

Contribuciones al conocimiento de la distribución de una serpiente rara y endémica: *Phalotris nigrilatus* Ferrarezzi, 1993 (Squamata: Dipsadidae)

Pier Cacciali^{1,2*} & Danilo Krause³

¹ Instituto de Investigación Biológica del Paraguay, Del Escudo 1607, 1425 Asunción, Paraguay. ² Guyra Paraguay, Parque Ecológico Capital Verde – Viñas Cué, Av. Cnel. Carlos Bóveda c/ San Andrés, Asunción, Paraguay. ³ Serpentario Guaraní, Calle Visión, 20507 Colonia Friesland, San Pedro, Paraguay.

*Autor de correspondencia: pier_cacciali@yahoo.com

Resumen

Phalotris nigrilatus Ferrarezzi, 1993 es una serpiente fosorial, endémica de Paraguay, conocida por su rareza y escasa información ecológica. En este trabajo se reportan cuatro nuevos registros de la especie en el departamento de San Pedro, los cuales extienden su rango de distribución confirmado hacia el este en aproximadamente 23 km. Los ejemplares fueron detectados durante un protocolo de búsqueda sistemática a lo largo de la Ruta Nacional 22 y zonas periurbanas cercanas. La mayoría de los registros se asociaron a hábitats con remanentes de bosque, aunque un individuo fue encontrado en un entorno domiciliario, lo que podría indicar cierta plasticidad ecológica. Se describen características morfológicas, patrones de coloración y lepidosis, todas dentro de la variabilidad conocida para la especie, salvo por una reducción notable de la línea vertebral oscura en un ejemplar. Además, se desarrolló por primera vez un modelo de distribución potencial utilizando el algoritmo MaxEnt, el cual presentó alta capacidad predictiva (AUC = 0.968) y sugiere que la especie podría estar adaptada a ambientes térmicamente estables con cierta cobertura nubosa. Estos hallazgos refuerzan la necesidad urgente de implementar medidas de conservación dirigidas, debido a la distribución restringida y el elevado grado de transformación del hábitat en su área de ocurrencia.

Palabras clave: Serpiente endémica, Paraguay, fosorial, MaxEnt, distribución potencial, conservación.

Abstract

Phalotris nigrilatus Ferrarezzi, 1993 is a fossorial snake endemic from Paraguay, known for its rarity and limited ecological information. In this study, we report four new records of the species from the San Pedro Department, extending its confirmed distribution range approximately 23 km eastward. Specimens were detected during a systematic field survey along National Route 22 and nearby peri-urban areas. Most individuals were associated with forest remnants, although one was found in a domestic setting, suggesting potential ecological plasticity. Morphological traits, coloration, and lepidosis were documented, showing consistency with previously described variability, except for one specimen with a markedly reduced dorsal vertebral line. Additionally, we generated the first potential distribution model for the species using the MaxEnt algorithm, which showed high predictive performance (AUC = 0.968) and suggested adaptation to thermally stable environments with moderate cloud cover. These findings underscore the urgent need for targeted conservation measures, given the species' restricted range and the high degree of habitat transformation across its known distribution.

Key words: Endemic snake, Paraguay, fossorial, MaxEnt, potential distribution, conservation.

Introducción

Phalotris nigrilatus Ferrarezzi, 1993 es una serpiente de hábitos fósoriales, endémica del Departamento de San Pedro en Paraguay, y considerada una de las especies más enigmáticas del género *Phalotris* debido a su rareza y desconocida información biológica (Cacciali, 2024). Fue descrita originalmente a partir de un único ejemplar hembra (FML 709), colectado en el distrito de Lima, Departamento de San Pedro, en el año 1973 (Ferrarezzi, 1993). Este primer registro permaneció como el único dato confirmado de la especie durante más de una década, lo que restringía severamente el conocimiento sobre su diagnóstico y variabilidad morfológica.

No fue sino hasta la recopilación de dos especímenes adicionales (MUHINA 89, 91), provenientes también de la región de San Pedro y colectados casi una década y media antes que el holotipo (1957), que se pudo confirmar su validez como especie y realizar una descripción más completa, incluyendo por primera vez detalles morfológicos de los hemipenes y variaciones intraespecíficas, como el dimorfismo sexual (Cacciali et al., 2007). Más recientemente, un nuevo trabajo incluye información en base a 15 ejemplares colectados entre 1954 y 1959 (NHM 1955.1.5.99, 1955.1.6.2–3, 1956.1.3.48, 1956.1.16.39–40, 1958.1.2.30, 1960.1.3.5–8) además de un individuo capturado en el año 2019 (MNHNP 12577) lo que permitió describir por primera vez su coloración en vida y comportamiento defensivo (Cacciali et al., 2020).

Este último individuo representó una nueva localidad y continúa siendo una especie con rango muy restringido limitándose a una franja de apenas 78 km dentro de un ambiente de transición entre el Chaco Húmedo y el Bosque Atlántico (Cacciali et al., 2020). En conclusión, son 15 los ejemplares conocidos de la especie, con tres localidades, y con una temporalidad que abarca la década de los años 50 (13 especímenes), y un ejemplar en 1973 y otro en 2019, este último en un lapso de 46 años de diferencia con el anterior. En esta contribución se dan a conocer ejemplares adicionales, encontrados durante búsqueda activa y recorridos en rutas, en la zona de distribución de la especie, con aportes al conocimiento de su distribución geográfica.

Metodología

Con el objetivo de detectar nuevos registros de *P. nigrilatus* y aportar datos sobre su distribución geográfica en el sur de su rango conocido, se implementó durante todo el año 2024 un protocolo de búsqueda sistemática y dirigida, inspirado en el hallazgo de Cacciali et al. (2020). Los relevamientos se llevaron a cabo a lo largo de la Ruta 22, entre las localidades de Villa del Rosario y su intersección con la Ruta 3, incluyendo además zonas urbanas y periurbanas aledañas (Fig. 1). En total se realizaron 52 recorridos, a razón de uno por semana, cubriendo diferentes franjas horarias del día (diurnas, crepusculares y nocturnas) con el fin de maximizar la posibilidad de detección, dado el comportamiento poco conocido de la especie.

Las búsquedas en ruta se realizaron en vehículo, circulando a una velocidad constante de 50 km/h para facilitar la observación de individuos sobre el asfalto o sus márgenes. En sectores urbanos o caminos secundarios, la velocidad de desplazamiento se redujo a entre 20 y 30 km/h. Además, se respondieron activamente alertas provenientes de vecinos que notificaban la presencia de ofidios en sus viviendas o predios, permitiendo extender las búsquedas a sitios no considerados inicialmente.

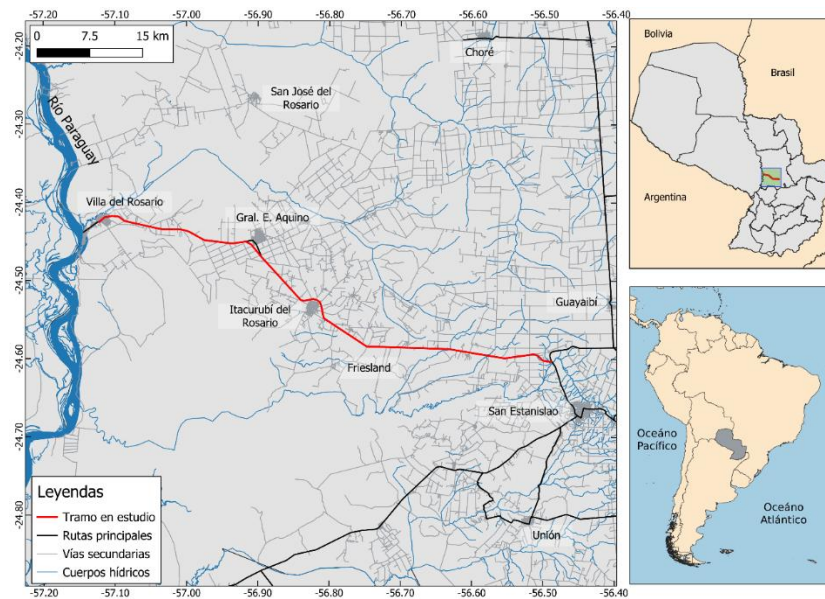


Figura 1. Mapa de ubicación del tramo estudiado de la Ruta Nacional 22 (línea roja), y su relación en el contexto geográfico del Paraguay.

En los ejemplares colectados se registraron la longitud hocico–cloaca (LHC) y la longitud caudal (LC) utilizando una cinta métrica con una precisión de 1 mm. Los caracteres merísticos se obtuvieron siguiendo los criterios establecidos por Cacciali et al. (2020), adoptando el método de Dowling (1951) para el conteo de escamas ventrales. Las estructuras cefálicas pares se describen en orden izquierdo/derecho, y los caracteres dañados se indican con una “D”. La determinación del sexo se realizó mediante incisión caudal. Para estandarizar de forma objetiva la descripción de la coloración, se utilizó un catálogo de colores, indicando los códigos específicos entre paréntesis (Köhler, 2012).

Los datos de distribución ya conocidos, sumados a los datos actuales, fueron utilizados para crear por primera vez un esbozo de estimación de la distribución potencial de *P. nigrilatus*, empleando el algoritmo MaxEnt (Maximum Entropy Modeling), ampliamente utilizado para modelar nichos ecológicos y distribuciones de especies a partir de datos de presencia solamente (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). Su robustez frente a pequeños tamaños muestrales (Hernandez et al., 2006) y su capacidad de manejar variables continuas hacen que sea especialmente adecuado para especies raras, crípticas o con escasos registros, como es el caso de *P. nigrilatus*.

En el presente trabajo se adopta como referencia geográfica para la localidad “Colonia Primavera” el punto 24°30’ S, 56°41’ W (decimal: -24.5000°, -56.6833°), tal como lo sugieren Smith et al. (2013), por considerarse la ubicación más coherente con el contexto

histórico de las colectas originales de *P. nigrilatus*. Esta decisión responde a la complejidad asociada a los cambios toponímicos que ha atravesado esta región desde mediados del siglo XX. Mientras que Cacciali et al. (2007) sitúan la localidad en -24.598978°, -56.732487°, y Cacciali et al. (2020) actualizan esa posición a -24.408309°, -56.586373° —ubicación coincidente con la actual “Villa Primavera”—, es importante considerar que durante el período en que se realizaron las colectas históricas, “Colonia Primavera” correspondía a una colonia agrícola de origen británico fundada en 1941 por miembros del movimiento *Bruderhof*, conocidos como hutteritas (Fogel et al., 2024). En

virtud de esta evidencia histórica, se adopta la coordenada propuesta por Smith et al. (2013) como la más representativa de la ubicación original de las colectas, lo que contribuye a una mejor interpretación de la distribución histórica y actual de la especie. Por lo tanto, un aspecto importante a considerar en el modelado de nicho ecológico con MaxEnt es que los ejemplares históricos depositados en el Natural History Museum (NHM) de Londres carecen de información precisa de procedencia geográfica. Por este motivo, dichos registros serán consolidados bajo una única localidad de referencia, correspondiente a “Colonia Primavera”, para asegurar la coherencia espacial del análisis y evitar sobreponderación artificial de puntos sin resolución geográfica diferenciada.

La selección de variables bioclimáticas se realizó con base en su relevancia ecológica y su baja colinealidad, siguiendo recomendaciones metodológicas para evitar redundancias y sobreajuste en modelos MaxEnt (Dormann et al., 2013; Merow et al., 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014). Para ello se realizó un análisis de correlación entre las 19 variables bioclimáticas de WorldClim dentro de un buffer de 50 km alrededor de los registros de *P. nigrilatus*. Para ello, se extrajeron valores ambientales simulados representativos del área de fondo y se calculó una matriz de correlación de Pearson. Se consideró como umbral de alta correlación un coeficiente $r \geq 0.8$ (Merow et al. 2013). No se consideró la variable ecorregional por estar todos los registros en una misma unidad biogeográfica.

Resultados

Durante los trabajos de campo se registraron cuatro ejemplares de *P. nigrilatus*, uno en la localidad de Friesland, y otros tres en la Ruta (Anexo 1). Las horas en las que fueron encontrados indican que la es de hábitos catemerales, habiendo sido encontrada durante la noche, en horas de la mañana. Estos nuevos registros representan una extensión del rango de distribución conocido de la especie hasta en 23 km al este, con un rango total que abarca 76 km de latitud y unos 23 km de longitud (Fig. 2). Respecto al hábitat, es difícil precisar las preferencias ecológicas ya que los animales fueron reportados en áreas forestales y en caminos o rutas pavimentadas. El paisaje en donde se realizan los registros está altamente alterado y fragmentado siendo la agricultura y la ganadería las dos actividades productivas principales. Uno de los ejemplares, fue reportado en un ambiente domiciliario (Ejemplar 1 en Anexo 1). Sin embargo, al mirar en detalle la localización de los registros, es posible que la especie se encuentre principalmente asociada a bosques (Fig. 3).

Los ejemplares presentaron en general una coloración similar con cabeza de color “Olive-Brown” (278), flancos “Dark Grayish Brown” (284), y el dorso “Dark Salmon Color” (59) o “Light Pratt’s Rufous” (71) en condición de *perimortem*. El vientre coincide con lo descrito en bibliografía, en donde los laterales del vientre presentan sufusiones del color oscuro lateral, mientras que el centro exhibe el color aposemático similar al dorsal (Fig. 4). De los cuatro especímenes reportados aquí, uno solo (Ejemplar 1) presentó una reducción notoria en la línea oscura vertebral, siendo apenas perceptible al medio cuerpo, y levemente más evidente a la altura de la cloaca (Fig. 4).

Respecto a los aspectos morfométricos, se tomaron las medidas en dos ejemplares, cuyos detalles se detallan a continuación:

Ejemplar 2: Macho. LHC 519 mm, LC 67 mm, Cabeza dañada, Dorsales 15-15-15, Ventrals 186, Subcaudales 36. Ejemplar 4: Macho. LHC 574 mm, LC 73 mm, Temporales 0+1/0+1, Supralabiales 7(4-5)/7(3-5), Infralabiales D/8, Dorsales 15-15-15, Ventrals 187, Subcaudales 36.

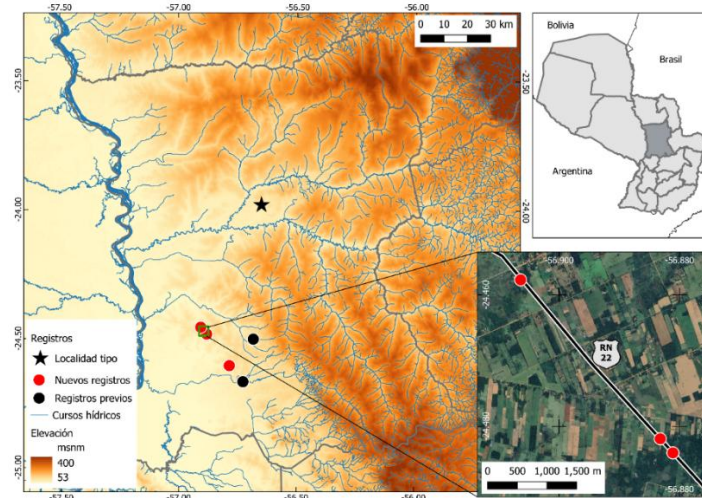


Figura 2. Registros conocidos de *Phalotris nigrilatus*, especificado en el mapa de abajo a la derecha, registros cercanos encontrados en la Ruta Nacional N° 22, mostrando la fragmentación del paisaje. Mapa de arriba a la derecha muestra en color más oscuro el departamento de San Pedro.

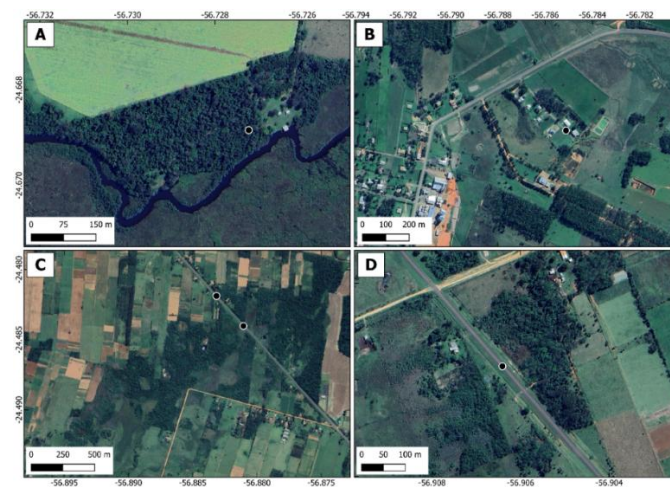


Figura 3. Paisajes donde se registraron ejemplares de *P. nigrilatus* con localidad precisa de procedencia. Con excepción del Ejemplar 1 (B), los demás se encontraron en bosques o en zonas con bosques. A: MNHNP 12577, B: Ejemplar 1, C: Ejemplar 3 (abajo) y 2 (arriba), y D: Ejemplar 4.

El modelo MaxEnt generado para *P. nigrilatus* mostró una alta capacidad predictiva (AUC = 0.968), incluso con un número reducido de presencias. La variable que más aportó al modelo fue la temperatura media anual (tmp6190_ann), seguida del rango térmico diario (dtr6190_ann) y la nubosidad media (cld6190_ann), lo que sugiere que esta especie puede estar adaptada a condiciones térmicas estables y ambientes con cierta cobertura nubosa. La precipitación anual (pre6190_ann) tuvo un aporte mínimo. El uso de curvas de respuesta, análisis jackknife y configuración con regularización aumentada ($\beta = 1.5$) permitió evitar el sobreajuste y obtener un modelo robusto a pesar del tamaño limitado del conjunto de datos. El mapa de distribución potencial en base a un buffer de

50 km alrededor de los registros conocidos (polígono negro en Figura 5), muestra una más alta idoneidad hacia el suroeste de la distribución planteada, lo cual puede coincidir con la mayor concentración de registros. En base a la distribución potencial, se graficó un polígono que incluye los más altos valores de predicción de presencia (polígono amarillo en Figura 5). Este polígono se encuentra disponible en FigShare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.29546096>).

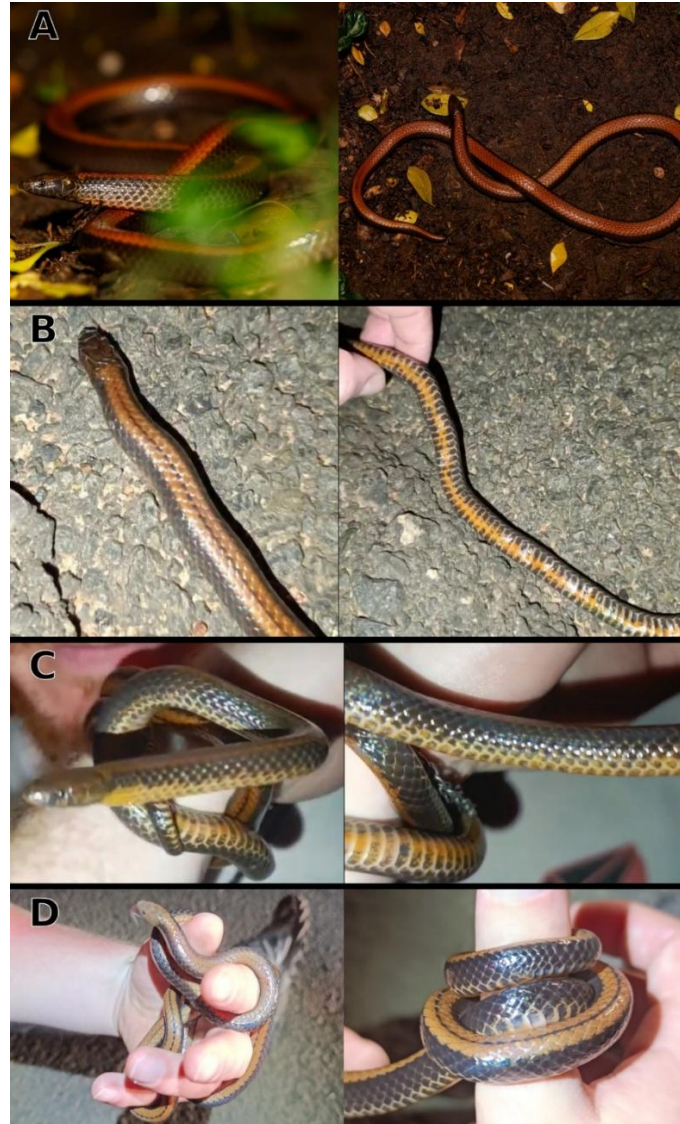


Figura 4. Individuos de *P. nigrilatus* registrados durante los trabajos de campo. Las fotografías A, B, C y D, corresponden a los Ejemplares 1, 2, 3 y 4 respectivamente. Fotografías tomadas por DK. Video del Ejemplar 2 disponible en FigShare FigShare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.29546096>).

Discusión

Los nuevos registros presentados en este estudio amplían el rango de distribución confirmado de *P. nigrilatus* hacia el este en aproximadamente 23 km, consolidando su presencia en un corredor continuo de aproximadamente 76 km dentro del departamento de San Pedro en Paraguay. Esta ampliación representa una contribución significativa al conocimiento de esta especie endémica de esta pequeña región, cuya rareza y escasa detectabilidad han dificultado históricamente su estudio.

Si bien los hábitos ecológicos de *P. nigrilatus* permanecen mayormente desconocidos, la localización de los nuevos ejemplares sugiere una posible afinidad hacia ambientes boscosos. Tres de los cuatro individuos fueron hallados en zonas con cobertura vegetal remanente, y uno en un ambiente domiciliario. Esta última observación, aunque aislada, podría sugerir una cierta plasticidad ecológica, un rasgo que ha sido documentado en otras especies del género tales como *P. tricolor* y *P. matogrossensis* (Cacciali & Motte, 2007; Cacciali et al., 2016; Cacciali, 2024). Aun así, se requiere cautela antes de interpretar estos registros como evidencia de una alta tolerancia ambiental o afinidades a ambientes forestales, pues muchas especies fosoriales presentan una especialización ecológica que puede limitar su resiliencia ante cambios antrópicos severos. De hecho, los tres únicos ejemplares conocidos de otra especie fosorial como lo es *Phalotris normanscotti*, proceden de individuos muertos en ruta o muertos en zonas peridomiciliarias (Cabral & Cacciali, 2015).

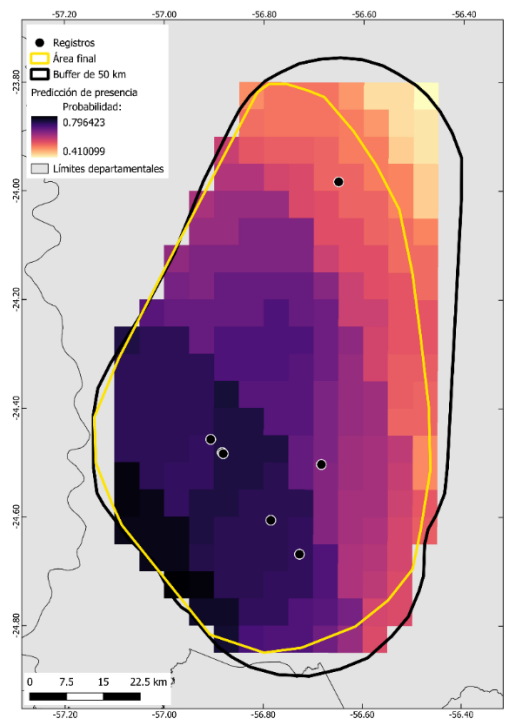


Figura 5. Probabilidad de presencia de *P. nigrilatus* en base a MaxEnt, usando un buffer de 50 km alrededor de las localidades conocidas (polígono negro). El polígono amarillo grafica la distribución potencial más probable.

La coloración observada en los ejemplares coincide en términos generales con la previamente descrita por Cacciali et al. (2020), aunque se destaca una variación en el Ejemplar 1, que presentó una línea vertebral oscura evidentemente reducida. Los caracteres de lepidosis registrados (ventrales, subcaudales y escamación cefálica) se encuentran completamente dentro del rango conocido para la especie, lo que refuerza la validez diagnóstica de la especie.

El modelo de distribución potencial basado en MaxEnt mostró una alta capacidad predictiva (AUC = 0.968), incluso con una muestra pequeña de registros, lo cual valida su aplicabilidad para especies de baja detectabilidad (Phillips et al., 2006), (Elith et al.,

2011). Se evitó intencionadamente el uso de variables de uso de suelo, dada la incertidumbre sobre las afinidades ecológicas específicas de la especie. Esto es particularmente importante ya que la inclusión de capas poco informativas puede inducir a modelos erróneos en especies con baja frecuencia de registro (Merow et al., 2013).

Lista de ejemplares de *Phalotris nigrilatus* conocidos hasta la fecha con datos espaciales y temporales de procedencia y observaciones ecológicas.

ID	Localidad	Lat	Long	Mes	Año	Ejemplar	Fuente	Observaciones ecológicas
1	Carumbe	-23.983333°	-56.650000°		1973	FML 0709	Ferrarezzi 1993	
2	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		1957	MUHINA 89	Cacciali et al. 2007	
3	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		1957	MUHINA 91	Cacciali et al. 2007	
4	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		-	NHM 1955.1.5.99	Cacciali et al. 2020	
5	Primavera	-24.503673°	-56.683475°	Febrero	1954	NHM 1955.1.6.2	Cacciali et al. 2020	En bosque.
6	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		-	NHM 1955.1.6.3	Cacciali et al. 2020	
7	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		-	NHM 1956.1.3.48	Cacciali et al. 2020	
8	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		-	NHM 1956.1.16.39	Cacciali et al. 2020	
9	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		-	NHM 1956.1.16.40	Cacciali et al. 2020	
10	Primavera	-24.503673°	-56.683475°		-	NHM 1958.1.2.30	Cacciali et al. 2020	
11	Primavera	-24.503673°	-56.683475°	Mayo	1958	NHM 1960.1.3.5	Cacciali et al. 2020	Encontrado en un pozo, durante el día.
12	Primavera	-24.503673°	-56.683475°	Abril	1959	NHM 1960.1.3.6	Cacciali et al. 2020	Pisado por un vehículo en camino de tierra, durante la noche.
13	Primavera	-24.503673°	-56.683475°	Mayo	1959	NHM 1960.1.3.7	Cacciali et al. 2020	Encontrado durante excavaciones.
14	Primavera	-24.503673°	-56.683475°	Agosto	1959	NHM 1960.1.3.8	Cacciali et al. 2020	En un camino, durante el día.
15	Tapiracuai	-24.668833°	-56.727222°	Marzo	2019	MNHNP 12577	Cacciali et al. 2020	En un sendero en bosque. 20:00 h. Frío, después de un día lluvioso.
16	Friesland	-24.606465°	-56.785109°	Enero	2024	Ejemplar 1	Este trabajo	19:33 h. En un domicilio de la Colonia Friesland.
17	Ruta 22	-24.481871°	-56.883163°	Octubre	2024	Ejemplar 2	Este trabajo	1:56 h. Muerto en ruta. Colectada.
18	Ruta 22	-24.484011°	-56.881063°	Noviembre	2024	Ejemplar 3	Este trabajo	8:22 h. Encontrada en la ruta.
19	Ruta 22	-24.457719°	-56.906411°	Diciembre	2024	Ejemplar 4	Este trabajo	1:14 h. Encontrada en la ruta. Colectada.

Matriz de correlación de datos ambientales.

	cld	dtr	frs	h_dem	pre	tmn	tmp	tmx	vap
cld	1	0.45	0.48	0.26	0.67	0.69	0.59	0.32	0.72
dtr	0.45	1	0.4	0.5	0.52	0.57	0.37	0.09	0.51
frs	0.48	0.4	1	0.7	0.57	0.85	0.91	0.86	0.83
h_dem	0.26	0.5	0.7	1	0.37	0.58	0.61	0.67	0.59
pre	0.67	0.52	0.57	0.37	1	0.73	0.64	0.43	0.76
tmn	0.69	0.57	0.85	0.58	0.73	1	0.96	0.76	0.97
tmp	0.59	0.37	0.91	0.61	0.64	0.96	1	0.9	0.95
tmx	0.32	0.09	0.86	0.67	0.43	0.76	0.9	1	0.78
vap	0.72	0.51	0.83	0.59	0.76	0.97	0.95	0.78	1

Debe enfatizarse que *P. nigrilatus* continúa siendo una especie altamente vulnerable. Su distribución restringida, la baja tasa de detección y la degradación creciente de su hábitat constituyen amenazas críticas, siendo una especie presente en una única unidad de conservación (Martínez et al., 2020). Además, la zona de distribución de esta serpiente se encuentra fuertemente impactada por cambio de uso del suelo (Martínez

et al., 2020). Estos hallazgos refuerzan la necesidad urgente de implementar programas de conservación, que incluyan monitoreo activo, educación ambiental y evaluación más profunda de sus requerimientos ecológicos específicos. Por último, se recomienda replicar esta metodología en otras áreas, fijando más esfuerzos de muestreo para aumentar el conocimiento de esta poco conocida especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a “Fran” Brito por su camaradería y asistencia durante los trabajos de campo. Además, PC agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por soporte económico a través del programa Sistema Nacional de Investigadores (SISNI). Permiso de Colecta N° 016/2024 otorgado por el Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADES).

LITERATURA CITADA

Cabral, H. & Cacciali, P. 2015. A new species of *Phalotris* (Serpentes: Dipsadidae) from the Paraguayan Chaco. *Herpetologica*, 71(1): 72–77.

Cacciali, P. 2024. Guía para la Identificación de las Serpientes del Paraguay. 2da ed. Guyra Paraguay, Asunción. 391 pp.

Cacciali, P. & Motte, M. 2007. Variación intraespecífica en *Phalotris matogrossensis* y *P. tricolor*: una evaluación de sus caracteres diagnósticos (Squamata, Colubridae). *Cuadernos de Herpetología*, 21(2): 75–82.

Cacciali, P., Carreira, S. & Scott, N. 2007. Redescription of *Phalotris nigrilatus* Ferrarezzi, 1993 (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). *Herpetologica*, 63(4): 552–559.

Cacciali, P., Scott, N., Aquino, A.L., Fitzgerald, L.A. & Smith, P. 2016. The Reptiles of Paraguay: literature, distribution, and an annotated taxonomic checklist. *Special Publications of the Museum of Southwestern Biology*, 11: 1–373.

Cacciali, P., Mee, G., Plettenberg Laing, A., Krause, D., McLaughlin, C., Montgomery, R. & Smith, P. 2020. Morphological re-examination of the endemic Paraguayan snake *Phalotris nigrilatus* Ferrarezzi, 1993 (Serpentes: Colubridae: Elapomorhini), with notes on its ecology and conservation status. *Current Herpetology*, 39(1): 28–37.

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J. & Münkemüller, T. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1): 27–46.

Dowling, H. 1951. A proposed standard system of counting ventrals in snakes. *British Journal of Herpetology*, 1: 97–99.

Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. & Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1): 43–57.

Ferrarezzi, H. 1993. Nota sobre o gênero *Phalotris* com revisão do grupo *nasutus* e descrição de três novas espécies (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). *Memórias do Instituto Butantan*, 55: 21–38.

Fogel, R., Valdez, S. & Duarte, B. 2024. Un ejercicio sobre estado del arte: Estructura social y movimientos prepolíticos en Guairá y Caazapá. *Estudios Paraguayos*, 42(1): 63–90.

Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L. & Albert, D.L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29(5): 773–785.

Köhler, G. 2012. Color Catalogue for Field Biologist. Herpeton, Offenbach. 49 pp.

Merow, C., Smith, M.J. & Silander Jr, J.A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10): 1058–1069.

Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4): 231–259.

Radosavljevic, A. & Anderson, R.P. 2014. Making better MaxEnt models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4): 629–643.

Smith, P., Scott, N., Cacciali, P. & Atkinson, K. 2013. *Rhachidelus brazili* (Squamata: Serpentes): first records from Paraguay and clarification of the correct spelling of the generic name. *Salamandra*, 49(1): 56–58.

Fecha de recepción: 4 de octubre de 2024

Fecha de aceptación: 13 de enero de 2025