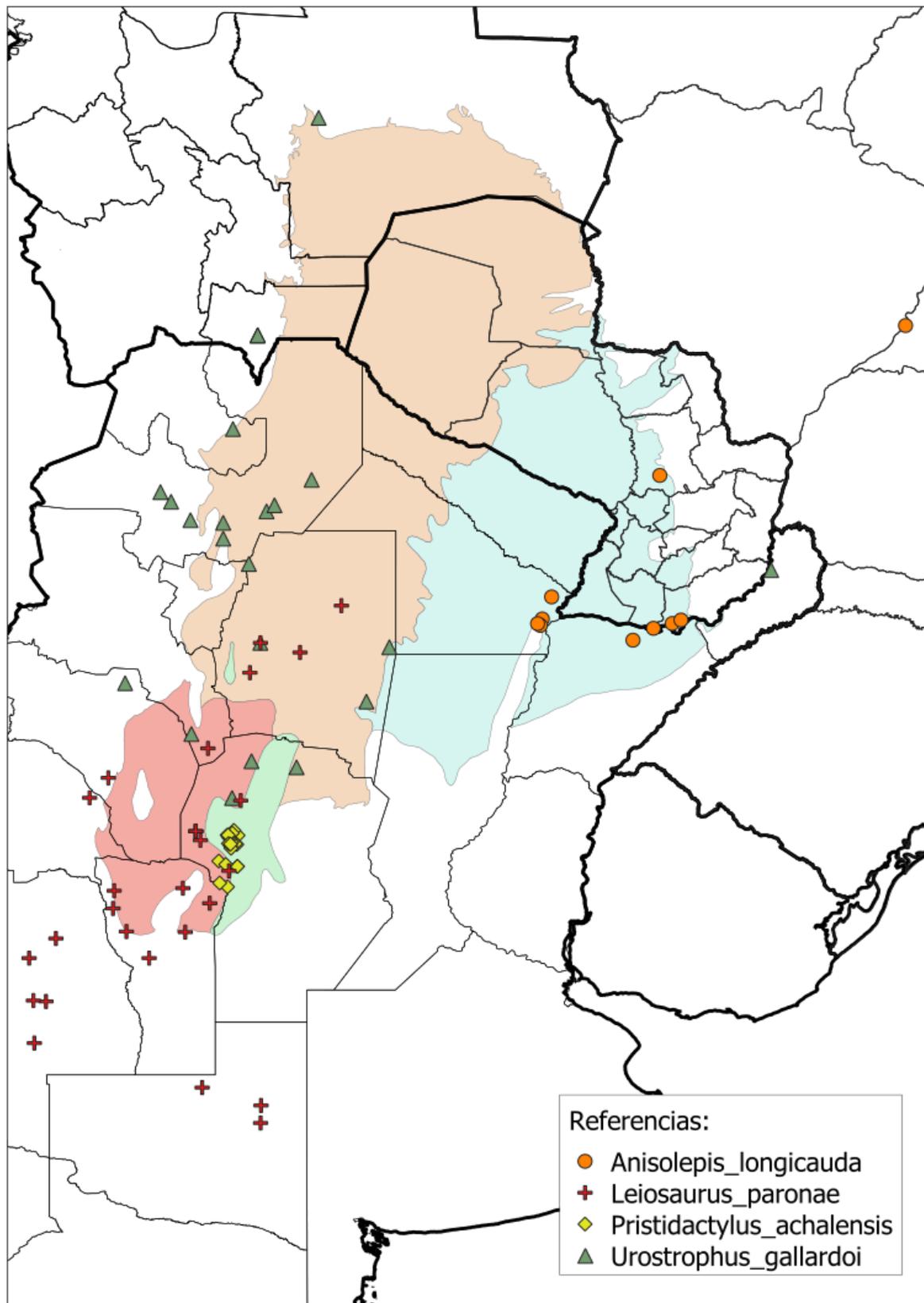


Figura A7: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Anisolepis longicauda*, *Leiosaurus paronae*, *Pristidactylus achalensis* y *Urostrophus gallardoi*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Liolaemidae

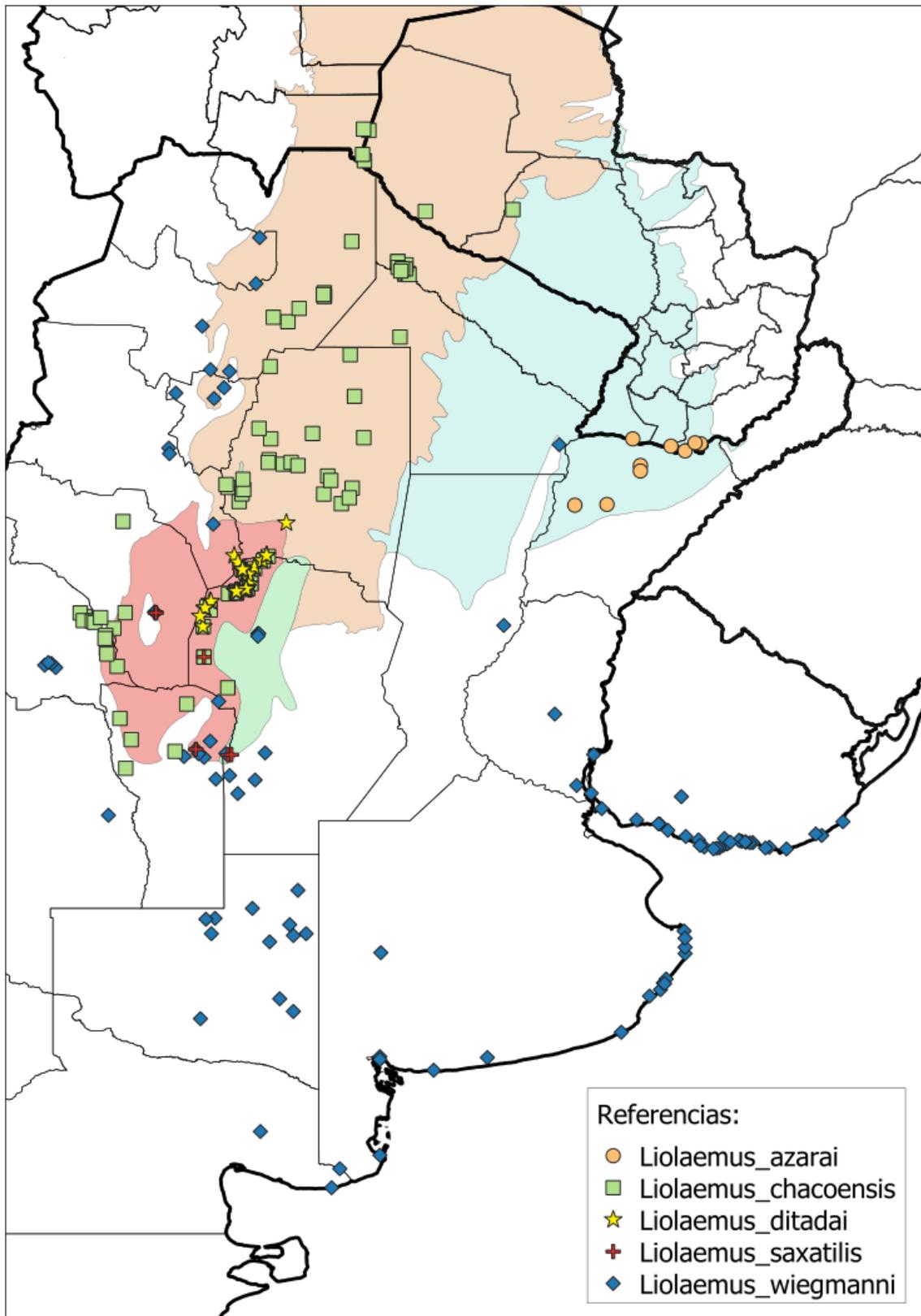


Figura A8: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Liolaemus azarai*, *L. chacoensis*, *L. ditadai*, *L. saxatilis* y *L. wiegmanni*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Phyllodactylidae

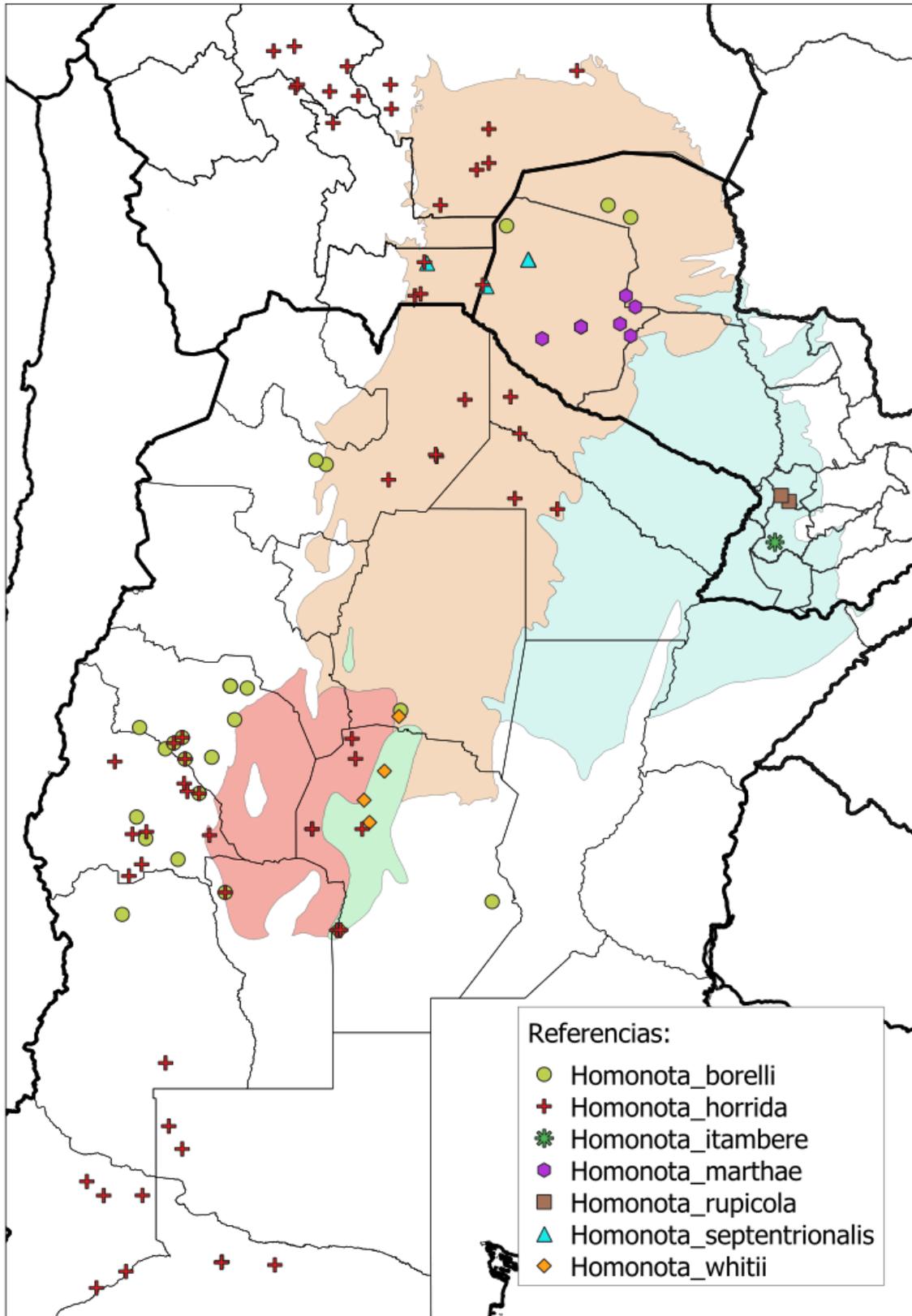


Figura A9: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Homonota borelli*, *H. horrida*, *H. itambere*, *H. marthae*, *H. rupicola*, *H. septentrionalis* y *H. whitii*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

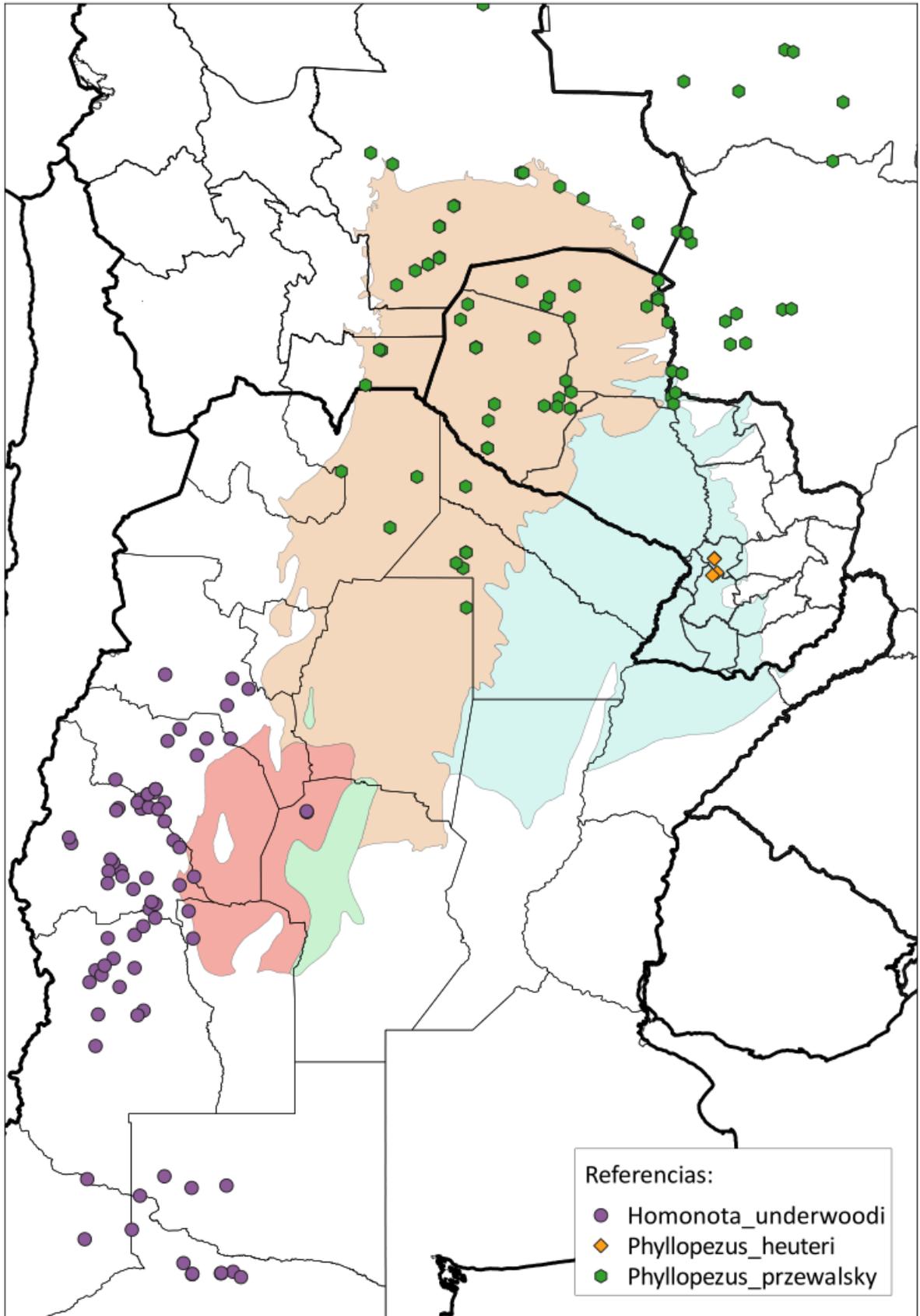


Figura A10: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Homonota underwoodi*, *Phyllopezus heuteri*, y *P. przewalskyi*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Polychrotidae

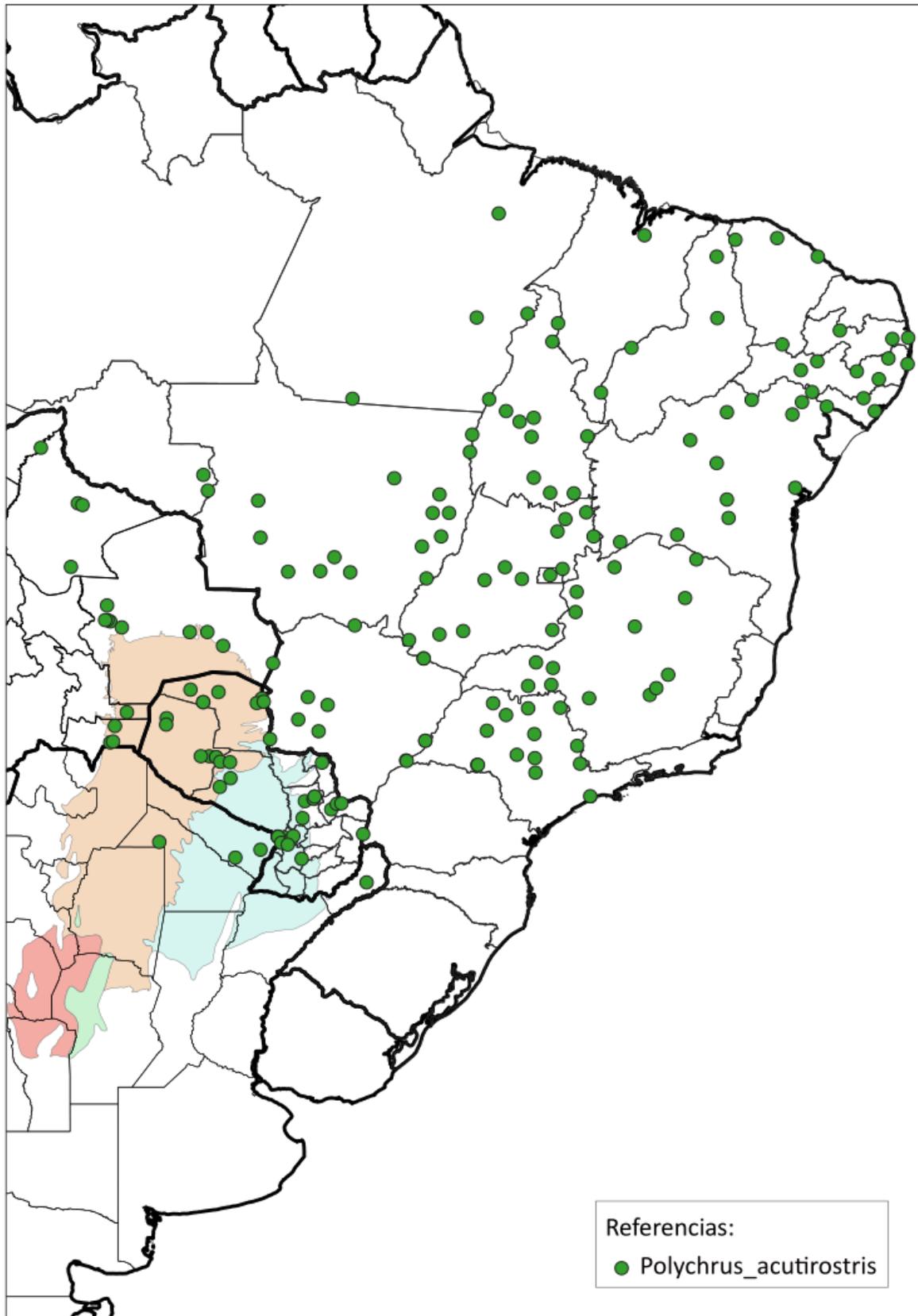


Figura A11: Distribución obtenida de la especie analizada: *Polychrus acutirostris*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Scincidae

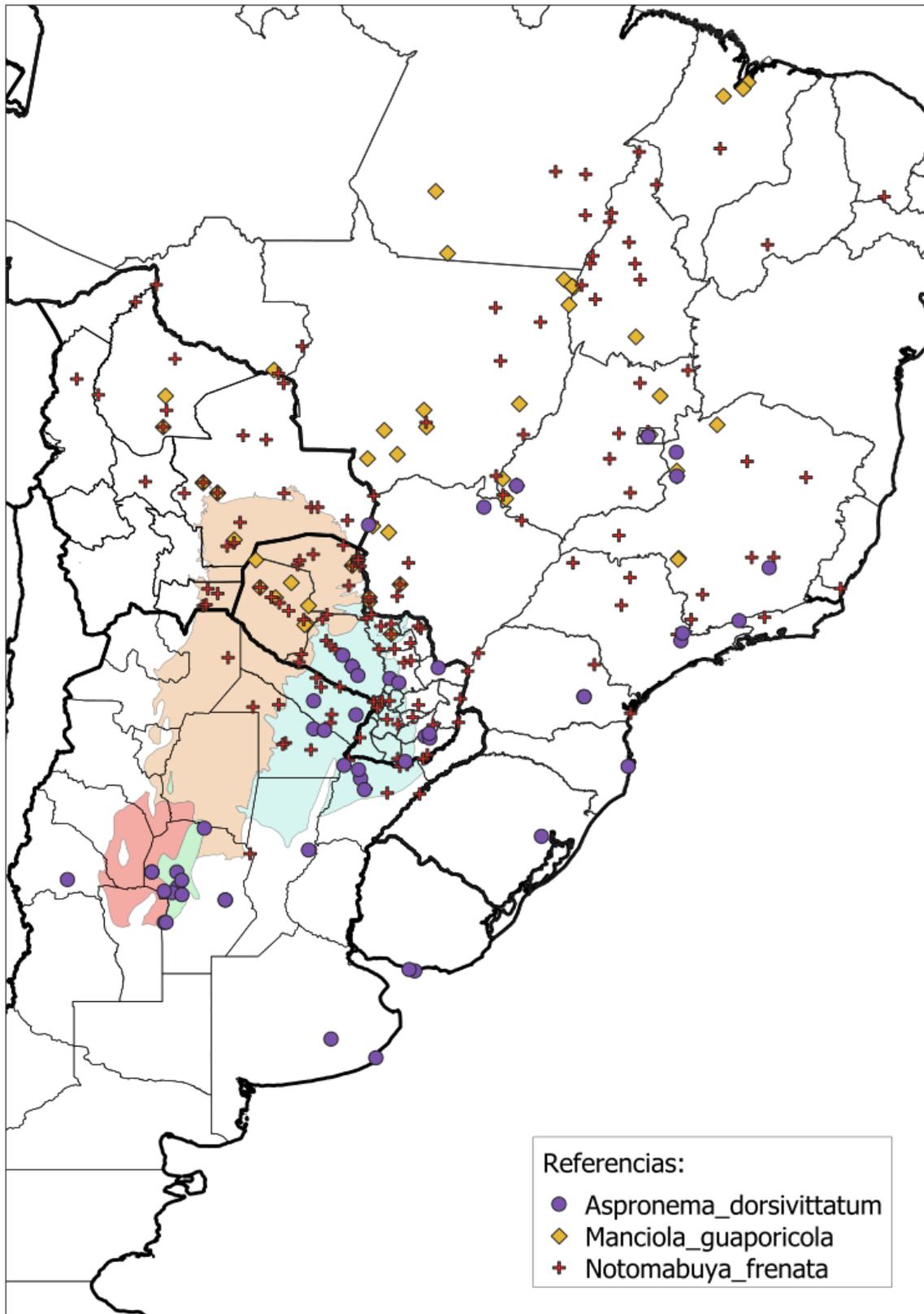


Figura A12: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Aspronema dorsivittatum*, *Manciola guaporicola* y *Notomabuya frenata*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Teiidae

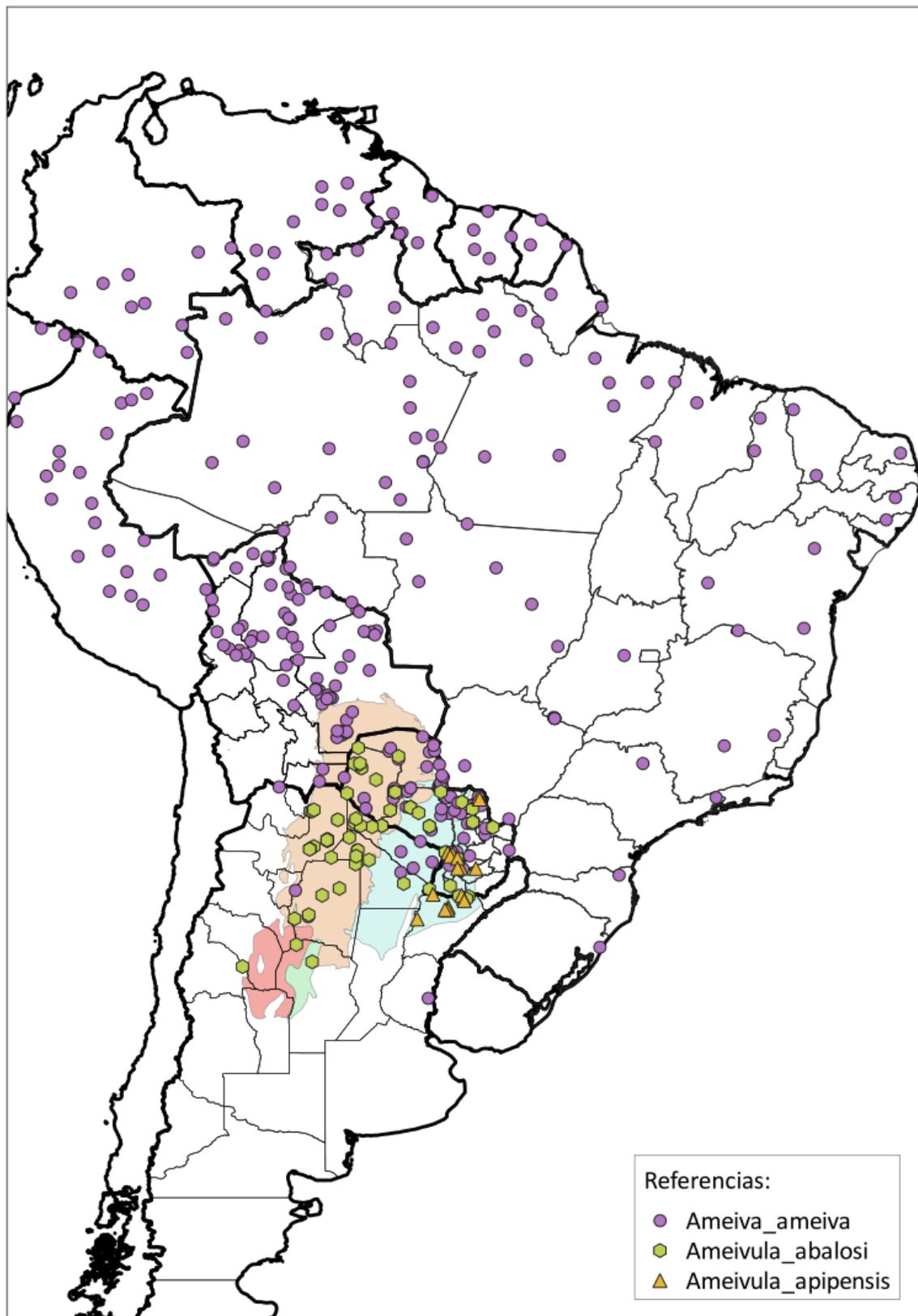


Figura A13: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Ameiva ameiva*, *Ameivula abalosi* y *Ameivula apipensis*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

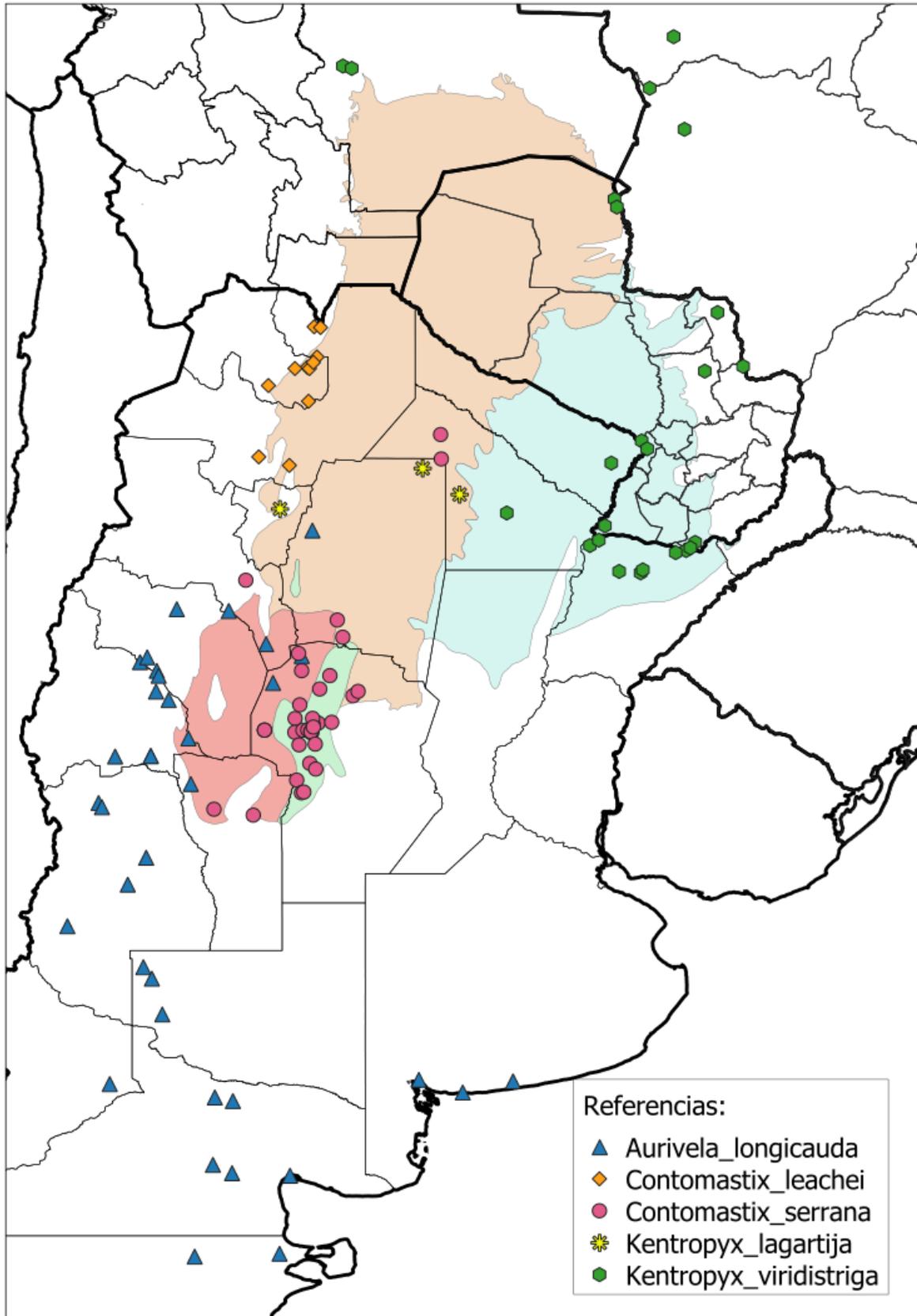


Figura A14: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Aurivela longicauda*, *Contomastix leachei*, *C. serrana*, *Kentropyx lagartija* y *K. viridistriga*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

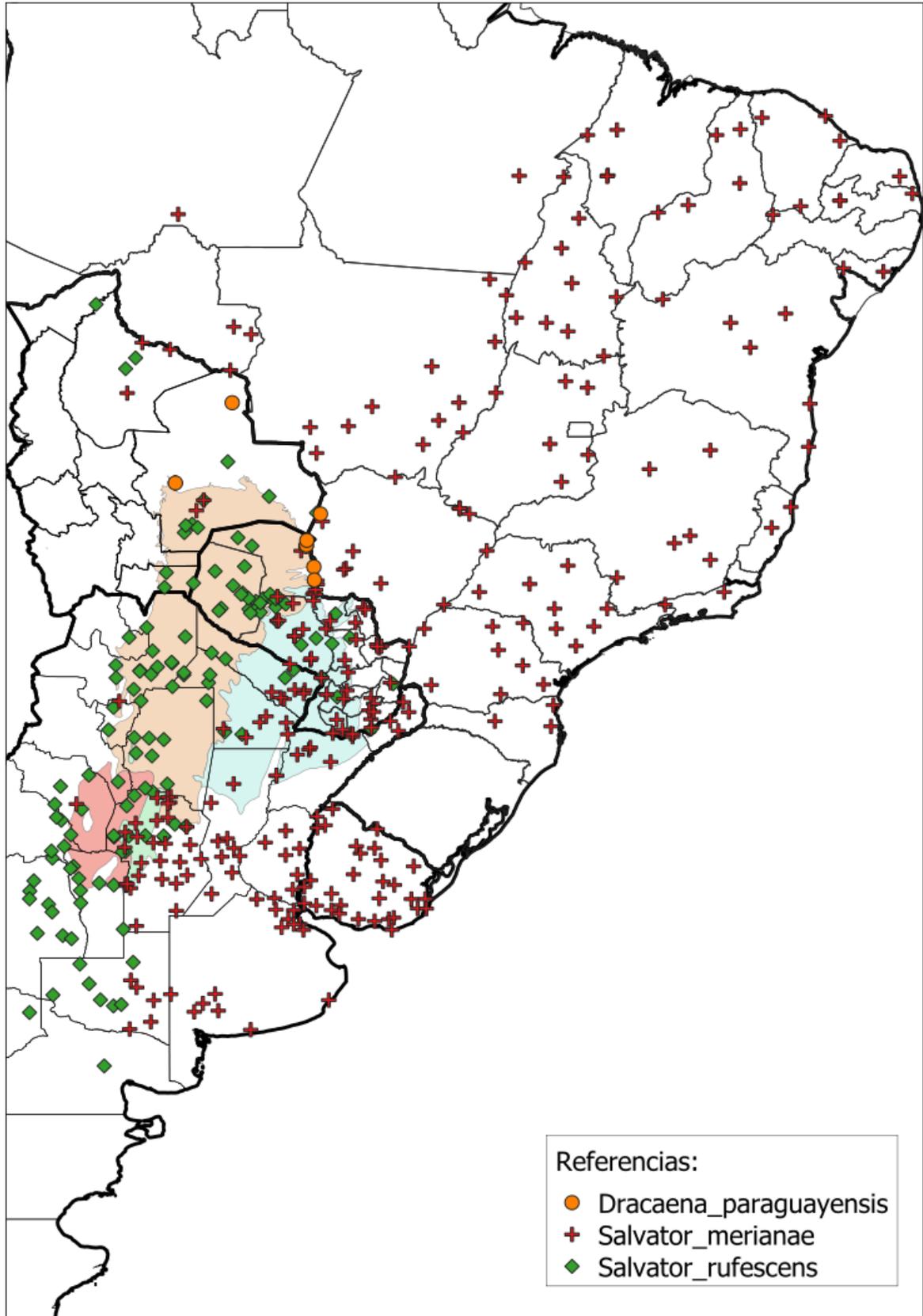


Figura A15: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Salvalor merianae* y *S. rufescens*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

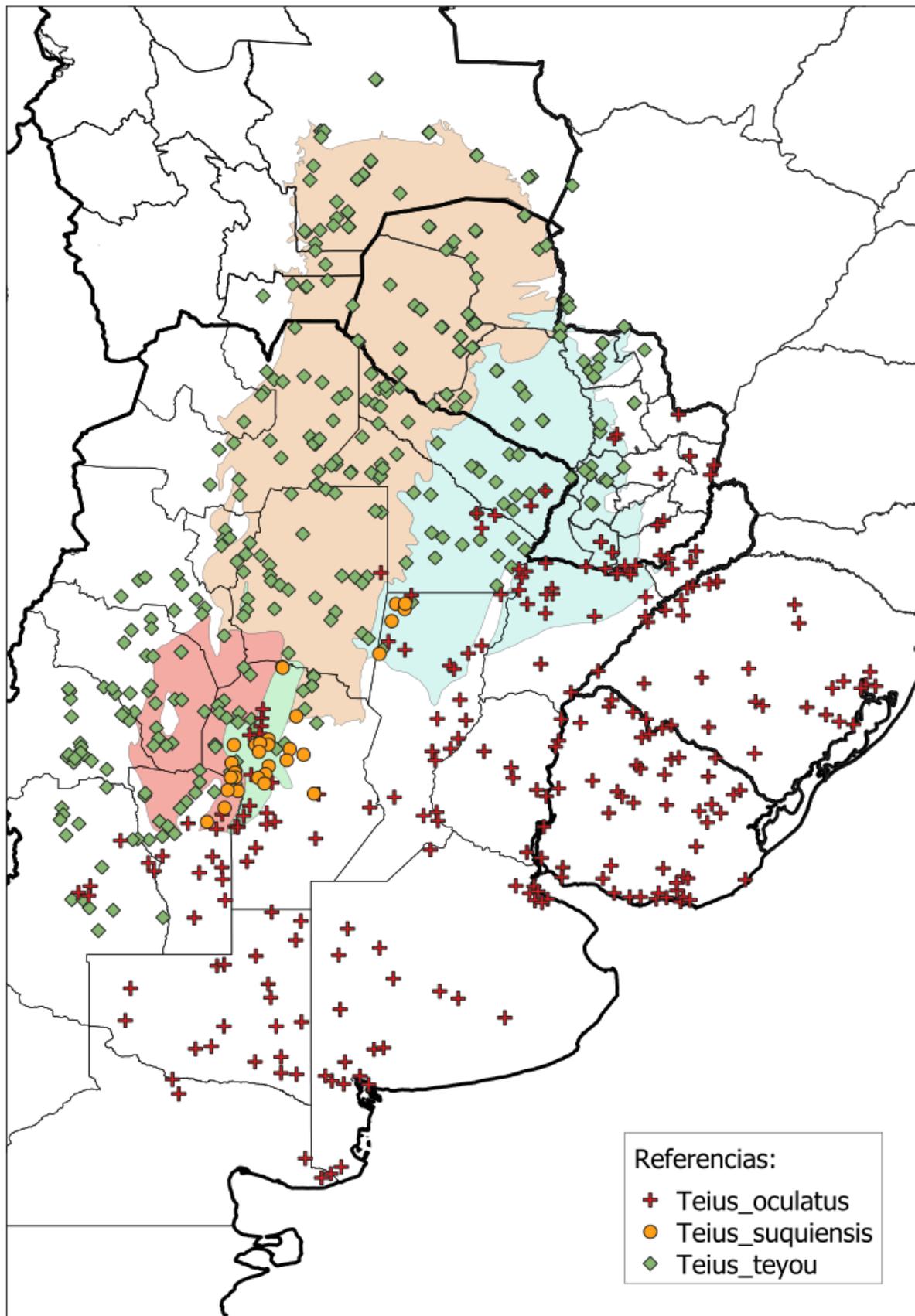


Figura A16: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Teius oculatus*, *T. suquiensis* y *T. teyou*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

Tropiduridae

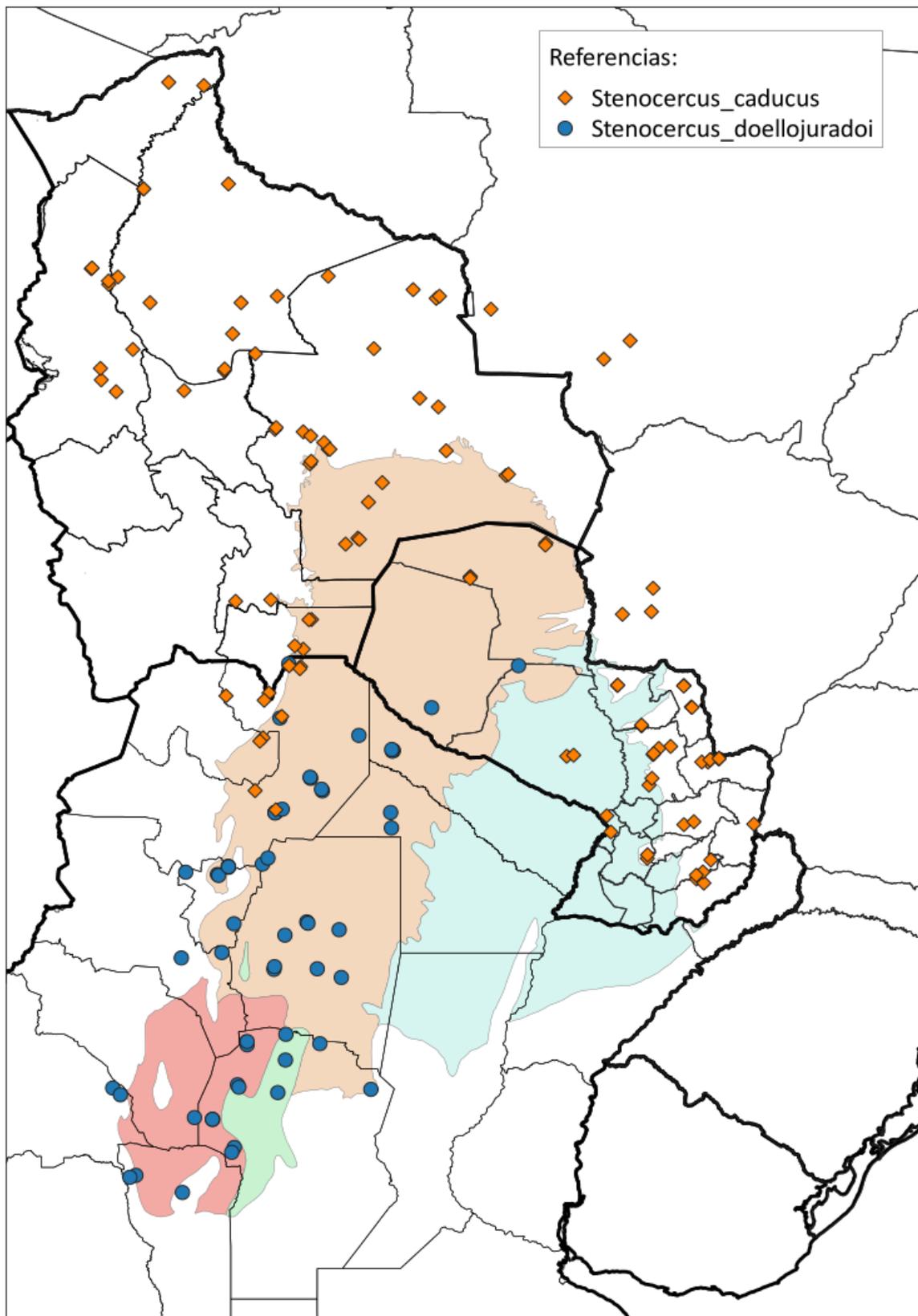


Figura A17: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Stenocercus caducus* y *S. doellojuradoi*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

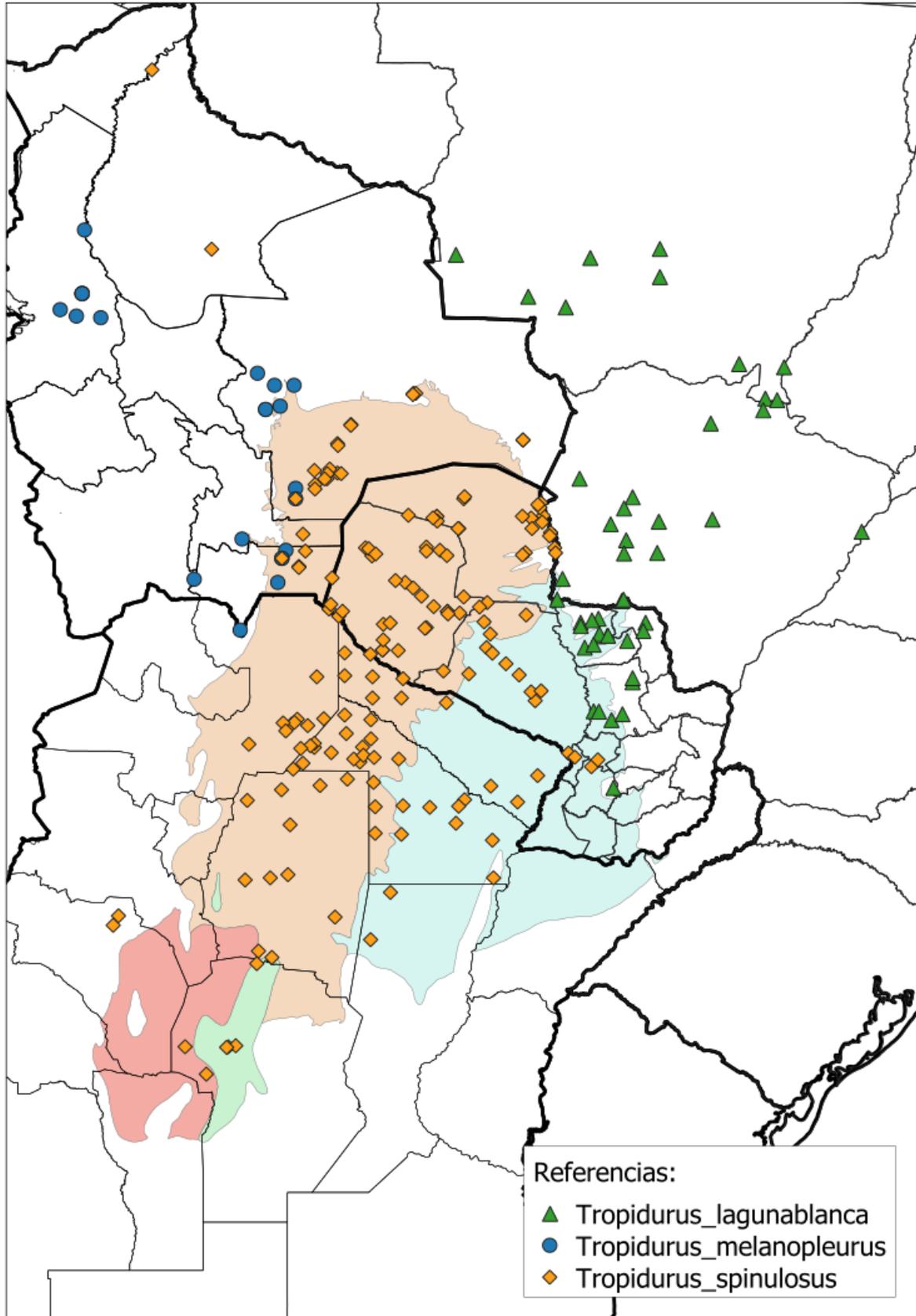


Figura A18: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Tropidurus lagunablanca*, *T. melanopleurus* y *T. spinulosus*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).

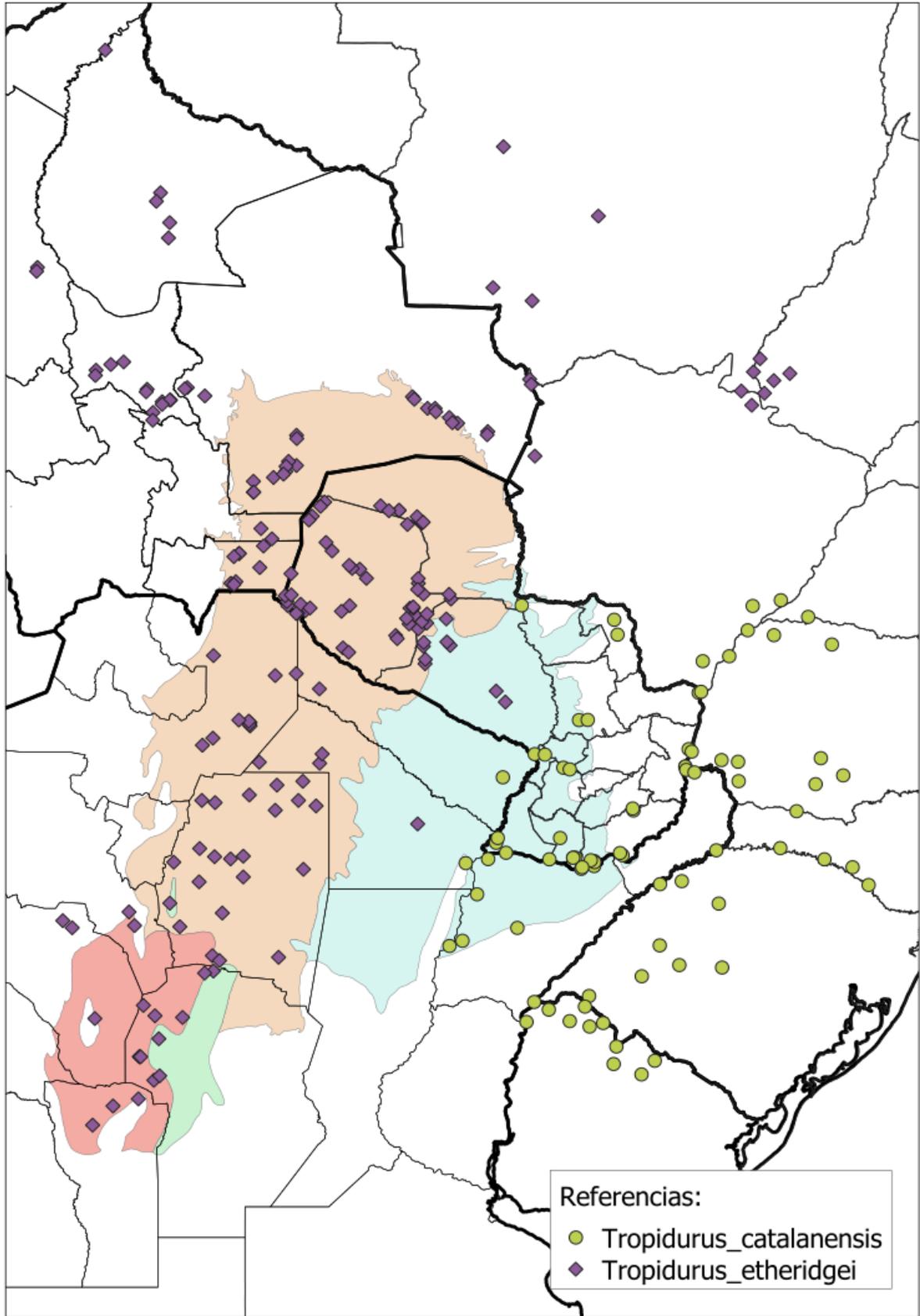


Figura A19: Distribución obtenida de las especies analizadas: *Tropicurus catalanensis* y *T. etheridgei*. Referencias de la región chaqueña: Chaco Húmedo (celeste), Chaco Semiárido (naranja), Chaco Árido (rojo) y Chaco Serrano (verde).