

Análisis biogeográfico del Paraguay a través de la identificación de áreas de endemismos.

Avila Torres, Rubén Ignacio.

Cita:

Avila Torres, Rubén Ignacio (2018). *Análisis biogeográfico del Paraguay a través de la identificación de áreas de endemismos* (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, San Lorenzo, Paraguay.

Dirección estable: <https://www.aacademica.org/departamento.de.biologia.facen.una/3>

ARK: <https://n2t.net/ark:/13683/pdGw/Beh>



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons.
Para ver una copia de esta licencia, visite
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.es>.

Acta Académica es un proyecto académico sin fines de lucro enmarcado en la iniciativa de acceso abierto. Acta Académica fue creado para facilitar a investigadores de todo el mundo el compartir su producción académica. Para crear un perfil gratuitamente o acceder a otros trabajos visite: <https://www.aacademica.org>.



UNIVERSIDAD NACIONAL DE ASUNCIÓN

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biología

Maestría en Ciencias Biológicas

**ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL PARAGUAY
A TRAVÉS DE LA IDENTIFICACIÓN DE
ÁREAS DE ENDEMISMOS**

RUBÉN IGNACIO ÁVILA TORRES

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Asunción, como requisito para la obtención del Grado de Magíster en Ciencias Mención Biología de la Conservación.

SAN LORENZO – PARAGUAY

JULIO – 2018



UNIVERSIDAD NACIONAL DE ASUNCIÓN

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biología

Maestría en Ciencias Biológicas

**ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL PARAGUAY
A TRAVÉS DE LA IDENTIFICACIÓN DE
ÁREAS DE ENDEMISMOS**

RUBÉN IGNACIO ÁVILA TORRES

Orientador: Prof. Dr. GUILLERMO D'ELÍA VARGAS

Co-orientadores: Prof. Dr. CHRISTIAN VOGT PENZKOFER

Dr. BOLÍVAR RAFAEL GARCETE BARRETT

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Asunción, como requisito para la obtención del Grado de Magíster en Ciencias Mención Biología de la Conservación.

SAN LORENZO – PARAGUAY

JULIO – 2018

Datos Internacionales de Catalogación en la Publicación (CIP)
DE LA BIBLIOTECA DE LA FACEN – UNA

Avila Torres, Rubén Ignacio

Análisis biogeográfico del Paraguay a través de la identificación de áreas de endemismos / Rubén Ignacio Ávila Torres.-- San Lorenzo: Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Biología, 2018.

i-ix, 84h.; 30 cm.

Incluye anexos y bibliografías

Tesis (Magíster en Ciencias con Mención: Biología de la Conservación). – Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Biología, 2018.

1. Biodiversidad 2. Áreas de endemismo 3. Ecorregiones 4. Biogeografía
5. Tesis y disertaciones académicas I. Título.

574.5/Av95a

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL PARAGUAY A TRAVÉS DE LA IDENTIFICACIÓN DE ÁREAS DE ENDEMISMOS

RUBÉN IGNACIO ÁVILA TORRES

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Asunción, como requisito para la obtención del Grado de Magister en Ciencias Mención Biología de la Conservación.

Fecha de aprobación: 27 de julio de 2018

MESA EXAMINADORA

MIEMBROS:

Prof. Dr. Guillermo D'Elía Vargas
Universidad Austral, Chile

Prof. Dr. Fernando Silla Cortés
Universidad de Salamanca, España

Prof. Dr. Esteban Orlando Lavilla
Fundación Miguel Lillo – Tucumán, Argentina

Dr. Héctor Samuel Vera Alcaraz
Universidad Nacional de Asunción, Paraguay

Prof. Mg. Camiña Hilda Soto Figueredo
Universidad Nacional de Asunción, Paraguay

Prof. MSc. Viviana Isabel Díaz Escobar
Universidad Nacional de Asunción, Paraguay

Aprobado y catalogado por la Dirección de Postgrado de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Asunción, en fecha 14 de noviembre de 2018.

Prof. MSc. Viviana Isabel Díaz Escobar
Directora de Postgrado, FACEN, UNA

AGRADECIMIENTOS

Merece especial agradecimiento mi orientador Guillermo D'Elía, que no tuvo reparos en guiarme durante el proceso y acogerme cálidamente en mi breve paso por la Universidad Austral de Chile y tenerme tanta paciencia en la corrección de este documento.

A mi co orientador, Prof. Christian Vogt, por su ayuda con los taxones vegetales que he tenido que analizar y sus comentario y correcciones de esta Tesis, a mi otro co orientador, Bolívar Garcete por cederme desinteresadamente sus datos de colecta de Himenópteros y orientarme en la interpretación de algunos de mis datos.

También deseo agradecer a Pier Cacciali, Irene Gauto y Andrea Weiler por cederme tan gentilmente sus bases de datos que fueron útilmente utilizados como fuente de información en este trabajo. Así mismo, al INFONA que me permitió acceder su base de datos de parcelas permanentes forestales que posee por toda la República.

A Hugo Cabral, por mostrarme el manejo básico del programa NDM/VNDM y pasarme las coordenadas geográficas de los límites del Paraguay que utilicé en todos mis análisis.

A mis alumnos Sara Escobar, Medes Mendoza, Adrián Pereira y David Guerrero por acompañarme en el análisis crítico de la metodología utilizada en la identificación de las áreas de endemismos.

Al CONACYT, que financió mi proyecto de iniciación científica “*Análisis Biogeográfico del Paraguay*” (PINV 15-751), sin el cual me hubiera sido imposible costear el curso de la Maestría y la realización de la investigación que produjo finalmente esta tesis.

A Lourdes Valdez que me guió y acompañó desinteresadamente en mi estadía en la Universidad Austral de Chile e hizo mucho más agradable y llevadera mi estadía en la UACH.

A mi familia, mi señora Liliana, mis hijos, Lucas, Joaquín y Sthefany por alentarme a terminar este desafío y prestarme un tiempo valioso como familia, que lo utilicé en este proyecto, sin ello, seguro hubiera fallado.

Finalmente, no puedo dejar de agradecer al Departamento de Biología de la FACEN, mi alma mater, a los profesores, compañeros y alumnos que siempre me han prestado ayuda y consejo cuando lo he solicitado, a todos ellos mis sinceros agradecimientos.

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL PARAGUAY A TRAVÉS DE LA IDENTIFICACIÓN DE ÁREAS DE ENDEMISMOS

Autor: RUBÉN IGNACIO ÁVILA TORRES

Orientador: Prof. Dr. GUILLERMO D'ELÍA VARGAS

Co-orientadores: Prof. Dr. CHRISTIAN VOGT PENZKOFER

Dr. BOLÍVAR RAFAEL GARCETE BARRETT

RESUMEN

Las áreas de endemismo son las unidades básicas para el análisis de la Biogeografía histórica, además de representar áreas de importancia para la conservación. Se entiende por área de endemismo a la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies, las mismas son consideradas homologías biogeográficas primarias, es decir, presume sobre una historia biogeográfica común entre los taxones que comparten dichas áreas, El objetivo del presente trabajo fue el establecimiento de patrones biogeográficos del Paraguay a través del análisis e identificación de áreas de endemismos de la biodiversidad existente en el territorio, para ello se se empleó una matriz compuesta por 8117 registros de 300 especies, incluyendo 100 especies de Plantae, 50 especies de Insecta, 50 especies de Anfibia, 50 especies de Reptilia y 50 especies de Aves, que fueron analizados en conjunto, a través del método de Análisis de Endemicidad con celdas de 0,3, 0,4 y 0.5 grados de latitud y longitud y a través del método de Interpolación Geográfica de Endemismos. Se ha logrado identificar a través del método de análisis de endemicidad 156 áreas de endemismos, resumidas en 29 áreas de consenso, 4 en el Chaco y 25 en la Región Oriental. A través del método de interpolación geográfica de endemismos, se obtuvo 3 áreas de endemismos, 2 en el Chaco y uno en la Región Oriental, estableciéndose de esta forma patrones biogeográficos en todo el territorio del Paraguay. Mediante la comparación de las áreas de endemismos encontradas, con las diferentes hipótesis biogeográficas publicadas y los sitios protegidos del Paraguay, se logró identificar y proponer 3 áreas prioritarias de conservación basados en la riqueza endémica de su biota a saber, la ecorregión del pantanal ubicada en el extremo Noreste del Chaco, el Chaco central y la cordillera de los Altos.

Palabras clave: Biodiversidad, Áreas de endemismo, Ecorregiones, Biogeografía, Análisis de endemicidad, Interpolación geográfica de endemismos.

BIOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF PARAGUAY THROUGH THE IDENTIFICATION OF AREAS OF ENDEMISMS

Author: RUBÉN IGNACIO ÁVILA TORRES
Advisor: Prof. Dr. GUILLERMO D'ELÍA VARGAS
Co-advisors: Prof. Dr. CHRISTIAN VOGT PENZKOFER
Dr. BOLÍVAR RAFAEL GARCETE BARRETT

SUMMARY

The areas of endemism are the basic units for the analysis of historical Biogeography, in addition to represent areas of importance for conservation. An area of endemism is understood as the congruency of the distributional areas of two or more species, which are considered primary biogeographical homologies resulting from a presumed common biogeographic history of the taxa that share these areas. The objective of this work was the establishment of biogeographic patterns of Paraguay through the analysis and identification of areas of endemism. Analyses are based on a matrix composed of 8,117 records of 300 species, including 100 species of Plantae, 50 species of Insecta, 50 species of Anfibia, 50 species of Reptilia, and 50 species of Aves. Performed analyses include Analysis of Endemicity with cells of 0.3, 0.4 and 0.5 degrees of latitude and longitude and Geographical Interpolation of Endemism. A total of 156 areas of endemism were identified through the endemicity analysis method, which were summarized in 29 consensus areas, 4 in the Chaco and 25 in the Region Oriental. Through the method of Geographic Interpolation of Endemism, 3 areas of endemism were obtained, 2 in the Chaco and one in the Region Oriental. Taken globally, results allow establishing biogeographical patterns throughout the territory of Paraguay. By comparing the areas of endemism found, with the different published biogeographical hypotheses and the protected sites of Paraguay, it was possible to identify and propose 3 priority conservation areas based on the endemic richness of the biota, namely the Pantanal ecoregion located in the northeastern end of the Chaco, the central Chaco and the Coordillera of the Altos.

Keywords: Biodiversity, Areas of endemism, Ecoregions, Biogeography, Endemicity analysis, Geographical interpolation of endemisms.

ÍNDICE

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Hipótesis.....	4
1.2. Objetivos	4
1.2.1. Objetivo general.....	4
1.2.2. Objetivos específicos	4
2. MARCO TEÓRICO	5
2.1. Biogeografía histórica y áreas de endemismos (AoE)	5
2.2. Diferentes enfoques para la identificación de áreas de endemismos	7
2.3. Antecedentes biogeográficos del Paraguay	11
3. METODOLOGÍA	14
3.1. Área de estudio y datos de distribución de las especies	14
3.2. Protocolos de Identificación de Áreas de Endemismo (AoE).....	16
3.2.1. Análisis de Endemicidad (AE)	16
3.2.2. Interpolación geográfica de endemismos (GIE).....	19
4. RESULTADOS	23
4.1. Análisis de Endemicidad (AE) a través del protocolo de búsqueda del software NDM/VNDM	23
4.1.1. Áreas de Endemismo: celdas de 0,3° (0,3° X 0,3° latitud y longitud) .	23
4.1.2. Áreas de Endemismo: celdas de 0,4° (0,4° X 0,4° latitud y longitud) .	25
4.1.3. Áreas de Endemismo: celdas de 0,5° (0,5° X 0,5° latitud y longitud) .	32
4.1.4. Áreas de endemismos encontradas a diferentes escalas en la Región Oriental.....	40
4.1.5. Áreas de endemismos encontradas en la Región Occidental o Chaco .	44
4.2. Interpolación geográfica de endemismos (GIE).....	46
5. DISCUSIÓN	48
5.1. Análisis multi escalar de las Áreas de Endemismos (AoE) a diferentes tamaños de celdas.....	48
5.1.1. Análisis de las áreas de endemismos encontradas a diferentes escalas en la Región Oriental	49
5.1.2. Análisis de las áreas de endemismos encontradas en la Región Occidental o Chaco	51
5.1.3. El río Paraguay como barrera biogeográfica	53
5.1.4. Aportes de los taxones a la identificación de Áreas de endemismo y los vacíos de información	57
5.2. Análisis de las Áreas de Endemismos (AoE) identificadas por el protocolo de la Interpolación Geográfica de Endemismo (GIE).....	59
5.3. Áreas de endemismos y su relación con las Áreas Silvestres Protegidas	61
5.4. Identificación de áreas prioritarias para la conservación	62
6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	65
6.1. Conclusiones	65
6.2. Recomendaciones.....	66
ANEXOS	67
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	77

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Representación de un área de endemismo hipotético	6
Figura 2. Mapas representando diferentes hipótesis biogeográficas del Paraguay...	13
Figura 3. Ecorregiones del Paraguay (Dinerstein <i>et al.</i> , 1995) y mapa orográfico del Paraguay	17
Figura 4. Representación de un área de endemismo como resultado del análisis de endemidad a través del software NDM/VNDM	19
Figura 5. Representación del centroide de la distribución de las especies y el punto más lejano de ocurrencia en el análisis GIE	21
Figura 6. Representación del grado de superposición entre las áreas de las circunferencias de cada especie alrededor de cada centroide en el análisis GIE	22
Figura 7. Áreas de consenso encontradas en análisis de celdas de 0,3° de latitud y longitud	24
Figura 8. Mapa del Paraguay mostrando la ubicación de las áreas de consenso AoE 1, AoE 2 y AoE 3	25
Figura 9 Áreas de consenso encontradas en análisis de celdas de 0,4° de latitud y longitud	27
Figura 10. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AC 2; AC 3; y AC 4 ..	29
Figura 11. Mapa con la ubicación del área de consenso AC 5	30
Figura 12. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AC 6 y AC 9.....	30
Figura 13. Mapa con la ubicación del área de consenso AC 10	31
Figura 14. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AC 1, AC 7, AC 8 y AC 11	31
Figura 15 Áreas de consenso encontradas en análisis de celdas de 0,5° de latitud y longitud	33
Figura 16. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AE 1, AE 3 y AE 6	37
Figura 17. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AE 5 y AE 8	37
Figura 18. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AE 4, AE 12 y AE 14..	38
Figura 19. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AE 9 y AE 10	38
Figura 20. Mapa con la ubicación del área de consenso AE 11	39
Figura 21. Mapa con la ubicación de las áreas de consenso AE 2, AE 7, AE 13 y AE 15	39
Figura 22. Mapas de la distribución de las áreas de consenso del este de la Región Oriental en tamaño de celda 0,3°; 0,4°; y 0,5°	40
Figura 23. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de la cordillera de los Altos en tamaño de celda 0,3°; 0,4°; y 0,5°	42
Figura 24. Mapas de la distribución de las áreas de consenso del sur de la Región Oriental en tamaño de celda 0,4° y 0,5°	43
Figura 25. Mapas de la distribución de las áreas de consenso del norte de la Región Oriental en tamaño de celda 0,4° y 0,5°	44
Figura 26. Mapas de la distribución de las áreas de consenso del Chaco en tamaño de celda 0,4° y 0,5°	46
Figura 27. Mapa indicando ubicación de las áreas de endemismos identificadas con el protocolo de búsqueda GIE	46
Figura 28. Áreas de endemismo de reptiles (Avila, 2017)	56

Figura 29. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de áreas disyuntas identificadas con tamaño de celda 0,4° y 0,5°	58
Figura 30. Mapa de las Áreas de endemismo encontradas con el protocolo GIE ...	59
Figura 31: Mapas mostrando coincidencias entre áreas de endemismos identificadas con GIE y con NDM	60
Figura 32. Mapa del Paraguay mostrando el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas	62
Figura 33. Mapa mostrando relación de Áreas de Endemismos con Áreas Silvestres Protegidas	62
Figura 34. Mapa de ecorregiones propuesta a partir de la identificación de áreas de endemismos	64

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Relación entre el número de grupos taxonómicos y las áreas de endemismos de consenso encontradas	24
Tabla 2. Especies constituyentes de las áreas de endemismos encontradas en análisis de tamaño de celdas de 0,3°	25
Tabla 3. Especies constituyentes de las áreas de endemismos encontradas en análisis de tamaño de celdas de 0,4°	28 - 29
Tabla 4. Especies constituyentes de las áreas de endemismos encontradas en análisis de tamaño de celdas de 0,5°	34 - 36
Tabla 5. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,3°; 0,4° y 0,5° del este la Región Oriental	41
Tabla 6. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,3°; 0,4° y 0,5° de la cordillera de los Altos	43
Tabla 7. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,4° y 0,5° del sur de la Región Oriental	43
Tabla 8. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,4° y 0,5° del norte de la Región Oriental	44
Tabla 9. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,4° y 0,5° del Chaco	45

1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la distribución geográfica de los organismos tiene varias aplicaciones en el campo de la biogeografía, conservación, ecología, cambio climático, entre otros. Según Espinosa *et al.* (2001), un análisis biogeográfico desde la perspectiva ecológica, generalmente persigue concluir en sistemas cartográficos de áreas naturales, aunque bajo un enfoque de biogeografía histórica, el objetivo principal es comprender los patrones de distribución de los taxones en el espacio y a través del tiempo (Morrone, 2012; Zunino & Zullini, 2003).

Esta disciplina puede ayudar a derivar en un marco de referencia para hacer evaluaciones de prioridades de conservación a escala local. Una práctica frecuente es que muchas veces los programas de conservación utilizan el criterio de especies banderas o carismáticas como criterio o propuesta de conservación de un área (Peterson *et al.*, 1993).

Uno de los problemas de la conservación de la biodiversidad, deriva en elegir entre un grupo de áreas, cual es prioritaria para dicho fin; la utilización de métodos de la biogeografía histórica en la elección y clasificación de áreas a conservar, es científicamente reconocida,

“ya que se obtienen resultados contemplando un área geográfica mayor como un todo, requiere de pocos datos para reconocer lugares primarios de importancia y presenta resultados falsables a más corto plazo y con una menor inversión” (Espinosa *et al.* 2001, p. 35).

Por otro lado, el estudio de la biogeografía es esencial en muchos aspectos transversales que hacen a la calidad de vida de los habitantes de un país; por ejemplo, es imprescindible el conocimiento de los patrones de distribución de la biodiversidad, a fin de identificar los sitios prioritarios de conservación de los recursos bióticos que forman parte del patrimonio ambiental del país. Ese patrimonio cumple servicios de valía a la sociedad ya que es, entre otros, fuente de recursos genéticos, alimenticios, farmacéuticos y de uso cultural y tradicional que hacen, que en ciertos países sean incluidos en las cuentas nacionales por el valor económico que tienen (CGR, 2012).

La abundancia y riqueza de la biodiversidad, hacen al equilibrio de los ecosistemas (Schwartz *et al.*, 2000). Dicha biodiversidad repercute significativamente en los sistemas rurales del país, hecho de suma importancia en un estado que basa su economía en la producción agropecuaria y cuya industrialización tiene como eje principal el desarrollo de la industria relacionada con los productos del agro.

Un ecosistema equilibrado garantiza la producción sostenible en el territorio. Es por ello que es importante conocer todas las variables que hacen al ecosistema y la biodiversidad es parte esencial del mismo. Conocerlo repercute en mejores estrategias en cuanto a la planificación del territorio a fin de encontrar el anhelado equilibrio entre producción, explotación de los recursos naturales y la efectiva conservación de todos sus elementos.

En la actualidad, la gran mayoría de las políticas públicas de conservación y uso del hábitat del Paraguay, basan sus decisiones y conclusiones en hipótesis biogeográficas desarrolladas en el siglo pasado, sobre todo por Dinerstein *et al.* (1995) (Figura 3A), quienes propusieron una bioregionalización basado únicamente en información proveniente de sistemas de información geográfica. Como ejemplo podemos citar a la “Estrategia Nacional y Plan de Acción para la conservación de la Biodiversidad del Paraguay 2004-2009” (SEAM, 2003), el “Informe Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Paraguay” (SEAM, 2007) o el “Informe Nacional

sobre el estado de los recursos fitogenéticos para la agricultura y la alimentación. Segundo Informe” (MAG, 2008).

La Secretaría del Ambiente emite la Resolución SEAM N° 614 del 14 de enero de 2013 que rige en la elaboración de políticas públicas referentes a la conservación del Paraguay. En esta resolución se establecen las ecorregiones para las Regiones Oriental y Occidental del Paraguay (Figura 2A). La misma, en su considerando explica que las ecorregiones establecidas para la región Oriental son las propuestas por el trabajo denominado “Áreas Prioritarias para la Conservación en la Región Oriental del Paraguay”, publicado en el año 1990 por el Centro de Datos para la Conservación de la Subsecretaria de Estado de Recursos Naturales y Medio Ambiente, mientras que las ecorregiones de la región Occidental se definieron a través de talleres de expertos realizadas durante el año 2012.

Por lo tanto, la propuesta oficial ecorregional del Paraguay, está basado en trabajos realizados hace 26 años, para la región Oriental y un mapa de ecorregiones de la región Occidental resultado de talleres de expertos, los cuales no están identificados en documento oficial alguno, como así tampoco está explícito que metodología o criterios utilizaron para la elaboración del mismo.

Una hipótesis biogeográfica robusta, obtenida con modernos métodos de análisis biogeográficos históricos, resultará en una herramienta útil en la definición de estrategias de conservación y de una ordenación planificada el territorio.

El presente estudio propone establecer una bioregionalización del Paraguay basado en información de la biota existente en el territorio, a través de métodos de identificación de áreas de endemismos, con enfoques propios de la biogeografía histórica, como ser el análisis de endemidad (AE; Claudia a Szumik, Cuezzo, Goloboff, & Chalup, 2002; Claudia Szumik & Goloboff, 2004) y la interpolación geográfica de endemismos (GIE; Oliveira *et al.*, 2015).

Estos métodos, permiten analizar biogeográficamente el territorio de la República, a través de la identificación de áreas de endemismos. El término “área de endemismo” describe un patrón de distribución de un área geográfica delimitada por la congruencia en los rangos de distribución de dos o más taxones (Noguera-Urbano & Escalante, 2015; Oliveira *et al.*, 2015; Szumik *et al.*, 2006). Las especies varían en cuanto a sus requerimientos ecológicos, razón por la cual su distribución presenta gran variación, aún entre taxa relacionados; resultando en complejos patrones que generalmente son difíciles de explicar (Rumbo, 2010).

1.1. Hipótesis

En los límites de la República del Paraguay existen áreas de endemismo y áreas de transición, definidas por la distribución de especies de vertebrados, invertebrados y plantas.

1.2. Objetivos

1.2.1. Objetivo general

Establecer los patrones biogeográficos de la biota de la República del Paraguay.

1.2.2. Objetivos específicos

Sistematizar registros de colectas provenientes de colecciones biológicas nacionales.

Recopilar información a partir de publicaciones nacionales e internacionales, donde conste localidad de especímenes colectados de especies.

Elaborar un mapa biogeográfico resultante del análisis de los datos biológicos recolectados.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Biogeografía histórica y áreas de endemismos (AoE)

La Biogeografía es la ciencia que estudia los aspectos espaciales y espacio temporales de la biodiversidad; en otras palabras, es la ciencia que estudia la distribución de los seres vivos en la tierra y las causas que generaron esas distribuciones (Cabrera & Willink, 1973; Morrone, 2012; Zunino & Zullini, 2003). El área en que se distribuye una especie está determinada por factores históricos y actuales; de esta forma, cuando hay áreas de distribución congruente para dos o más especies, sería indicativo de factores comunes moldeando la especiación y distribución de distintos grupos. La respuesta simultánea de las diferentes especies a esos factores reflejan concordancia en sus áreas de distribución delimitando áreas de endemismos (Noguera-Urbano & Escalante, 2015; Szumik *et al.*, 2012).

El concepto de área de endemismos (AoE) ha sido muy discutido (Anderson, 1994; Apodaca & Crisci, 2018; Mendoza-Fernández *et al.*, 2014). Cuando se habla de un taxón endémico, se refiere que dicho taxón ocupa una zona espacialmente delimitada, por lo tanto, todo taxón es endémico dentro de los límites de su distribución natural, en cambio, cuando la literatura se refiere a áreas de endemismo, nos indica una región, que, por razones no aleatorias, sino por factores históricos y ecológicos, más de un taxa tienen superpuestas sus áreas de distribución geográfica, por lo tanto, sus límites son generalmente difusos (Apodaca & Crisci, 2018; E. Noguera-Urbano, 2016, 2017; Claudia a. Szumik *et al.*, 2006).

En dicho contexto, se entiende por AoE a la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies (Espinosa *et al.*, 2001; Noguera-Urbano & Escalante, 2015; Platnick, 1991); en otras palabras, es un área donde dos o más taxones son endémicos (Claudia Szumik & Goloboff, 2004). Noguera-urbano (2016) define las áreas de endemismos como la congruencia de taxones que pueden estar relacionados o no filogenéticamente entre sí (Figura 1)

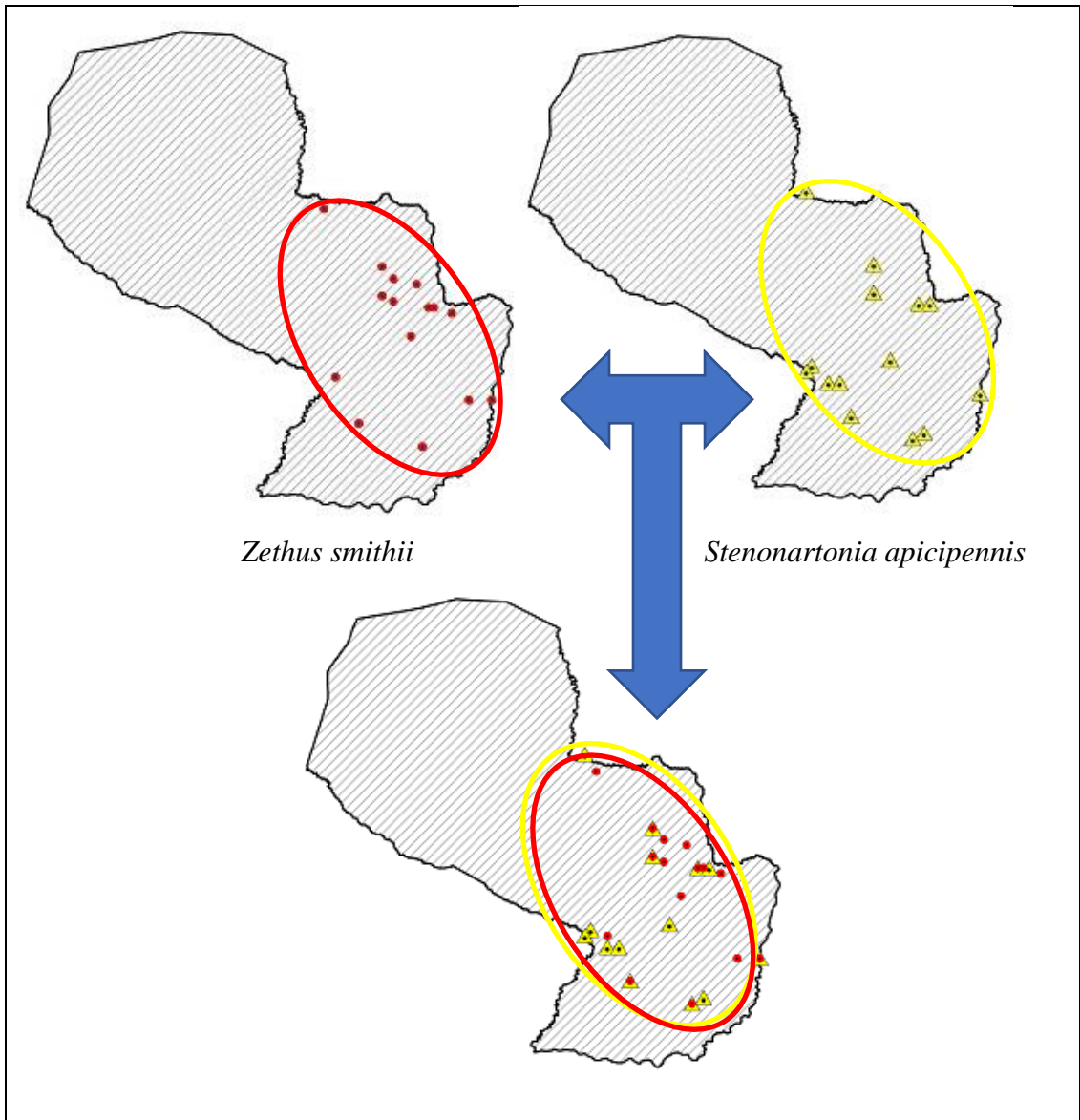


Figura 1. Dos especies, este caso de Hymenoptera, con distribución congruente definirían un Área de Endemismo en el concepto de Platnick (1991)

Las AoE son consideradas como homologías biogeográficas primarias, es decir, presume una historia biogeográfica común entre los taxones que comparten dichas áreas (Deo & Desalle, 2006; Morrone, 2001; Noguera-Urbano & Escalante, 2015). Entonces, se asume la existencia de una historia común para explicar los agrupamientos de áreas basados en la compartición de taxones (Löwenberg-Neto & Carvalho, 2004; Juan Morrone, 1994, 2012). Por lo tanto, las AoE constituyen unidades básicas en estudios biogeográficos y de mucha utilidad para estudios en ciencias de la conservación (Crisci *et al.*, 2000; Escalante, 2015; Oliveira *et al.*, 2015).

Martínez-Hernández *et al.* (2015) argumentan que la identificación de AoE es crucial para la identificación y priorización de áreas en lo concerniente a la conservación de la biodiversidad. En dicho sentido, el conocimiento de los patrones de distribución de las especies y la identificación de las áreas de endemismo son esenciales no solo para estudios de biogeografía histórica, sino también para la aplicación de políticas públicas que ayuden a fijar criterios para la determinación y elección de áreas silvestres protegidas (Mendoza-Fernández *et al.*, 2014).

Noguera-urbano (2017) afirma que “*el endemismo basado en restricción a un país toma un gran valor para los análisis de riqueza de especies y su conservación.*” ya que al representar el AoE un patrón de endemismo conformado por varias especies restringidas y que se co-distribuyen sólo en esa área. De lo anterior se desprende que el análisis de este tipo de estudio genera un criterio práctico para definir objetos y/o áreas prioritarias de conservación.

2.2. Diferentes enfoques para la identificación de áreas de endemismos

Las AoE dentro del concepto empleado por Platnick (1991), son definidas por los límites de distribución congruentes de dos o más especies, las mismas se identifican a partir de la evaluación de la congruencia espacial de las áreas de distribución de las especies (Noguera-Urbano, 2017).

Los primeros autores en tratar las AoE, y proponer un método de identificación de los mismos fue Rosen & Smith (1988), donde las localidades de colecta se tratan como taxones y la presencia/ausencia de los taxones como estados de carácter en un análisis análogo a un análisis cladístico de parsimonia. Este método se conoce como análisis de parsimonia de endemismos o PAE.

Morrone (1994) propuso modificar el PAE de Rosen & Smith (1988) planteando la utilización de cuadrículas en vez de localidades colecta; cada celda de la cuadrícula es tratado como un taxón y los taxones presentes dentro de los límites de la grilla son sus caracteres, obteniéndose una matriz de presencia/ausencia de taxones por grilla. Una vez realizado el análisis de parsimonia, se obtiene un cladograma de grillas, cuyos agrupamiento en grupos monofiléticos correspondería a las AoE identificadas en un modelo de regionalización jerárquica (Morrone, 1994, 2014). Este método ha sido criticado porque implica que las AoE se relacionan filogenéticamente entre si (Brooks & Van Veller, 2003; Donato & Miranda-Esquivel, 2012; Humphries, 1989; Nihei, 2006); a pesar de ello, el PAE ha sido el método más utilizado en la identificación de AoE (Casagrande *et al.*, 2012).

Otros autores han propuestos diferentes métodos de identificación de AoE que no implican relaciones filogenéticas jerárquicas entre las áreas estudiadas. Entre estos se encuentran el análisis de endemidad o AE o criterio de optimización (Claudia a Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004), el método de análisis de redes o NAM (Dos Santos *et al.*, 2008) y la interpolación geográfica de endemismo o GIE (Oliveira *et al.*, 2015).

El AE fue propuesto por Szumik *et al.* (2002) como el primer método para la identificación de AoE que implementa un criterio de optimización directamente basado en considerar aspectos espaciales de las especies que son relevantes para el endemismo y no en analizarlo análogamente como un análisis de máxima parsimonia.

El método, al igual que el PAE de Morrone (1994), utiliza un grillado del territorio y una matriz de presencia/ausencia de taxones en los mismos, pero utilizando un algoritmo que evalúa las grillas en una forma no jerárquica, donde se comparan celdas y se obtiene un índice de endemismo para cada especie y área de endemismo.

El algoritmo de optimización fue modificado por Szumik & Goloboff (2004) a fin de que se incluyan la capacidad de evaluar áreas disjuntas y hacer que cada especie contribuya en mayor o menor medida al índice de endemismo de un área, según cuán bien su distribución coincida con el área. Luego del PAE, el AE es el método más utilizado en la identificación de AoE y en los últimos 10 años definitivamente el método más recurrente encontrada en la literatura (e.g., Aagesen *et al.*, 2009; Casagrande & Szumik, 2009; Do Prado *et al.*, 2015; Dominguez *et al.*, 2006; Escalante *et al.*, 2009; Hoffmeister & Ferrari, 2016; Klassa & Santos, 2015; Martínez-Hernández *et al.*, 2015; Mendoza-Fernández *et al.*, 2014; Noguera-Urbano & Escalante, 2015; Szumik & Goloboff, 2015; Szumik *et al.*, 2007; Szumik *et al.*, 2012; Weirauch *et al.*, 2016).

El Método de análisis de redes NAM, propone un enfoque para encontrar patrones de simpatria de especies basados en el análisis de redes; esto se logra construyendo una red de simpatria basal fundada en datos de presencia, de esta manera, dos o más especies se consideran simpátricas cuando hay proximidad relativa entre sus registros de ocurrencia. El NAM se basa en la identificación y eliminación de especies intermedias para segregar unidades de co-ocurrencia, usando un coeficiente de agrupamiento (Dos Santos *et al.*, 2008). El NAM fue criticado por Casagrande (2009) ya que el enfoque no se basa en la congruencia de distribución de las especie, solo en la superposición de las mismas y que el método no permite que las distribuciones disjuntas determinen AoE.

El último método propuesto en la literatura para la identificación de AoE fue el de Oliveira *et al.* (2015) y se conoce como interpolación geográfica de endemismo GIE. El mismo consiste en buscar el punto medio o centroide de las localidades de

cada especie, calculando un radio tomando en consideración el punto más alejado del centroide. A través de una distribución gaussiana, otorga valores más altos a las proximidades del punto centroide y menor valor a los sitios alejados, creando una distribución de bordes difuso, luego a través de la función de Kernel, evalúa las áreas, dando un valor de Kernel a las mismas, donde a mayor valor del índice, significa mayor coincidencia de las áreas y eso definiría las AoE.

En la literatura se encuentra numerosos estudios que comparan y analizan los datos mediante dos o más métodos, evidenciando la falta de consenso en que método es el más apropiado para identificar las AoE (Carine *et al.*, 2009; Casagranda *et al.*, 2012; Da Silva *et al.*, 2015; Deo & Desalle, 2006; Escalante, 2015; Oliveira *et al.*, 2015, 2017). Morrone (2018) analiza gran parte de los métodos descritos y se pregunta ¿cuál es el método más apropiado? En su análisis argumenta

“... que la biogeografía carece de la coherencia conceptual de otras disciplinas biológicas, con diferentes enfoques y métodos que coexisten y compiten. Esto no debe verse como un problema, sino como una oportunidad para la comunicación entre diferentes disciplinas biogeográficas y enfoques.”,

de hecho, el autor no concluye que algún método fuera mejor que otro.

Una de las ventajas del protocolo de búsqueda del análisis de endemidad (AE) propuesto por Szumik *et al.*, (2002) es que es capaz de encontrar áreas de endemismos superpuestas, así como, a diferencia del PAE de Morrone (1994), una de las características del AE es que como resultado no obtiene un arreglo jerárquico, por ende, los resultados no son presentados en forma jerárquica (Noguera-Urbano & Escalante, 2015). En este trabajo, por las ventajas mencionadas en este párrafo se elige seguir el método de AE. (Szumik *et al.* 2002) debido a que es el método más utilizado por los biogeógrafos en la actualidad y el GIE por su simplicidad de uso (Oliveira *et al.* 2015)

2.3. Antecedentes biogeográficos del Paraguay

Hay pocos antecedentes de estudios sobre la biogeografía del Paraguay. Félix de Azara (1808) hizo una descripción de la flora y fauna de las distintas regiones que recorrió. En el siglo XX, observamos estudios biogeográficos de carácter regional o continental (Cabrera & Willink, 1973; E. Dinerstein *et al.*, 1995; Holdridge, 1947; Huek, 1978; Udvardy, 1975).

Los primeros trabajos que tratan de esclarecer algunos aspectos biogeográficos del Paraguay desde la perspectiva forestal son los realizados por Tortorelli (1967) (Figura 2D), Ferreiro (1981) y Sanjurjo (1989), quienes zonificaron y describieron las zonas forestales del Paraguay. Bertoni & Gorham (1973) en su estudio de la geografía del Paraguay, desarrollaron descripciones naturales del paisaje. Años más tarde, el Ministerio de Agricultura y Ganadería, a través del Centro de Datos para la Conservación (Acevedo *et al.*, 1990), publica el trabajo denominado “*Áreas Prioritarias para la Conservación en la Región Oriental del Paraguay*”, donde aplicaron criterios de geología, suelos, cobertura vegetal y biodiversidad para definir las “*Eco-regiones*” de la Región Oriental del País (Figura 2A).

Spichiger *et al.* (1995) realizaron un estudio de las floras leñosas del periodo Pleistocénico tardío y Holoceno del Paraguay, proponiendo una regionalización solapada con ecotonos de los diferentes tipos de flora. Oakley & Prado (2011) analizaron el dominio fitogeográfico de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales del Paraguay, describiendo sus áreas de influencia biogeográfica en la región Oriental y Occidental del país. Myers (1982) analiza hipótesis de vicarianza y de dispersión para explicar las diferencias que encuentra en la composición de los ensamblajes de micromamíferos de la Región Oriental y del Chaco.

El primer trabajo con una metodología que incluyó herramientas estadísticas multivariadas es el realizado por Hayes (1995), el cual a partir de una matriz de presencia de especies de aves correlacionó la riqueza de la avifauna con regiones

bióticas previamente seleccionadas, describiendo áreas biogeográficas que denominó "*Regiones Ornitogeográficas*" del Paraguay (Figura 2C).

Spichiger *et al.* (2006) presentaron un estudio de regionalización de la flora boscosa del país, mediante el análisis estadístico de la distribución de 39 especies de árboles (Figura 2B). Rumbo (2010) realizó un trabajo similar al de Hayes (1995), analizando especies de mamíferos, utilizando una matriz de presencia/ausencia y correlacionándolas con las ecorregiones descritas por Dinerstein *et al.*, (1995). Mereles *et al.* (2013) analizaron imágenes satelitales, describiendo de esta forma Ecoregiones de la Región Occidental del Paraguay. Cacciali *et al.* (2016), describió siete ecorregiones basados en las propuestas de Clay *et al.* (2005), Dinerstein *et al.* (1995) y Keel *et al.* (1993).

Asimismo, encontramos estudios que modifican nuevas ecorregiones modificando la hipótesis ecoregional de Dinerstein *et al.* (1995), estos son los realizados por Clay *et al.* (2005), describiendo lo que denominó "*pastizales mesopotámicos*" en el sur de la Región Oriental, y Cacciali & Ubilla (2016) y Cacciali (2010) nombrando la ecorregión "*Paraguay central*", también en la Región Oriental. Así mismo, Mereles (2013) y Mereles *et al.* (2013) describieron formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Finalmente Avila (2017), realiza un análisis de patrones de distribución de reptiles identificando 11 áreas de endemismos, una de las cual coincide con la ecorregión de pastizales mesopotámicos descrito por (Clay *et al.*, 2005).

En resumen, se puede decir que son pocos los estudios sobre biogeografía histórica del Paraguay, siempre utilizando un solo grupo taxonómico, como ser especies leñosas forestales (Oakley & Prado, 2011; Spichiger *et al.*, 2006), aves (Hayes, 1995), mamíferos (Myers, 1982; Rumbo, 2010), reptiles (Avila, 2017; Cacciali & Ubilla, 2016), siendo estos dos últimos los únicos que analizan la biogeografía a través de la identificación de áreas de endemismos. En dicho contexto, se propuso la presente tesis, como un estudio integrador, tratando de abarcar una muestra significativa de taxones de plantas, invertebrados y vertebrados.

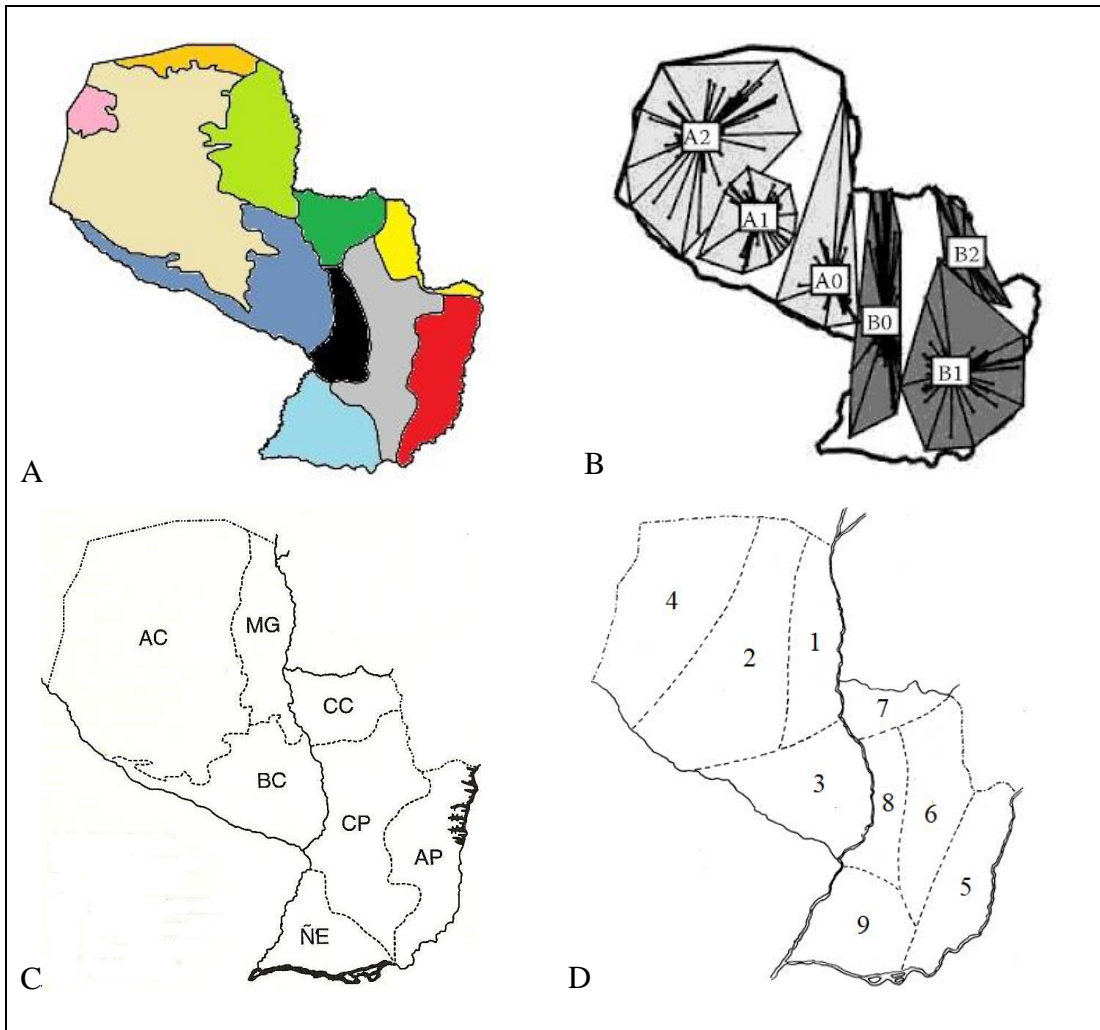


Figura 2. A. Mapa de ecorregiones de la Resolución SEAM N° 614/13. Región Oriental corresponde a ecorregiones propuestas por Acevedo *et al.* (1990) y el Chaco ecorregiones propuestas por Mereles *et al.* (2013); Rojo: Bosque Atlántico del Alto Paraná; Amarillo: Amambay; Gris: Selva Central; Verde: Aquidabán; Negro: Litoral Central; Celeste: Ñeembucú; Azul: Chaco Húmedo; Beige: Chaco Seco; Rosado: Médanos; Verde claro: Pantanal. B. Comunidades forestales definidas por Spichiger *et al.* (2006). Región Chaqueña: A0, A1 y A2; Región Oriental: B0, B1 y B2. C. Regiones ornito geográficas de descritas por Hayes (1995), AC: Alto Chaco, MG: Matogrosense, BC: Bajo Chaco, CC: Campos Cerrados, CP: Central Paraguay, ÑE: Ñeembucú y AP: Alto Paraná. D. Regiones forestales descritas Tortorelli (1967), 1: Bosque chaqueño; 2: Parque chaqueño; 3: Sabana arbolada chaqueña; 4: Monte occidental; 5: Selva del Alto Paraná; 6: Selva central; 7: Bosque del norte; 8: Parque del río Paraguay y 9: Sabana arbolada oriental. Mapas copiados y modificados de las publicaciones originales de Tortorelli (1967), Hayes (1995) y Spichiger *et al.* (2006).

3. METODOLOGÍA

3.1. Área de estudio y datos de distribución de las especies

El área de estudio abarcó toda la República del Paraguay. Para los diversos análisis en búsqueda de la identificación de AoE, se empleó una matriz compuesta por 8150 registros (Anexo) de 300 especies, incluyendo 100 especies de Plantae, 50 especies de Insecta, 50 especies de Anfibia, 50 especies de Reptilia y 50 especies de Aves, que fueron analizados en conjunto. Para la selección de las especies se estableció los siguientes criterios:

1. Solo incluyó especies cuya identificación y validez taxonómica no esté en duda (Morrone, 2012).
2. Se excluyó toda especie cuyo rango de distribución superó el 75% del territorio. Este criterio se utilizó siguiendo el protocolo establecido por Morrone (2012) que estableció como condición para la identificación de AoE, que las áreas de distribución de las especies analizadas deben ser relativamente menores en relación con el área en estudio.

Luego de establecer los taxa que cumplan con los requisitos mencionados, de entre ellos se seleccionaron las 300 especies al azar de la siguiente manera: se listaron en una hoja de cálculo Excel las especies correspondiente a cada suprataxon (Plantae, Insecta, Anfibios, Reptiles y Aves) por separado y en cada hoja de cálculo se utilizó la función = ALEATORIO del software Excel, el cual devuelve un número aleatorio que se encontrará entre los límites inferior y superior especificado, en este caso, se fijó entre 1 y 300 y se seleccionó las 50 especies con numeración más baja.

En el caso de las plantas, se eligió 50 especies forestales y 50 especies no forestales elegidas de las especies listadas en la base datos de Flora Paraguay de la Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.

Las fuentes de datos primarios fueron:

Plantas:

- Base de datos del Inventario Forestal Nacional (PNC. ONU-REDD Py. INFONA, 2016).
- Base de datos personal de Arecaceae de la MSc Irene Gauto utilizada para las publicaciones (Gauto, 2015; Gauto, Spichiger, & Stauffer, 2011).
- Base de datos de la colección Flora del Paraguay https://www.ville-ge.ch/cjb/fdp/publications/familias_publicadas.html y base de datos del Missouri Botanical Garden <http://www.tropicos.org/>.

Insecta: Hymenoptera:

- Base de datos personal del Dr. Bolivar Garcete utilizada para el desarrollo de su Tesis Doctoral (Garcete-Barrett, 2014).

Anfibios:

- Base de datos personal de la Prof. MSc Andrea Weiler utilizada para el libro Anfibios del Paraguay (Weiler *et al.*, 2013).

Reptiles:

- Base de datos personal del MSc Pier Cacciali utilizada para las publicaciones (Cacciali *et al.*, 2016; Cacciali & Ubilla, 2016).

Aves:

- Base de datos autorizada y proveída por el Cornell Lab of Ornithology de los registros del Paraguay (Cornell Lab of Ornithology, 2017). De esta base de datos solo se utilizó los registros provenientes de publicaciones, de la organización no gubernamental Guyra Paraguay y de ornitólogos reconocidos.

Para todas las comparaciones de las áreas de endemismos identificadas, se utilizó la propuesta de ecorregiones de Dinerstein *et al.*, (1995), debido a que es la propuesta que con algunas modificaciones (Cacciali, 2010; Clay *et al.*, 2005) la que mayormente es utilizada en el Paraguay (Figura 3A).

3.2. Protocolos de Identificación de Áreas de Endemismo (AoE)

Para la búsqueda e identificación de áreas de endemismos se utilizaron 2 métodos:

1. El análisis de endemidad (AE) propuesto por Szumik *et al.* (2002) y optimizado por Szumik & Goloboff (2004). El mismo se ejecutó con el software NDM/VNDM ver. 3.0 (Goloboff, 2004).
2. La interpolación geográfica de endemismos (GIE) propuesto por (Oliveira *et al.*, 2015). Este análisis utiliza una modificación de la función de interpolación de Kernel del programa ArcGIS.

3.2.1. Análisis de Endemidad (AE)

El AE requiere un grillado de celdas de todo el territorio a analizar, para ello se utilizaron 3 tamaños de grilla: de 0,3 por 0,3 grados, de 0,4 por 0,4 grados y 0,5 por 0,5 grados de latitud y longitud geográfica; de esta forma se analizó el efecto

causado por esta variable, pudiéndose así observar que tan estables son las AoE identificadas a diferentes escalas espaciales.

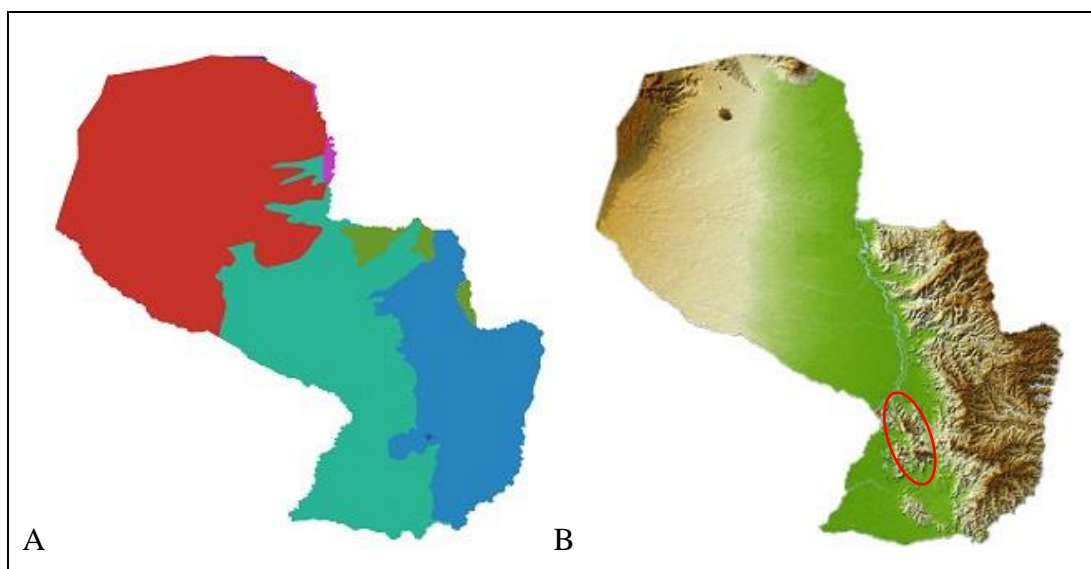


Figura 3. A. Ecorregiones del Paraguay establecidas por Dinerstein *et al.*, (1995). ■ : Bosque Atlántico del Alto Paraná, ■ : Cerrado, ■ : Chaco Seco, ■ : Chaco Húmedo, ■ : Pantanal. B. Mapa orográfico del Paraguay, dentro del círculo rojo: cordillera de los Altos.

El algoritmo desarrollado para el programa NDM/VNDM, evalúa la congruencia del rango de distribución de las especies en el conjunto de celdas del área en estudio. Dicho algoritmo mide el ajuste de las especies de forma cuantitativa, dando como resultado un índice de endemidad (IE) cuyos valores varían entre 0 y 1; donde IE = 1 representa una especie cuyo rango de distribución se ajusta en forma perfectamente congruente con el AoE evaluada.

El algoritmo es el siguiente:

$$IE_x = \frac{p + (i \times F_i) + (a \times F_a)}{t + (o \times 1/F_o) + (d \times 1/F_d) + (n \times 1/F_n)}$$

Donde (Szumik *et al.*, 2006):

p: número de celdas del área donde la especie X está presente.

i: número de celdas del área donde la especie X está inferido. El programa asigna automáticamente. presencia potencial de un taxón en una celda dada, si dicha celda cuenta con un número mínimo de presencias observadas en su vecindad.

a: número de celdas del área donde el taxón X está asumido. Este parámetro es determinado por el usuario.

t: número total de celdas que tiene el área.

o: número de celdas adyacentes al área donde el taxón X está presente.

d: número de celdas adyacentes al área donde el taxón X está asumido.

n: número de celdas no-adyacentes al área donde el taxón X está asumido.

Fi: factor para presencias inferidas dentro del área (default 0.50)

Fa: factor para presencias asumidas dentro del área (default 0.75)

Fo: factor para presencias observadas fuera del área (default 0.50)

Fd: factor para presencias asumidas adyacentes al área (default 2.00)

Fn: factor para presencias asumidas no-adyacentes al área (default 0.50).

Por lo tanto, una especie dada tendrá un IE máximo =1, si este se distribuye en la totalidad de las celdas de la AoE evaluada y en ninguna externa a ella. El índice decrece cuando falta en una o más celdas, así mismo, el algoritmo castiga fuertemente a la presencia fuera del AoE.

Como ejemplo, si observamos la figura 4, si evaluamos un AoE (grupo de celdas amarillas), este tendrá un valor de endemividad que dependerá de cuán ajustadas están las distribuciones de las especies de colores presentes. La especie azul, se encuentra en cada celda amarilla, pero ausente en las demás celdas, por lo tanto, tendrá un valor máximo dado que se encuentra en cada una de las celdas amarillas y está ausente en el resto de la grilla. La especie verde tendrá un valor de endemividad menor debido que está ausente en una de las celdas amarillas, mientras que la especie roja está presente en cada una de las celdas amarillas, aunque también está presente en una celda adyacente a dicha área, esto hace que su índice sea menor aún que la de la especie verde. El valor de endemividad del AoE será la sumatoria del IE de cada especie presente.

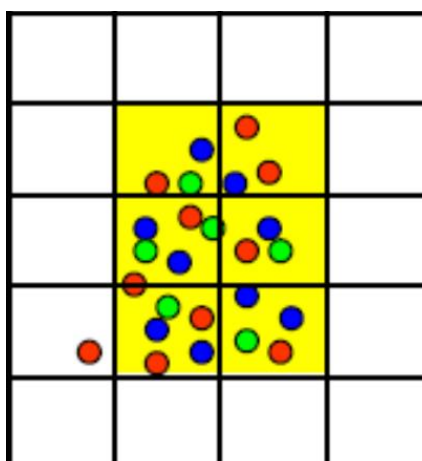


Figura 4. Área de endemismo hipotética representada por celdas amarillas. Los círculos de colores, azul, verde, y rojo representan especies diferentes. La especie azul está presente en toda el área de endemismo, la verde está ausente en una celda y la especie roja está presente en toda el área de endemismo y en una celda externa. Modificado de Szumik *et al.* (2006).

El criterio de optimización utilizado para determinar las AoE por NDM/VNDM, puede dar como resultado un gran número de AoE candidatas, sobre todo cuando el set de datos es ambiguo, por lo tanto, requiere alguna técnica de consenso para resumir los resultados, juntando las AoE que compartan un porcentaje dado de especies endémicas, facilitando de esta forma el análisis y evaluación de las AoE. En dicho sentido, aquí se aplicó el criterio de consenso flexible, donde un AoE individual será incluida en el consenso mientras comparta un porcentaje mínimo del 30% de especies endémicas con alguna de las otras AoE que componen dicho consenso (Aagesen, Szumik, & Goloboff, 2013; Szumik *et al.*, 2006). El porcentaje fue establecido siguiendo el protocolo de metodológico de Casagrande & Szumik (2009).

3.2.2. Interpolación geográfica de endemismos (GIE)

El protocolo metodológico propuesto por Oliveira *et al.* (2015) hace uso de la función de interpolación de Kernel, que es de uso común en estudios de sistemas de información geográfica (GIS) y por lo tanto, implementado en softwares GIS.

La función de Kernel calcula la densidad de los puntos en la vecindad de los mismos, es una herramienta de los software GIS utilizada comúnmente para encontrar la densidad de las casas, de crímenes o de servicios públicos en un análisis de sistema de información geográfica (Esri, 2017).

Este método de interpolación se basa en la definición de áreas circulares alrededor de los puntos de ocurrencias de las especies y dentro del área de influencia de cada especie, el valor Kernel que se asigna al área disminuye de un punto a otro según una función gaussiana. La función de densidad está en función de la superposición de las áreas de influencia, la superposición distributiva entre las especies se estima a través de la distancia entre los centroides de cada rango de distribución de las especies. El área de influencia de cada especie es una generalización de su rango de distribución, y por lo tanto se debe definir de la manera más realista posible, en ese sentido, agrupar especies con rangos de distribución de diferentes tamaños podría dar lugar a una sobreestimación del rango de las especies más restringidas y por ello, se establecen categorías de rangos de tamaños (Oliveira *et al.*, 2015).

Las AoE se identificaron siguiendo el siguiente protocolo (Oliveira *et al.*, 2015):

1. Definición del centroide: El centroide de la distribución de cada especie se estimó a través de la media aritmética de la latitud y la longitud de sus registros. Para cada especie se midió la distancia entre el centroide y el punto más lejano de ocurrencia, este valor se usó para clasificar la especie en categorías de tamaño de rango (Figura 5A y B).

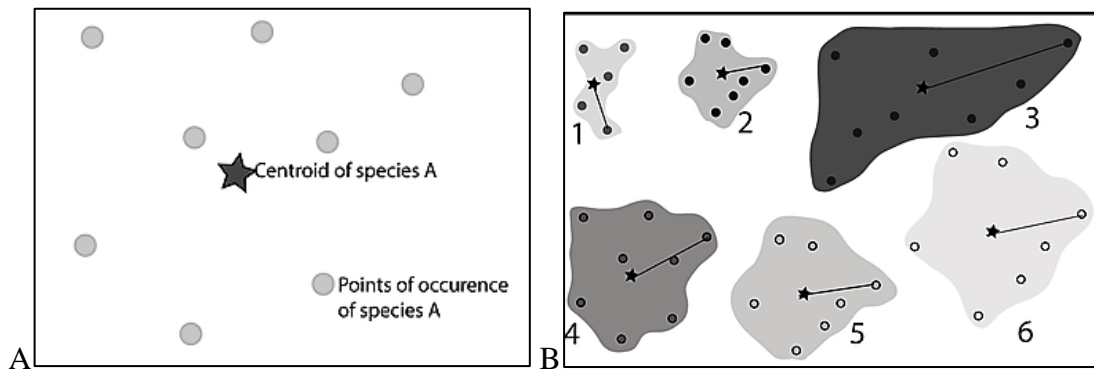


Figura 5 A. La estrella representa el centroide de la distribución de una hipotética especie A (círculos grises). B. Las especies se organizan en grupos, la línea dibujada en cada grupo es la mayor distancia entre su centroide y el punto más lejano de ocurrencia. Modificado de Oliveira *et al.* (2015).

2. Para cada categoría se definió un valor de radio alrededor del centroide, para delimitar un área de influencia circular de cada especie, a través del valor máximo de distancia entre el centroide y el punto más alejado de cada categoría (Figura 5B). La superposición entre las áreas de influencia de las especies se estimó mediante el algoritmo kernel, como un valor que disminuye desde el centroide hasta los límites del área circular según una función gaussiana. La superposición entre las áreas de influencia se estimó a través de la suma de los valores de la parte superpuesta, lo que da como resultado el índice del kernel, siendo este índice un indicador del grado de superposición de la distribución de las especies (Figura 6).

Los resultados se expresaron en un mapa de consenso de AoE. La variación espacial del índice del kernel se mostró en un mapa de calor, donde el color rojo representa mayor valor kernel, por lo tanto, mayor densidad de áreas de distribución superpuestas lo que define cada AoE, además se dibujaron curvas de nivel o isolíneas que representan valores iguales del índice de kernel de cada especie con el objetivo de una mejor interpretación e identificación de las AoE.

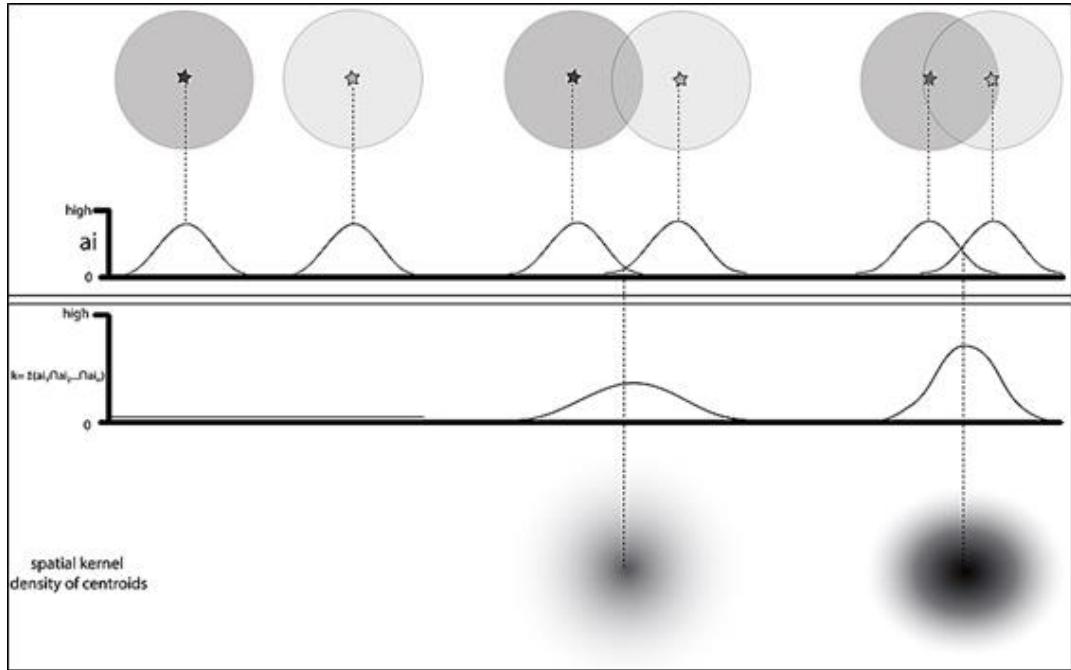


Figura 6. El grado de superposición entre las áreas de las circunferencias de cada especie se mide de acuerdo a una función gaussiana alrededor de cada centroide. La densidad de cada área de superposición se estima con el índice de kernel. Modificado de Oliveira *et al.* (2015).

4. RESULTADOS

4.1. Análisis de Endemicidad (AE) a través del protocolo de búsqueda del software NDM/VNDM

En total se obtuvieron 156 AoE, resumidas en 29 áreas de consenso. Para una mejor comprensión las áreas de consenso halladas con tamaño de celda de 0,3° llevan el acrónimo AoE, los de tamaño de celda de 0,4° AC y los de celda de 0,5° AE.

Nueve de las áreas consenso (31%) están definidas por un solo grupo taxonómico (Tabla 1): AoE 3 y AC 6 están delimitadas por plantas y las restantes 7 (AC 1, AC 7, AC 8, AC 11, AE 7, AE 13 y AE 15) por Hymenoptera. Otras 9 (31 %) áreas están delimitadas por dos grupos taxonómicos (AoE 2, AC 3, AC 4, AC 5, AC 10, AE 4, AE 8, AE 10 y AE 11), 7 (25%) están constituidas por 3 grupos taxonómicos (AoE 1, AC, 2, AC 9, AE 3, AE 5, AE 6, y AE 14), 3 (10 %) de las áreas están compuestas por cuatro grupos taxonómicos (AE 2, AE 9 y AE 12) y la restante área AE 1 (3 %) está representada por los 5 grupos taxonómicos utilizados en este estudio (Tabla 1).

4.1.1. Áreas de Endemismo: celdas de 0,3° (0,3° X 0,3° de latitud y longitud)

En total se reconstruyeron tres AoE, todas en la región Oriental; al realizar el consenso se repitieron las mismas áreas (Figura 7). Once de las 300 especies consideradas (3%) aportan a la conformación de las AoE: 6 especies forestales, 2 plantas herbáceas, 1 anfibio, 1 reptil y 1 ave (Tabla 2).

Tabla 1 Relación entre el número de grupos taxonómicos y las áreas de endemismos de consenso encontradas.

No. de grupos taxonómicos	Tamaño de la celda			No. (%) de áreas de consenso
	0,3°	0,4°	0,5°	
1	1	5	3	9 (31 %)
2	1	4	4	9 (31 %)
3	1	2	4	7 (25 %)
4	0	0	3	3 (10 %)
5	0	0	1	1 (3 %)
Total:	3	11	15	29

El AoE 1 está soportada por 4 especies, un anfibio, un reptil y dos plantas herbáceas (Tabla 2). El AoE 3 está constituido únicamente por especies de plantas, mientras que la AoE 2 está compuesta por 2 plantas y 1 ave (Tabla 2).

La ubicación de la AoE 1 define un área incluida dentro de los límites de la ecorregión del Chaco Húmedo (Figura 8), este del río Paraguay, aproximadamente con el Rift de Asunción que a su vez conformaría lo que se conoce como cordillera de los Altos (Figura 3B). Mientras que las AoE 2 y AoE 3 se superponen mayormente en su distribución, estando ambas dentro de los límites de la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná.

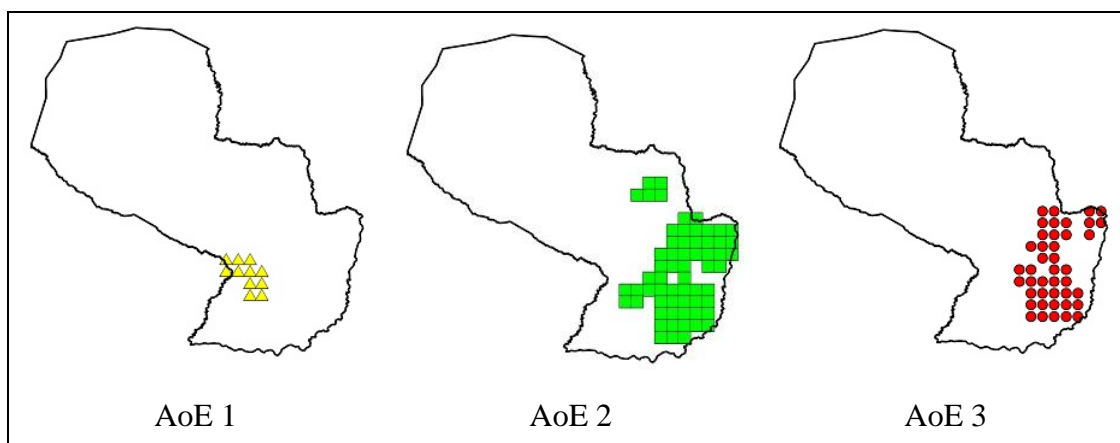


Figura 7. Áreas de endemismos AoE. encontradas en análisis de celdas de 0,3°. AoE 1: área de endemismo 1; AoE 2: área de endemismo 2 y AoE 3: área de endemismo 3.

Tabla 2 Especies constituyentes de las áreas de endemismos AoE. encontradas en análisis de celdas de 0,3°. El número de taxón corresponde a las especies del Anexo 1.

Áreas	Taxón Num.	Especies	
AoE 1	217	<i>Buddleja tubiflora</i>	Flora
	234	<i>Vernonia brasiliana</i>	Flora
	101	<i>Melanophryniscus paraguayensis</i>	Anfibio
	157	<i>Tropidurus guaraní</i>	Reptil
AoE 2	29	<i>Sorocea bonplandii</i>	Flora
	45	<i>Lonchocarpus campestris</i>	Flora
	253	<i>Chlorophonia cyanea</i>	Ave
AoE 3	4	<i>Alchornea triplinervia</i>	Flora
	25	<i>Cupania vernalis</i>	Flora
	26	<i>Cabralea canjerana</i>	Flora
	28	<i>Allophylus edulis</i>	Flora

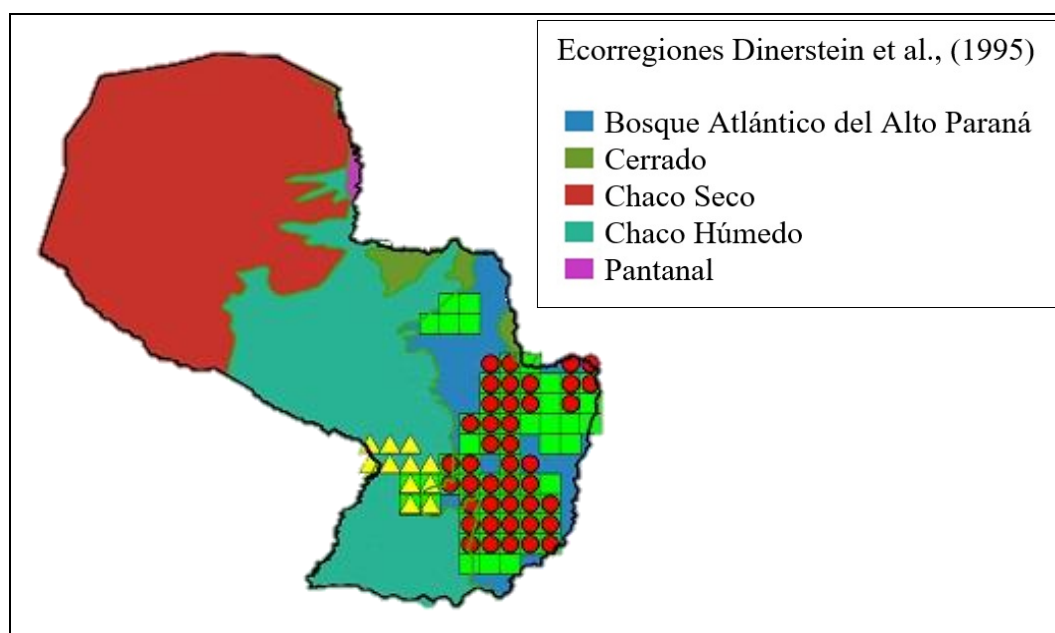


Figura 8. Mapa del Paraguay mostrando la ubicación del AoE 1 ; AoE 2 ; y AoE 3 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

4.1.2. Áreas de Endemismo: celdas de 0,4° (0,4° X 0,4° de latitud y longitud)

El programa NDM delineó 39 AoE, consensuando en 11 áreas de consenso (AC) (Figura 9); de éstas AC, 10 AoE se localizan en la Región Oriental y solo una

en el Chaco. De las 300 especies analizadas, 68 (22,6%) que contribuyen a la identificación de Áreas de endemismos, 31 son plantas forestales, 7 plantas herbáceas, 16 himenopteros, 4 anfibios, 2 reptiles y 8 aves (Tabla 3).

El AC 2 está constituida por 12 especies de flora, 3 aves y 1 anfibio, a su vez, el AC 3 está compuesta por 7 especies forestales y 2 aves y el AC 4 por 10 especies de plantas y 2 de aves. El AC 9, está definida por 3 especies herbáceas, 1 anfibio y un reptil, mientras que el AC 6 está conformado por 4 especies herbáceas (Tabla 3).

El AC 10, constituida por 1 especie de planta y 2 especies de anfibios. El AC 5 está compuesta por 3 especies de flora y 1 reptil, el AC 6 está definida exclusivamente por especies herbáceas.

Las áreas AC 1, AC 7, AC 8 y AC 11 (Figura 14) está compuesta exclusivamente por especies de Hymenoptera (Tabla 3) creando un patrón de áreas disjuntas sobre todo en la Región Oriental.

Las AC 2, AC 3 y AC 4 son simpátricas en la mayor parte de su distribución espacial (Figura 10), coincidiendo con la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná. El AC 3 está enteramente dentro de la mencionada ecorregión. El AC 2 ocupa parte de la Ecorregión del Chaco húmedo, extendiéndose por la cordillera de los Altos (Figura 3B) y al norte de la Región Oriental, sobre la serranía de San Luís y norte de la cordillera del Amambay; mientras que el AC 4 abarca además la ecorregión del Cerrado al norte de la Región Oriental (Figura 10). El AC 5 abarca lo que correspondería a la ecorregión del Chaco seco (Figura 11).

El AC 6 y el AC 9 están ubicadas en el Chaco Húmedo, sobre la zona de la cordillera de los Altos (Figura 12), principalmente el AC 9, mientras que el AC 6, se extiende a zonas anexas a la cordillera de los Altos (Figura 3B). El AC 10 (Figura 13) se ubica al norte de la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná y sobre dos porciones menores de la ecorregión del Cerrado ubicadas al este de la porción principal del Cerrado.

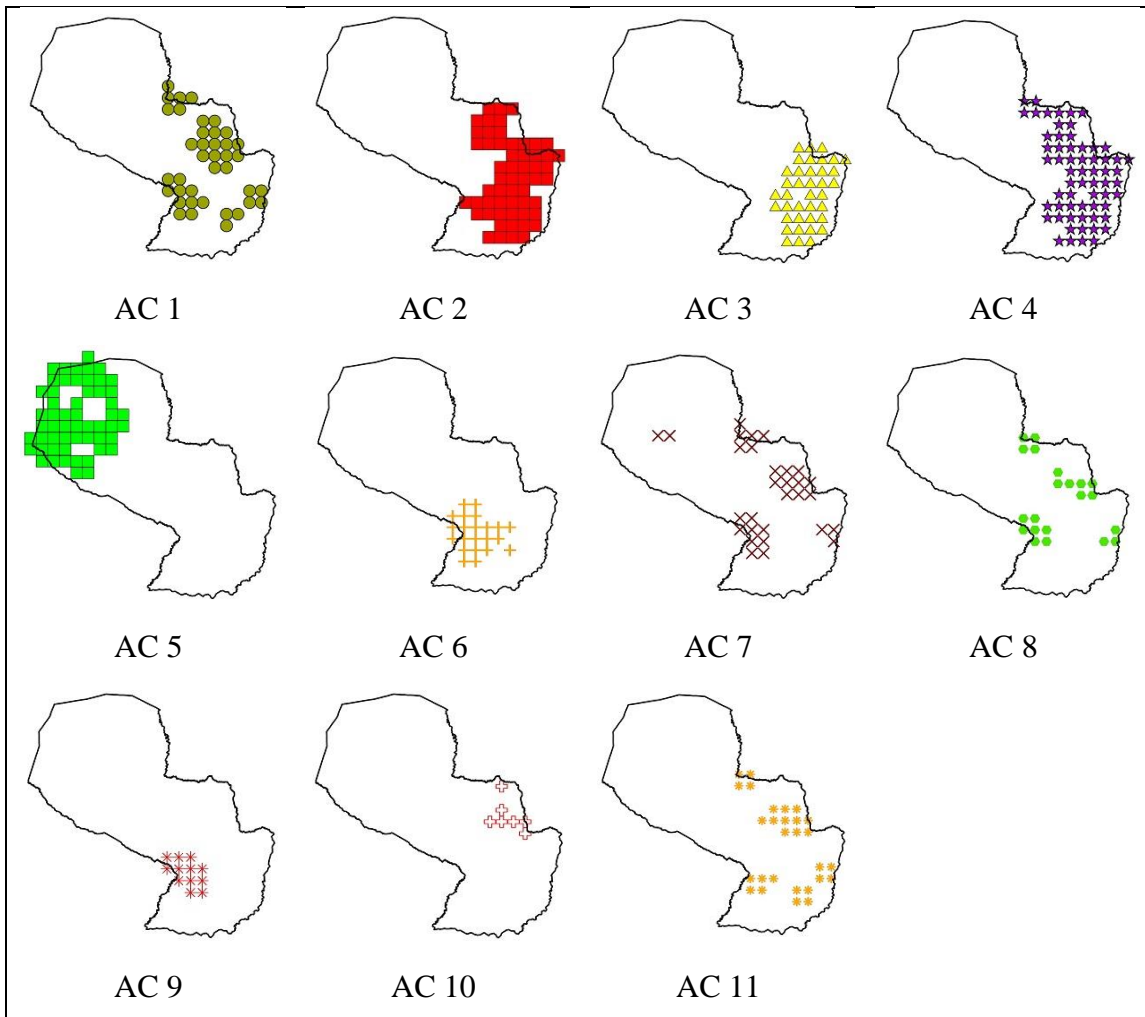


Figura 9 Áreas de consenso encontradas en análisis de celdas de $0,4^\circ$. AC 1: área de consenso 1; AC 2: área de consenso 2; AC 3: área de consenso 3; AC 4: área de consenso 4; AC 5: área de consenso 5; AC 6: área de consenso 6; AC 7: área de consenso 7; AC 8: área de consenso 8; AC 9: área de consenso 9; AC 10: área de consenso 10 y AC 11: área de consenso 11.

Tabla 3. Especies constituyentes de las áreas de consenso de endemismos AC. encontradas en análisis de celdas de 0,4°. El número de taxón corresponde a las especies del Anexo 1.

Áreas	Taxón Num.	Especies	
AC 1	54	<i>Bicyrtes discisa</i>	Hymenoptera
	58	<i>Eremnophila binodis</i>	Hymenoptera
	61	<i>Hypalastoroides paraguayensis</i>	Hymenoptera
	72	<i>Omicron spegazzinii</i>	Hymenoptera
	82	<i>Pachymenes ghiliani</i>	Hymenoptera
	85	<i>Pirhosigma superficiale</i>	Hymenoptera
	91	<i>Stenonartonia apicipennis</i>	Hymenoptera
	96	<i>Zethus cylindricus</i>	Hymenoptera
	99	<i>Zethus smithii</i>	Hymenoptera
AC 2	9	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Flora
	12	<i>Nectandra megapotamica</i>	Flora
	13	<i>Machaerium paraguariense</i>	Flora
	22	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Flora
	29	<i>Sorocea bonplandii</i>	Flora
	30	<i>Cordia ecalyculata</i>	Flora
	32	<i>Plinia rivularis</i>	Flora
	33	<i>Trichilia catigua</i>	Flora
	35	<i>Helietta apiculata</i>	Flora
	41	<i>Banara arguta</i>	Flora
	43	<i>Maclura tinctoria</i>	Flora
	45	<i>Lonchocarpus campestris</i>	Flora
	113	<i>Hypsiboas faber</i>	Anfibio
	253	<i>Chlorophonia cyanea</i>	Ave
	255	<i>Polioptila lactea</i>	Ave
288	<i>Trogon rufus</i>	Ave	
AC 3	0	<i>Inga laurina</i>	Flora
	3	<i>Bastardiopsis densiflora</i>	Flora
	4	<i>Alchornea triplinervia</i>	Flora
	25	<i>Cupania vernalis</i>	Flora
	26	<i>Cabralea canjerana</i>	Flora
	28	<i>Allophylus edulis</i>	Flora
	46	<i>Guarea kunthiana</i>	Flora
	250	<i>Amaurospiza moesta</i>	Ave
276	<i>Piculus aurulentus</i>	Ave	
AC 4	6	<i>Holocalyx balansae</i>	Flora
	8	<i>Eugenia uniflora</i>	Flora
	12	<i>Nectandra megapotamica</i>	Flora
	14	<i>Luehea divaricata</i>	Flora
	15	<i>Cordia trichotoma</i>	Flora
	17	<i>Cecropia pachystachya</i>	Flora
	36	<i>Peltophorum dubium</i>	Flora
	37	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Flora
	41	<i>Banara arguta</i>	Flora
	44	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	Flora
	273	<i>Tinamus solitarius</i>	Ave
295	<i>Aramides saracura</i>	Ave	
AC 5	21	<i>Shinopsis lorentzii</i>	Flora
	42	<i>Acacia praecox</i>	Flora
	47	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Flora
	166	<i>Homonota fasciata</i>	Reptil

AC 6	216	<i>Buddleja stachyoides</i>	Flora
	219	<i>Cuphea calophylla subsp. Mesostemon</i>	Flora
	233	<i>Vernonia balansae</i>	Flora
	235	<i>Vernonia chamaedrys</i>	Flora
AC 7	83	<i>Pachymenes laeviventris</i>	Hymenoptera
	89	<i>Sphex ichneumoneus</i>	Hymenoptera
	97	<i>Zethus romandinus</i>	Hymenoptera
AC 8	65	<i>Monobia apicalipennis</i>	Hymenoptera
	82	<i>Pachymenes ghiliani</i>	Hymenoptera
	84	<i>Pachymenes sericeus</i>	Hymenoptera
AC 9	217	<i>Buddleja tubiflora</i>	Flora
	234	<i>Vernonia brasiliiana</i>	Flora
	235	<i>Vernonia chamaedrys</i>	Flora
	101	<i>Melanophryniscus paraguayensis</i>	Anfibio
	157	<i>Tropidurus guaraní</i>	Reptil
AC 10	241	<i>Peritassa campestris</i>	Flora
	131	<i>Physalaemus centralis</i>	Anfibio
	132	<i>Physalaemus marmoratus</i>	Anfibio
AC 11	62	<i>Hypancistrocerus reflectorius</i>	Hymenoptera
	70	<i>Omicron opifex</i>	Hymenoptera
	85	<i>Pirhosigma superficiale</i>	Hymenoptera
	99	<i>Zethus smithii</i>	Hymenoptera

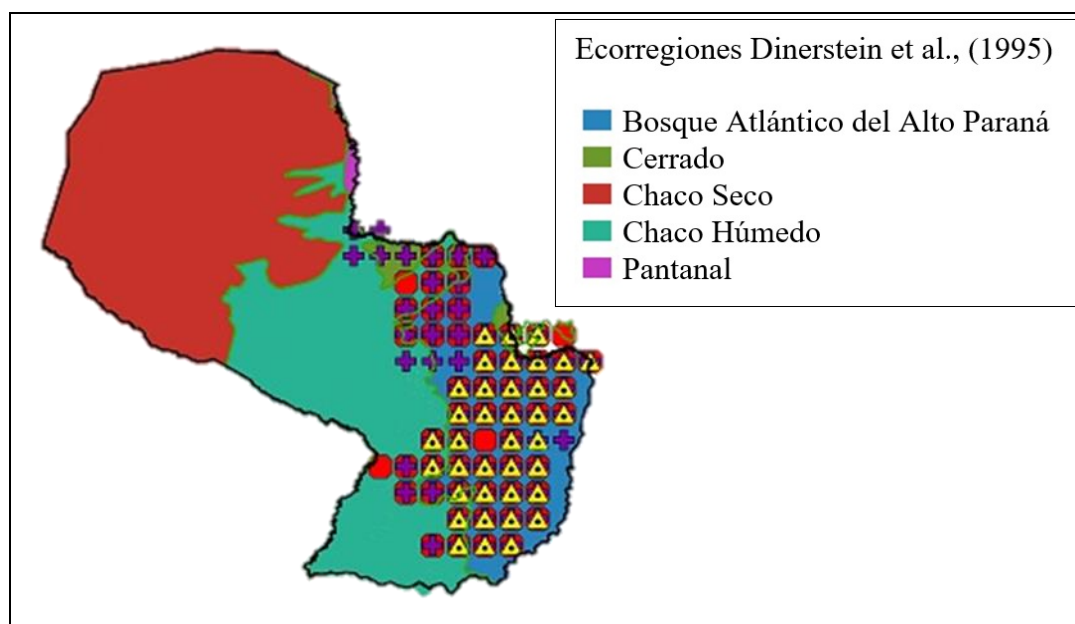


Figura 10. Mapa mostrando la ubicación del AC 2 ●; AC 3 ▲; y AC 4 +. Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

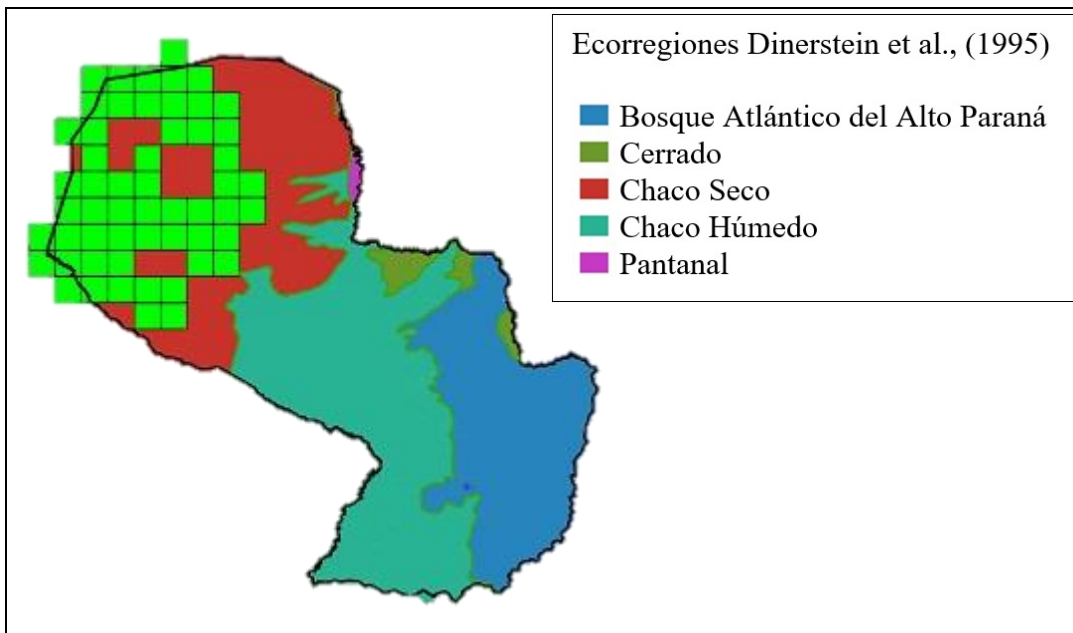



Figura 11. Mapa mostrando la ubicación del AC 5 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

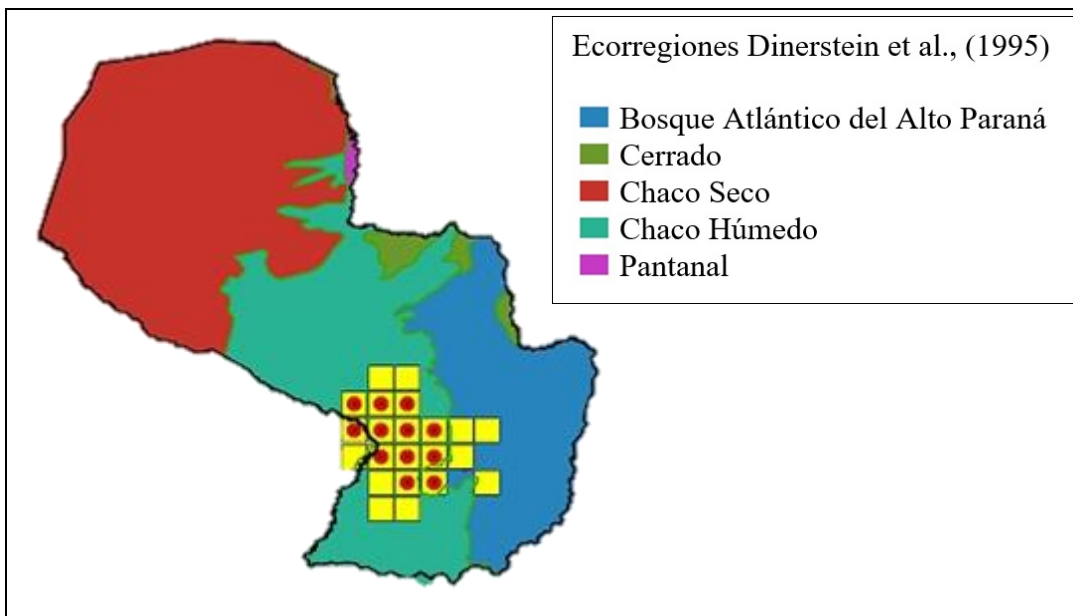




Figura 12. Mapa mostrando la ubicación del AC 6  y del AC 9 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

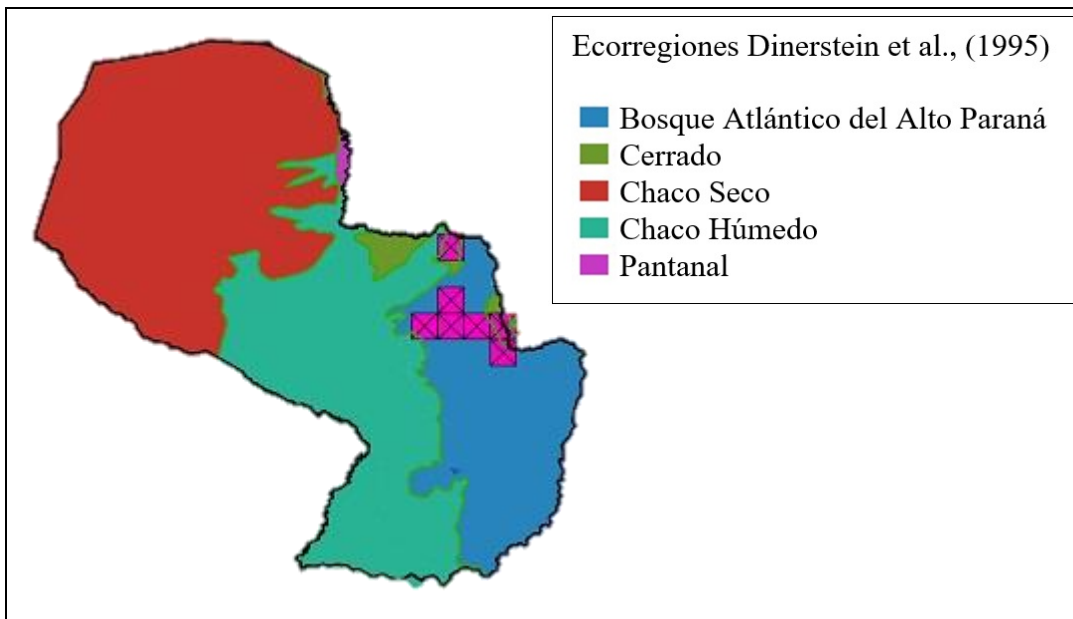



Figura 13. Mapa mostrando la ubicación del AC 10 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

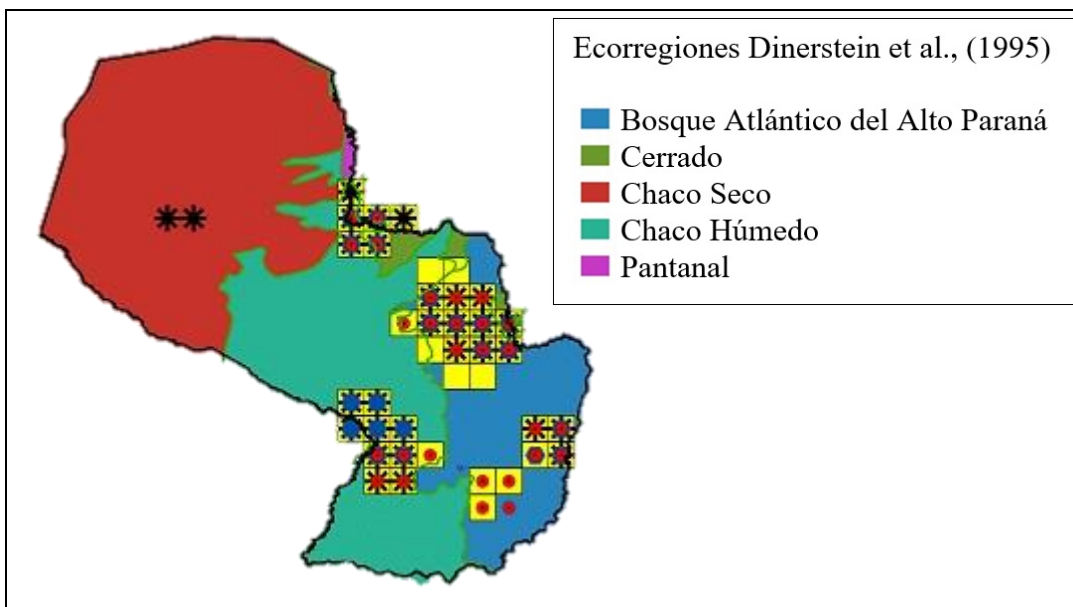






Figura 14 Mapa mostrando la ubicación del AC 1 ; AC 7 ; AC 8  y AC 11 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

4.1.3. Áreas de Endemismo: celdas de 0,5° (0,5° X 0,5° de latitud y longitud)

Con el tamaño de grilla de 0,5° X 0,5, el programa NDM encontró 114 AoE compuestas por 2 o más especies. Se hallaron 15 áreas de consenso (AE), de las cuales 11 se ubican en la Región Oriental, 3 en el Chaco y 1 en ambas regiones, que se resumen en la Figura 15. En total 123 especies (41%) aportan para una o más áreas de endemismos, de las cuales, 39 son especies forestales, 15 plantas herbáceas, 23 himenopteros, 16 anfibios, 9 reptiles y 21 aves (Tabla 4).

El AE 1 se constituyó en el área de consenso con mayor riqueza de especies, incluyendo 32 especies de flora, 14 de insecta, 6 de anfibios, 2 de reptiles y 10 de aves, sienta a su vez la única área que incluyó a todos los tipos de taxones utilizados en este estudio. El AE 2 incluyó 1 especie de flora, 1 himenoptera, 1 anfibio y un ave. El AE 3 está compuesta por 9 especies de flora, 1 anfibio y 1 ave, mientras que el AE 4 lo constituye 2 especies herbáceas y 3 anfibios (Tabla 4).

El AE 5 se define con 7 especies forestales, 2 reptiles y 2 aves, mientras que el AE 6 lo constituyen 3 especies, 1 de flora, 1 anfibio y 1 ave. Así mismo, el AE 8 está definido por 2 anfibio y 2 reptiles, el AE 9 por 3 plantas herbáceas, 1 anfibio, 1 reptil y un ave, el AE 10 por 1 anfibio, 2 aves. El AE 11 constituido por 1 reptil y 2 Aves, el AE 12 por 1 especie de flora, 2 anfibios, 1 reptil y un ave, mientras que el AE 14 por 1 anfibio, 1 reptil y 1 ave (Tabla 4).

Las áreas de consenso AE 2, AE 7, AE 13 y AE 15 (figura 21) forman distribuciones disjuntas distribuidas por todas las ecorregiones. Las mismas están constituidas exclusivamente por especies de Hymenoptera (Tabla 4).

El AE 1 y AE 6 abarcan casi la totalidad de la región Oriental del país, mientras que el AE 3 se sitúa en la mitad sur de la región Oriental, estando en casi su totalidad incluida dentro de los límites de las AE 1 y AE 6 (Figura 16). Comparando con las ecorregiones, estas áreas de consenso cubren la totalidad de la ecorregión del

Bosque Atlántico del Alto Paraná, del Cerrado y el límite este del Chaco Húmedo (Figura 16).

Sobre la ecorregión del Chaco Seco encontramos al AE 5 (Figura 17), mientras que el AE 8 (figura 17) se sitúa sobre todo el Chaco, abarcando las ecorregiones del Chaco Seco, del Chaco Húmedo y del Pantanal.

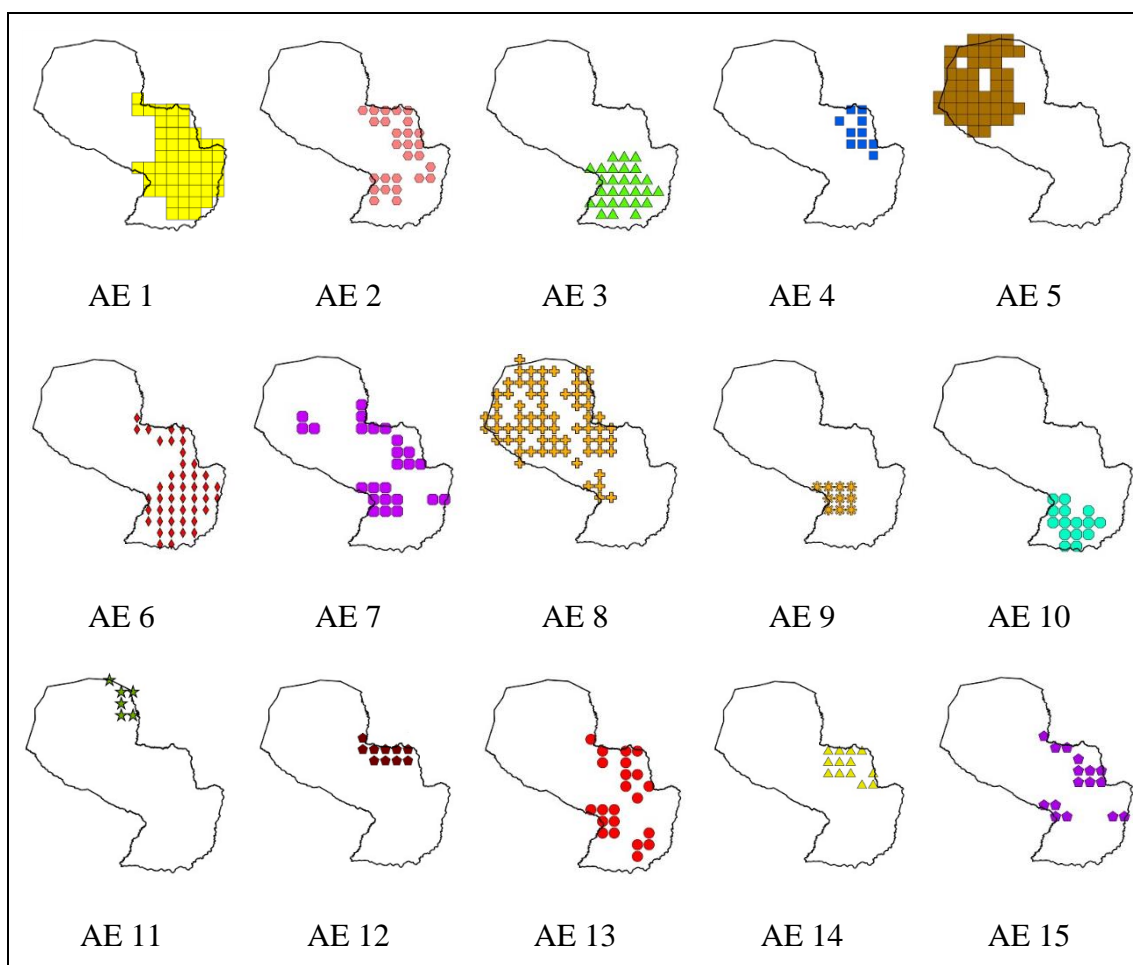


Figura 15 Áreas de consenso encontradas en análisis de celdas de 0,5°. AE 1: área de consenso 1; AE 2: área de consenso 2; AE 3: área de consenso 3; AE 4: área de consenso 4; AE 5: área de consenso 5; AE 6: área de consenso 6; AE 7: área de consenso 7; AE 8: área de consenso 8; AE 9: área de consenso 9; AE 10: área de consenso 10; AE 11: área de consenso 11; AE 12: área de consenso 12; AE 13: área de consenso 13; AE 14: área de consenso 14 y AE 15: área de consenso 15.

Tabla 4. Especies constituyentes de las áreas de consenso AE. encontradas en análisis de celdas de 0,5°.

Áreas	Taxón Num.	Especies	
	0	<i>Inga laurina</i>	Flora
	1	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Flora
	3	<i>Bastardiopsis densiflora</i>	Flora
	4	<i>Alchornea triplinervia</i>	Flora
	6	<i>Holocalyx balansae</i>	Flora
	8	<i>Eugenia uniflora</i>	Flora
	9	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Flora
	12	<i>Nectandra megapotamica</i>	Flora
	13	<i>Machaerium paraguariense</i>	Flora
	14	<i>Luehea divaricata</i>	Flora
	15	<i>Cordia trichotoma</i>	Flora
	17	<i>Cecropia pachystachya</i>	Flora
	22	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Flora
	25	<i>Cupania vernalis</i>	Flora
	26	<i>Cabralea canjerana</i>	Flora
	28	<i>Allophylus edulis</i>	Flora
	29	<i>Sorocea bonplandii</i>	Flora
	30	<i>Cordia ecalyculata</i>	Flora
	32	<i>Plinia rivularis</i>	Flora
	33	<i>Trichilia catigua</i>	Flora
	35	<i>Helietta apiculata</i>	Flora
	36	<i>Peltophorum dubium</i>	Flora
	37	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Flora
	38	<i>Myrsine parvula</i>	Flora
	40	<i>Albizia niopoides</i>	Flora
AE 1	41	<i>Banara arguta</i>	Flora
	43	<i>Maclura tinctoria</i>	Flora
	44	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	Flora
	45	<i>Lonchocarpus campestris</i>	Flora
	46	<i>Guarea kunthiana</i>	Flora
	213	<i>Euterpe edulis</i>	Flora
	239	<i>Casearia gossypiosperma</i>	Flora
	54	<i>Bicyrtes discisa</i>	Hymenoptera
	58	<i>Eremnophila binodis</i>	Hymenoptera
	61	<i>Hypalastoroides paraguayensis</i>	Hymenoptera
	62	<i>Hypancistrocerus reflectorius</i>	Hymenoptera
	65	<i>Monobia apicalipennis</i>	Hymenoptera
	70	<i>Omicron opifex</i>	Hymenoptera
	72	<i>Omicron spgazzinii</i>	Hymenoptera
	82	<i>Pachymenes ghiliani</i>	Hymenoptera
	84	<i>Pachymenes sericeus</i>	Hymenoptera
	85	<i>Pirhosigma superficiale</i>	Hymenoptera
	90	<i>Stenodynerus suffuses</i>	Hymenoptera
	91	<i>Stenonartonia apicipennis</i>	Hymenoptera
	96	<i>Zethus cylindricus</i>	Hymenoptera
	99	<i>Zethus smithii</i>	Hymenoptera
	105	<i>Rhinella ornate</i>	Anfibio
	108	<i>Dendropsophus minutus</i>	Anfibio
	111	<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	Anfibio
	112	<i>Hypsiboas caingua</i>	Anfibio
	113	<i>Hypsiboas faber</i>	Anfibio
	134	<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	Anfibio

	154	<i>Spilotes pullatus</i>	Reptil
	184	<i>Oxyrhopus guibei</i>	Reptil
	250	<i>Amaurospiza moesta</i>	Ave
	253	<i>Chlorophonia cyanea</i>	Ave
	258	<i>Pipile jacutinga</i>	Ave
	261	<i>Pionopsitta pileate</i>	Ave
	269	<i>Polioptila lacteal</i>	Ave
	273	<i>Tinamus solitarius</i>	Ave
	276	<i>Piculus aurulentus</i>	Ave
	287	<i>Ramphastos dicolorus</i>	Ave
	288	<i>Trogon rufus</i>	Ave
	295	<i>Aramides saracura]</i>	Ave
AE 2	239	<i>Casearia gossypiosperma</i>	Flora
	58	<i>Eremnophila binodis</i>	Hymenoptera
	134	<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	Anfibio
	267	<i>Cyanocorax cristatellus</i>	Ave
AE 3	12	<i>Myrocarpus frondosus</i>	Flora
	19	<i>Achatocarpus praecox</i>	Flora
	216	<i>Buddleja stachyoides</i>	Flora
	217	<i>Buddleja tubiflora</i>	Flora
	219	<i>Cuphea calophylla subsp. Mesostemon</i>	Flora
	231	<i>Pseudogynoxys benthamii</i>	Flora
	233	<i>Vernonia balansae</i>	Flora
	235	<i>Vernonia chamaedrys .</i>	Flora
	242	<i>Polygonum acuminatum</i>	Flora
	124	<i>Hypsiboas curupí</i>	Anfibio
279	<i>Cistothorus platensis</i>	Ave	
AE 4	201	<i>Acrocomia hassleri</i>	Flora
	241	<i>Peritassa campestris</i>	Flora
	109	<i>Rhinella scitula</i>	Anfibio
	131	<i>Physalaemus centralis</i>	Anfibio
	132	<i>Physalaemus marmoratus</i>	Anfibio
AE 5	5	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Flora
	10	<i>Cercidium praecox</i>	Flora
	20	<i>Ceiba chodatii</i>	Flora
	21	<i>Shinopsis lorentzii</i>	Flora
	42	<i>Acacia praecox</i>	Flora
	47	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Flora
	48	<i>Bougainvillea campanulata</i>	Flora
	165	<i>Lygodactylus wetzeli</i>	Reptil
	166	<i>Homonota fasciata</i>	Reptil
	259	<i>Chunga burmeisteri</i>	Ave
281	<i>Rhinocrypta lanceolata</i>	Ave	
AE 6	218	<i>Centratherum punctatum</i>	Flora
	108	<i>Dendropsophus minutus</i>	Anfibio
	295	<i>Aramides saracura</i>	Ave
AE 7	63	<i>Minixi suffusum</i>	Hymenoptera
	80	<i>Pachodynerus serrulatus</i>	Hymenoptera
	83	<i>Pachymenes laeviventris</i>	Hymenoptera
	89	<i>Sphex ichneumoneus</i>	Hymenoptera
	97	<i>Zethus romandinus</i>	Hymenoptera
	98	<i>Zethus sessilis</i>	Hymenoptera
AE 8	104	<i>Rhinella major</i>	Anfibio
	129	<i>Leptodactylus bufonius</i>	Anfibio
	164	<i>Teius teyou</i>	Reptil
AE 9	195	<i>Tropidurus spinulosus</i>	Reptil
	217	<i>Buddleja tubiflora</i>	Flora

	234	<i>Vernonia brasiliensis</i>	Flora
	235	<i>Vernonia chamaedrys</i>	Flora
	101	<i>Melanophryniscus paraguayensis</i>	Anfibio
	157	<i>Tropidurus guaraní</i>	Reptil
	279	<i>Cistothorus platensis</i>	Ave
AE 10	121	<i>Scinax berthae</i>	Anfibio
	254	<i>Anthus nattereri</i>	Ave
	257	<i>Circus cinereus</i>	Ave
AE 11	173	<i>Dracaena paraguayensis</i>	Reptil
	284	<i>Pseudoseisura unirufa</i>	Ave
	285	<i>Furnarius leucopus</i>	Ave
AE 12	204	<i>Attalea phalerata</i>	Flora
	109	<i>Rhinella scitula</i>	Anfibio
	117	<i>Dendropsophus elianeae</i>	Anfibio
	182	<i>Tupinambis duseni</i>	Reptil
	252	<i>Eucometis penicillata</i>	Ave
AE 13	58	<i>Eremnophila binodis</i>	Hymenoptera
	64	<i>Monobia angulosa</i>	Hymenoptera
	68	<i>Montezumia infernalis</i>	Hymenoptera
AE 14	128	<i>Eupemphix nattereri</i>	Anfibio
	182	<i>Tupinambis duseni</i>	Reptil
	296	<i>Laterallus xenopterus</i>	Ave
AE 15	65	<i>Monobia apicalipennis</i>	Hymenoptera
	81	<i>Pachymenes bipartitus</i>	Hymenoptera
	82	<i>Pachymenes ghiliani</i>	Hymenoptera
	84	<i>Pachymenes sericeus</i>	Hymenoptera

El AE 4, AE 12 y el AE 14 (Figura 18) son tres áreas de endemismos solapadas en el norte de la región Oriental, ubicadas sobre la ecorregión del Cerrado. El AE 4 se extiende hacia el sur sobre la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná y el AE 12 se ubica hacia el oeste sobre la porción norte de la ecorregión del Chaco Húmedo. Mientras el AE 14 se extiende abarcando casi toda el área de las AE 4 y AE 12.

El Chaco Húmedo, sobre la cordillera de los Altos (Figura 3B), a esta escala de análisis, vuelven a situarse dentro de los límites del AE 9 (Figura 19), La ecorregión del Pantanal, en esta escala de estudio, está parcialmente representado por el AE 11 (figura 20). El AE 10 es un área de consenso que abarca la ecorregión de Pastizales Mesopotámicos propuesto por Clay *et al.* (2005) en una modificación de la ecorregión del Chaco Húmedo de Dinerstein *et al.* (1995).

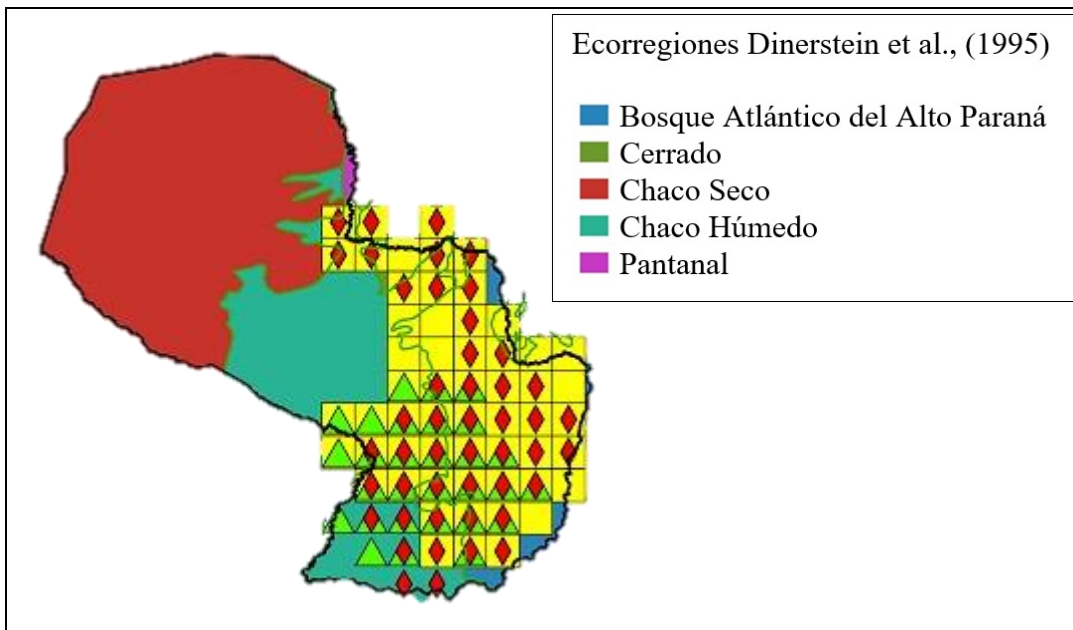





Figura 16. Mapa mostrando la ubicación del AE 1  ; AE 3  y AE 6 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

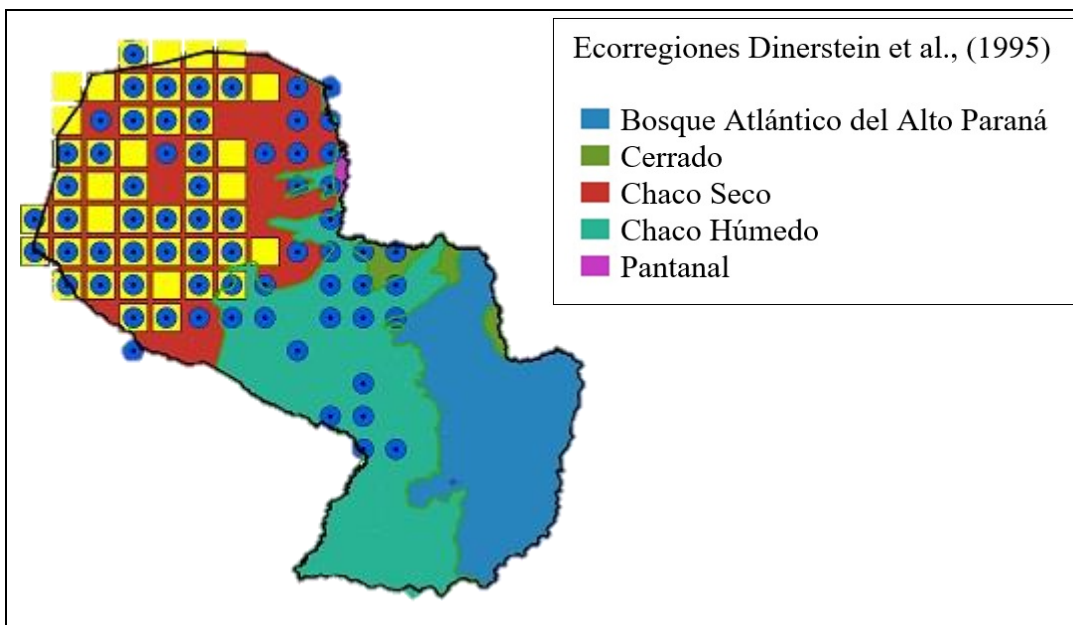




Figura 17. Mapa mostrando la ubicación del AE 5  y AE 8 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

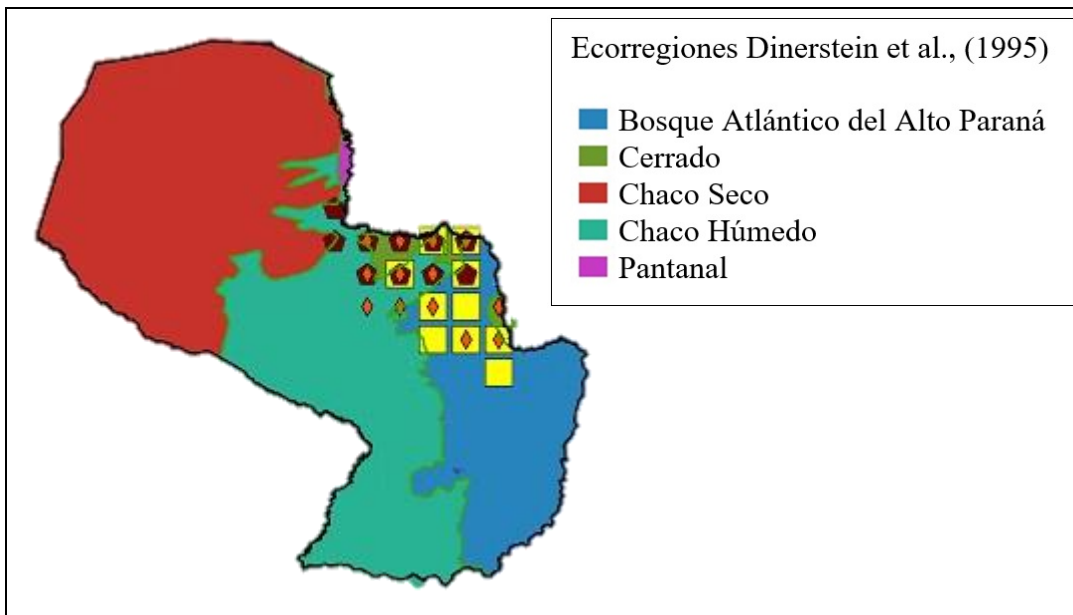





Figura 18. Mapa mostrando la ubicación del AE 4 ; AE 12  y AE 14 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

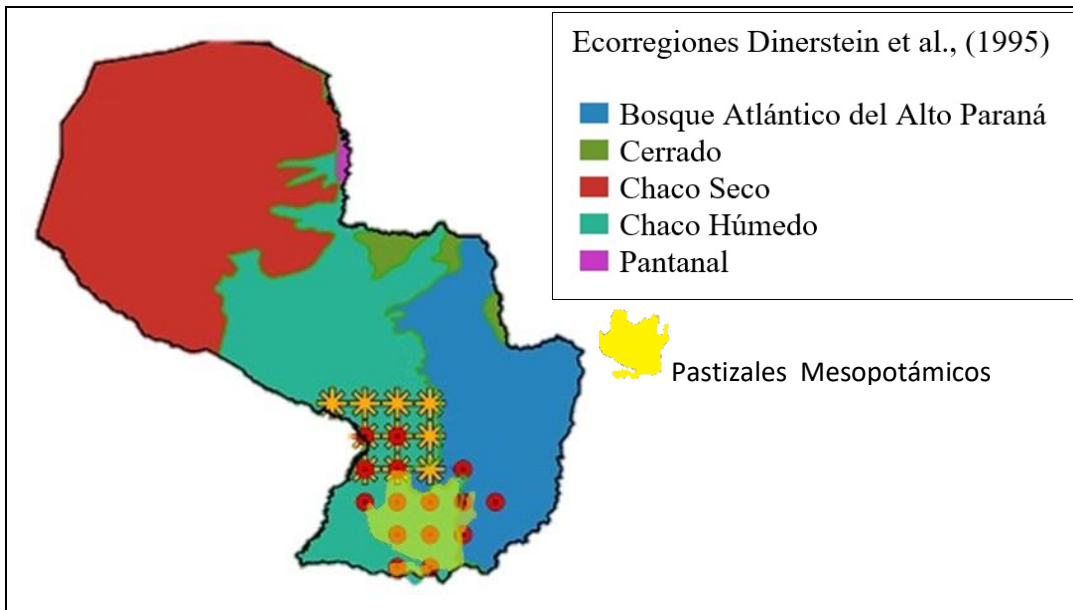




Figura 19. Mapa mostrando la ubicación del AE 9  y AE 10 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995) y Pastizales Mesopotámicos (Clay *et al.* 2005) se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

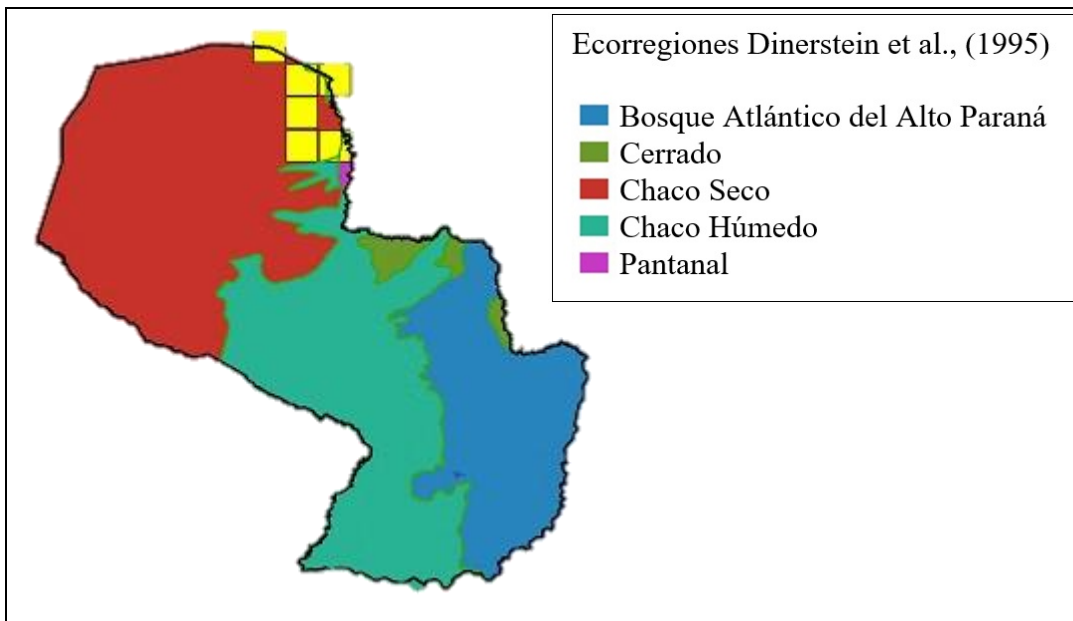



Figura 20. Mapa mostrando la ubicación del AC 11 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

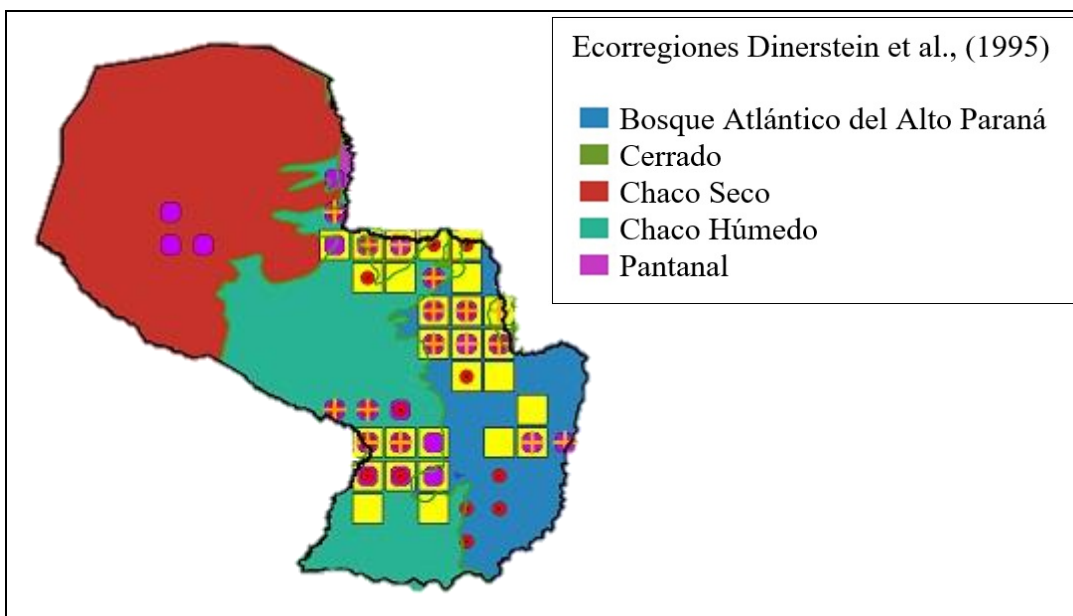






Figura 21. Mapa mostrando la ubicación del AE 2 ; AE 7 ; AC 13 ; AC 15 . Las ecorregiones (Dinerstein *et al.*, 1995), se muestran en colores dentro del cuadro de la Figura.

4.1.4. Áreas de endemismos encontradas a diferentes escalas en la Región Oriental

Los resultados rescatan algunas áreas que se identifican en dos o en las tres escalas de estudio, independientemente del tamaño de celda utilizada. En dicho marco, el AoE 2 y AoE 3 del grillado de 0,3°, abarcan gran parte de la Región Oriental, se replica en el AC 2, AC 3 y AC 4 de las celdas de 0,4° y el AE 1 y AE 6 de las celdas de 0,5° (Figura 22).

En lo que respecta a la riqueza de especies (Tabla 5), todos los taxones constituyentes de las AoE 2, AoE 3, AC 3 y AC 4 están presentes en la AE 1, siendo esta área de consenso la más incluyente, con el 97% de las especies (65 de 67) del total de especies en estas 5 áreas de consenso. Solo 2 especies, la planta *Centratherum punctatum* (218) que aparece en el AC 2 y el ave *Polioptila lactea* (255) presente en el AE 6, no están incluidas en la AE 1. La única parte de la región Oriental no incluida en esta área de endemismo son los pastizales y humedales del Sur y Suroeste del Paraguay.

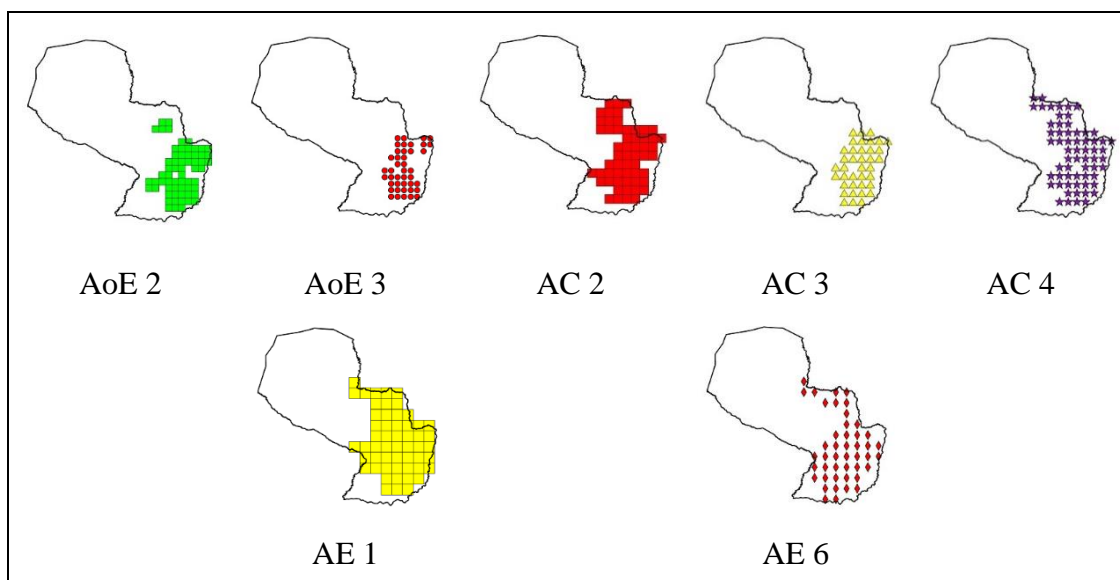


Figura 22. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de tamaño de celda 0,3°: AoE 2 y AoE3; de tamaño de celda 0,4°: AC 2, AC 3 y AC 4; de tamaño de celda 0,5°: AE 1 y AE 6.

Tabla 5. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,3° (AoE), 0,4° (AC) y 0,5° (AE). Las especies están identificadas por números (ver referencias en la Tabla del Anexo 1).

AoE 2	AoE 3	AC 2	AC 3	AC 4	AE 1	AE 6
			0		0	
			3		1	
			4		3	
	4				4	
				6	6	
				8	8	
		9			9	
		12		12	12	
		13			13	
				14	14	
				15	15	
				17	17	
		22			22	
	25		25		25	
	26		26		26	
	28		28		28	
29		29			29	
		30			30	
		32			32	
		33			33	
		35			35	
				36	36	
				37	37	
					38	
		41		41	41	
		43			43	
				44	44	
45		45			45	
			46		46	
					54	
					58	
					61	
					62	
					65	
					70	
					72	
					82	
					84	
					85	
					90	
					91	
					96	
					99	
					105	
					108	108
					111	
					112	
		113			113	
					134	
					154	
					184	
					213	
					239	
			250		250	
		253			253	
		255				
					258	
					261	
				273	269	
					273	
			276		276	
					287	
		288			288	
				295	288	
					295	
						218
						295

Así mismo, las AoE 1, AC 9 y la AE 9 (Figura 23) se ubican sobre la cordillera de los Altos (Figura 3B) y valles adyacentes. En cuanto a la riqueza (Tabla 6), de las seis especies que constituyen la AE 9, cinco y cuatro están presentes en la AC 9 y AoE 1 respectivamente, es decir, solo el ave *Cistothorus platensis* (279) ausente en la AC 9 y nuevamente *Cistothorus platensis* y la planta *Vernonia chamaedrys* (235) no constituyen la AoE 1, es decir, que el 67% y el 83% de las especies estén presentes en la AoE 1 y en la AC 9 respectivamente.

El siguiente grupo de áreas de consenso, AC 6, AE 3 y AE 10, se ubica en la mitad sur y oeste de la Región Oriental (Figura 24). Todas las especies de plantas herbáceas del AC 6 de celdas de 0,4°, constituyen el 36% de la riqueza del AE 3 de celdas de 0,5° (Tabla 7), añadiendo a esta área otras 4 especies de plantas *Myrocarpus frondosus* (12), *Achatocarpus praecox* (19), *Buddleja tubiflora* (217) y *Pseudogynoxys benthamii* (231), además de una especie de anfibio *Hypsiboas curupí* (124) y una de ave *Cistothorus platensis* (279). Mientras que el AE 10 la constituye un anfibio *Scinax berthae* (121), y 2 aves *Anthus nattereri* (254) y *Circus cinereus* (257).

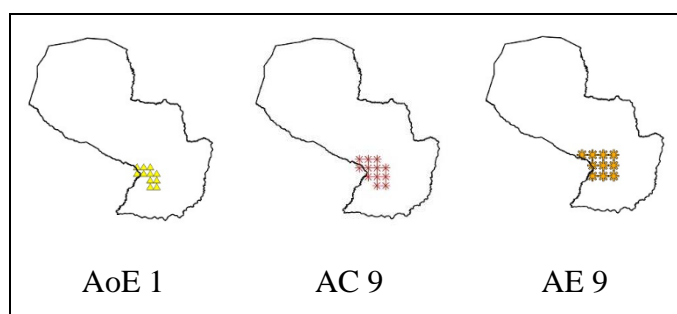


Figura 23. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de tamaño de celda 0,3°: AoE 1; de tamaño de celda 0,4°: AC 9; de tamaño de celda 0,5°: AE 9.

Tabla 6. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,3° (AoE), 0,4° (AC) y 0,5° (AE). Las especies están identificadas por números (ver referencias en la Tabla del Anexo 1).

AoE 1 especies	AC 9 especies	AE 9 especies
101	101	101
157	157	157
217	217	217
234	234	234
	235	235
		279

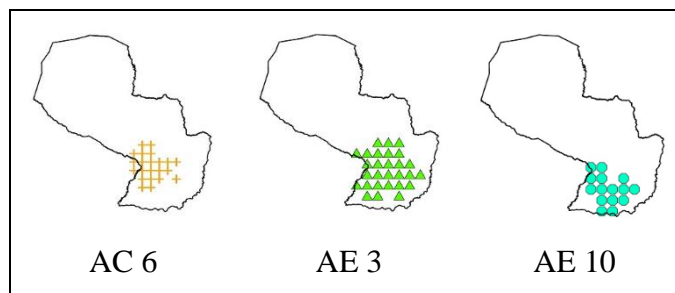


Figura 24. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de tamaño de celda 0,4°: AC 6; de tamaño de celda 0,5°: AE 3 y AE 10.

Tabla 7. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,4° (AC) y 0,5° (AE). Las especies están identificadas por números (ver referencias en la Tabla del Anexo 1).

AC 6 especies	AE 3 especies	AE 10 especies
	12	
	19	
	124	121
216	216	
	217	
219	219	
	231	
233	233	
235	235	
	242	
		254
		257
	279	

En la zona Norte de la Región Oriental, el protocolo NDM identificó 4 áreas de consenso (figura 25), el AC 10 con celdas de 0,4° y los AE 4, AE 12 y AE 14 de la escala de 0,5°. Comparando la riqueza de las áreas mencionadas (tabla 8), solamente el AC 10 y el AE 4 comparten 60% de las especies, siendo una especie de anfibio *Rhinella scitula* (109) y la palmera *Acrocomia hassleri* (201), las únicas especies que no se registran en el AC 10. En cambio, el AE 12 solo comparte la especie *Rhinella scitula* (109) con la AE 4 y el reptil *Tupinambis duseni* (128) con el AE 14.

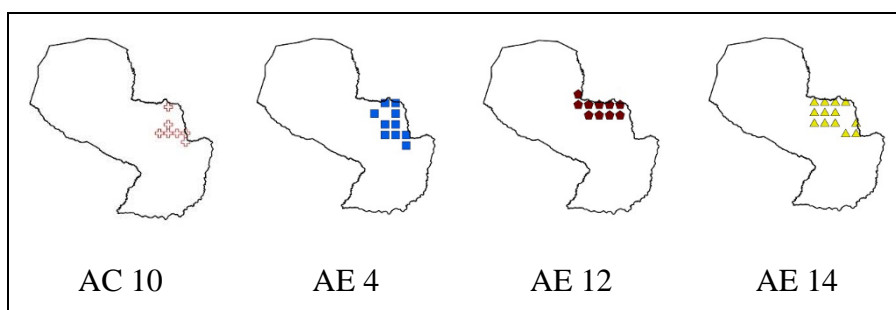


Figura 25. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de tamaño de celda 0,4°: AC 10; de tamaño de celda 0,5°: AE 4, AE 12 y AE 14.

Tabla 8. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,4° (AC) y 0,5° (AE). Las especies están identificadas por números (ver referencias en la Tabla del Anexo 1).

AC 10 especies	AE 4 especies	AE 12 especies	AE 14 especies
	109	109	
		117	128
131	131		
132	132		
	201	182	182
	241	204	
241	241	252	
			296

4.1.5. Áreas de endemismos encontradas en la Región Occidental o Chaco

En el Chaco, el protocolo NDM identificó 4 áreas de consenso (Figura 26) en solo 2 escalas de análisis, el AC 5 con celdas de 0,4° y AE 5, AE 8 y AE 11 en escala

de 0,5°. El AC 5 y el AE 5 están ubicados simpátricamente en la ecorregión del Chaco Seco, estando las 4 especies que definen el AC 5, 3 leñosas *Shinopsis lorentzii* (21), *Acacia praecox* (42) y *Aspidosperma quebracho-blanco* (47), y el reptil *Homonota fasciata* (166), todas ellas incluidas en la riqueza del AE 5 (Tabla 9).

El AE 8 y el AE 11 no comparten sus especies constitutivas con ninguna otra Área de endemismo o consenso identificada. El AE 11 está ubicada en el extremo Noreste del Chaco, en la zona conocida como Pantanal paraguayo, no congruente con la ecorregión Pantanal. Sus especies constitutivas son, el reptil *Dracaena paraguayensis* (173) y las aves *Pseudoseisura unirufa* (284) y *Furnarius leucopus* (285).

Mientras que el AE 8 está constituido por 2 especies de anfibio *Rhinella major* (104) y *Leptodactylus bufonius* (129) y 2 especies de reptiles *Teius teyou* (164) y *Tropidurus spinulosus* (164) (Tabla 8).

Tabla 9. Riqueza de especies por áreas de consenso de tamaño de celdas 0,4° (AC) y 0,5° (AE). Las especies están identificadas por números (ver referencias en la Tabla del Anexo A).

AC 5 especies	AE 5 especies	AE 8 especies	AE 11 especies
	5		
	10		
	20		
21	21		
42	42		
47	47		
	48		
		104	
		129	
		164	
	165		
166	166		173
		195	
	259		
	281		
			284
			285

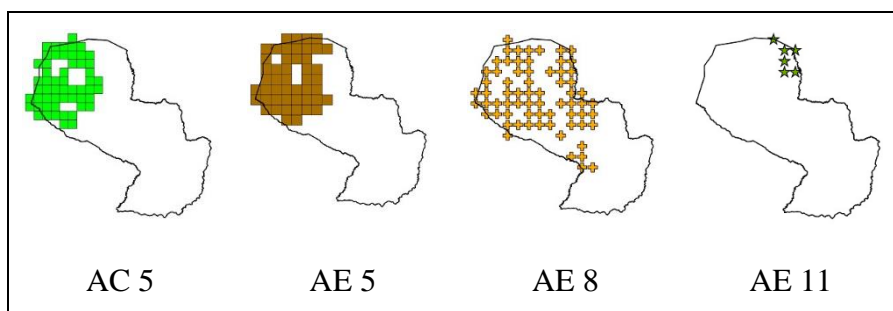


Figura 26. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de tamaño de celda 0,4°: AC 5; de tamaño de celda 0,5°: AE 5, AE 8 y AE 11.

4.2. Interpolación geográfica de endemismos (GIE)

El método Interpolación Geográfica de Endemismo desarrollado por Oliveira *et al.* (2015) despliega un mapa con isólinas que indican el grado de congruencia de las distribuciones mostrando gráficamente las áreas de endemismos. Para Paraguay se pudo identificar 3 AoEs, representadas para su mejor interpretación con el acrónimo GIEAoE (Figura 27).

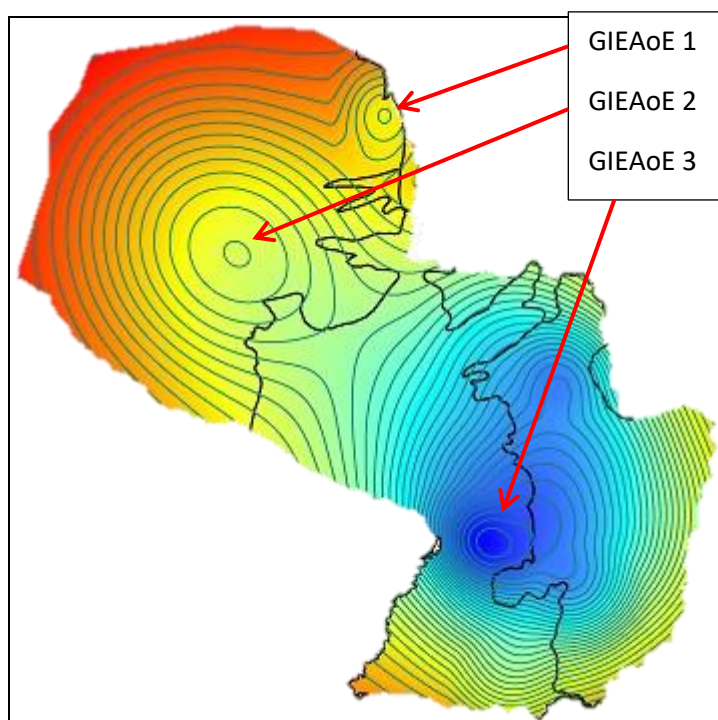


Figura 27. Mapa indicando la ubicación de las 3 Áreas de endemismos (GIEAoE) encontradas con el protocolo de búsqueda GIE.

Comparando las AoEs encontradas con las ecorregiones propuestas por Dinerstein *et al.* (1995), la GIEAoE 1 está en el límite Noreste del país, e identificaría endemismos de la ecorregión del Pantanal, la GIEAoE 2 se ubica en la ecorregión del Chaco Seco, la GIEAoE 3 se posiciona en la ecorregión del Chaco Húmedo, aproximadamente donde estaría situado el rift de Asunción y cordillera de los Altos (Figura 3B).

5. DISCUSIÓN

5.1. Análisis multi escalar de las Áreas de Endemismos (AoE) a diferentes tamaños de celdas

Un análisis biogeográfico basado en áreas de endemismos definidos bajo el concepto de Platnick (1991), busca explorar en qué medida pueden coexistir diferentes grupos taxonómicos en dichas áreas, ya que generalmente uno o varios factores, ya sean estos históricos o ecológicos, afectan la distribución de los taxones.

Un factor causal no necesariamente afecta la totalidad de la biota, debido a que las diferentes especies poseen diferentes atributos y requisitos ecológicos, y, por lo tanto, pueden tener patrones de distribución diferentes. Todos los patrones repetitivos que no sea el resultado de artefactos de muestreo, son el resultado de algún factor común (Szumik *et al.*, 2012).

El análisis multi escalar se realiza comparando las áreas de endemismos encontradas a diferentes escalas, de esta forma se obtienen AoE mejor soportadas cuando son identificadas en más de un tamaño de celda; a estas áreas superpuestas Noguera-Urbano & Escalante (2015) las denominan uniones o transiciones, obteniéndose patrones con múltiples límites o difusos, esto es consistente con el concepto de zonas de transición biogeográfica que se define como un área geográfica de superposición, con un gradiente de sustitución y segregación parcial entre componentes bióticos (Ferro & Morrone, 2014).

En términos ecológicos, las zonas de transición son equivalentes a los ecotonos o zonas ecotonales (Acha *et al.*, 2015), donde las interacciones ecológicas y relaciones históricas de la biota con el área son compartidas (Brown *et al.*, 1996; Noguera-Urbano & Escalante, 2015; Yackulic & Ginsberg, 2016).

5.1.1. Análisis de las áreas de endemismos encontradas a diferentes escalas en la Región Oriental

Tortorelli (1967) es el primero que ensaya una bio regionalización del Paraguay, describiendo, al este del río Paraguay, 5 regiones fitogeográficas (Figura 2D). Posteriormente, Acevedo *et al.* (1990) describe 6 ecorregiones en la Región Oriental (Figura 2A) que corresponden a las regiones forestales de Tortorelli (1967), exceptuando que la selva central de Tortorelli (1967) es subdividida en el extremo noreste de la región, denominando dicha área como la ecorregión como Amambay en correspondencia al distrito político Departamental homónimo. Hayes (1995) describe 4 regiones ornitológicas en la región Oriental (Figura 2C), en la cual su región denominada Paraguay Central, incluye al Parque del Río Paraguay (Tortorelli, 1967) y a la ecorregión Litoral Central (Acevedo *et al.*, 1990).

Como propias del oriente del Paraguay, Dinerstein *et al.* (1995) describió 2 ecorregiones, el Bosque Atlántico del Alto Paraná y el Cerrado, este último en tres pequeñas porciones de territorio en el extremo Norte y Este de la Región Oriental (Figura 3A).

Dinerstein *et al.* (1995), no considera a la Región Oriental como una región separada del Chaco por el río Paraguay como un límite natural entre ambas regiones; más bien, describe como Chaco Húmedo a toda la zona oeste de la Región Oriental, así la región que Acevedo *et al.* (1990) y Hayes (1995) describieron como Ñeembucú (Figura 2C) y a la Savana Arbolada Oriental (*sensu* Tortorelli, 1967) (Figura 2D) son parte del mismo (Figura 2).

Posteriormente, Clay *et al.* (2005) modifican la ecorregión del Chaco húmedo en el extremo Sur del Paraguay en una ecorregión que denominaron Pastizales Mesopotámicos (Figura 19). Finalmente, Cacciali (2010), delimita una ecorregión que denomina Paraguay Central, modificando la ecorregión del Chaco húmedo en la parte central y limitando con el río Paraguay.

Los resultados de esta tesis muestran que las áreas AoE 2, AoE 3 (Figura 8) y AC 3 (Figura 10) son consistentes con la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná.

De igual forma existen diversas áreas superpuestas, que podrían indicar zonas ecotonales o de transición biogeográfica. Noguera-Urbano & Escalante (2015) argumentan que el solapamiento de las áreas de endemismos sin compartir significativamente riqueza específica, representaría zonas complejas de transición biogeográfica.

Por lo tanto, las áreas de solapamiento de las AoE 1, AoE 2, el AC 2, AC 4, AC 6, AC 9, AE 1, AE 3, AE 4, AE 6, AE 9, AE 10, AE 12 y AE 14, responderían a ese carácter ecotonal y transicional de la Región Oriental. Aunque Szumik *et al.* (2012) alertan que casos como el descrito pueden ser el resultado de artefactos de muestreo, es decir, dichos resultados pueden ser consecuencias de los datos y no del método.

Estas superposiciones de áreas de endemismos son congruentes con la hipótesis de Mereles *et al.* (2013) donde la Región Oriental es una zona fitogeográfica influenciada por diferentes formaciones vegetales que penetran desde el Brasil y la Argentina convirtiendo la región en una gran zona ecotonal.

En el mismo sentido, Spichiger *et al.*, (2006) consideran a toda la región fitogeográfica correspondiente al valle de inundación del río Paraguay, a la cual denominó B0 (Figura 2B), como zonas ecotonales, por lo tanto transicionales.

Prado *et al.* (1993) y Oakley & Prado (2011), en el estudio que hicieron sobre el Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN), concluyen que la flora propia del BSEN se extiende a lo largo de la margen izquierda del Río Paraguay y parte del Alto Paraná, desde Mato Grosso do Sul en Brasil. Dicha flora es particularmente distintiva del Cerrado, pero también con presencia importante en el Chaco Húmedo y en las serranías que corren de norte a sur por el centro de la Región Oriental, aportando mayor evidencia del carácter ecotonal y transicional del Paraguay oriental.

En lo que respecta al área de consenso AE 10 (Figura 24), a pesar de su localización parcialmente simpátricas con el AC 6 y el AE 3 (Figura 24), ninguna de las 3 especies que la constituye se repite en las áreas de consenso mencionadas. Es interesante como el AE 10 coincide con la ecorregión Pastizales Mesopotámicos (Figura 19) propuesto por Clay *et al.* (2005). La ecorregión fue delimitada indicando endemismo de dos especies de aves, *Anthus nattereri* y *Xanthopsar flavus*; la primera utilizada en este análisis, constituyendo esta área de consenso AE 10 un apoyo a la propuesta de Clay *et al.* (1995) en la definición de la ecorregión Pastizales Mesopotámicos.

5.1.2. Análisis de las áreas de endemismos encontradas en la Región Occidental o Chaco

Tortorelli (1967) describe cuatro regiones fitogeográficas forestales en el Chaco (Figura 2D). Posteriormente Hayes (1995) define tres regiones ornito geográficas en esta región (Figura 2C); éstas coinciden en lo que el primero llamó Bosque chaqueño y Hayes (1995) la región Matogrosense, así como la Savana arbolada chaqueña y el Bajo Chaco respectivamente.

Así mismo, si se unen el Parque chaqueño y el Monte occidental se constituiría el Alto Chaco de Hayes. Dinerstein *et al.* (1995) identifican tres ecorregiones en el occidente paraguayo (Figura 3A), el Chaco Húmedo, que sobrepasa los límites del río Paraguay e ingresa profundamente en la Región Oriental, el Chaco Seco, que integra en el este Chaqueño a la región orinto

geográfica Matogrosense y la zona forestal Bosque chaqueño, y la ecorregión del Pantanal que solo en un estrecho margen corre paralelo al Río Paraguay (Figura 3A).

Mereles *et al.* (2013) modifica la identificación de ecorregiones del Chaco, describiendo 5 ecorregiones (Figura 2A), describe por primera vez una ecorregión denominada como Médanos en el límite Noroeste del Chaco y la ecorregión del Cerrado en el extremo Norte de la región Occidental (Figura 2A). La ecorregión del Pantanal se extiende desde el río Paraguay en el este chaqueño hasta el Chaco central, el Chaco Seco se restringe al centro y Oeste de la región englobando a la ecorregión Médanos y el Chaco Húmedo ocupa el valle de inundación del río Pilcomayo en la frontera con la Argentina y el sur del Chaco (Figura 2A).

En el Chaco, el protocolo NDM identificó 4 áreas de consenso en solo 2 escalas de análisis, el AC 5 con celdas de 0,4° y AE 5, AE 8 y AE 11 en escala de 0,5° (Figura 26). El AC 5 y el AE 5 están ubicados simpátricamente en la ecorregión del Chaco Seco, congruentes con las hipótesis biogeográficas de Dinerstein *et al.* (1995) y Hayes (1995).

La AE 11 está ubicada en el extremo noreste del Chaco, en la zona conocida como Pantanal paraguayo, que no es congruente con la ecorregión Pantanal (sensu Dinerstein *et al.*, 1995) y solo coincidente con la mitad norte de la región Matogrosense (sensu Hayes, 1995). Tomado en consideración que Mereles *et al.* (2013) presentan a la ecorregión Pantanal (Figura 2A) ocupando un tercio de la mitad noreste del Chaco, al igual que la región Matogrosense (sensu Hayes, 1995) (Figura 2C), es posible que falte esfuerzo de colecta en la región, a fin tener mayores datos que aporten a una mejor definición de la ecorregión, siendo estos resultados no concluyentes.

Mientras que la AE 1, ocupa todo el Chaco, mostrando concordancia con lo descrito por Szumik *et al.* (2012), que identifica al Gran Chaco Americano como un área de endemismo. Cacciali & Ubilla (2015) encuentran que el Chaco Seco y el

Chaco Húmedo constituyen áreas de endemismos para reptiles, no discriminando la región del Pantanal.

5.1.3. El río Paraguay como barrera biogeográfica

Ya desde los inicios de los estudios biogeográficos del Paraguay, el río Paraguay se describe separando dos regiones bien diferenciadas en lo biótico (Bertoni & Gorham, 1973). Tortorelli (1967), Ferreiro (1981) y Sanjurjo (1989) zonifican y describen, en sus respectivos trabajos, zonas forestales del Paraguay señalando formaciones forestales de la Región Oriental y de la Región Occidental por separado, siempre teniendo al río Paraguay como un límite natural de ambas regiones.

Myers (1982) afirmó que el río es un límite zoogeográfico inusualmente agudo a medida que atraviesa el territorio del Paraguay, concluyendo que la diferencia de riqueza de micromamíferos que encontró a ambos lados del río, se ajusta mejor a un modelo de dispersión que a uno vicariante.

Giarla & Jansa (2014) que estudiaron a los marsupiales del género *Thylamys*, encontraron que *T. macrurus* habita el margen este del río, mientras que *T. pusillus*, el margen oeste, siendo que ambos habitan el mismo tipo de hábitat, argumentan la posibilidad que el río Paraguay sea un límite de dispersión efectiva, basándose a que las dos especies no son taxones hermanos.

Si las hipótesis de Myers (1982) y Giarla & Jansa (2014) de que el río Paraguay es una barrera eficaz para la dispersión de la fauna se corroboran, el mismo patrón se vería reflejado en la identificación de áreas de endemismos propias en ambos márgenes del río. La hipótesis biogeográfica de Hayes (1995) refleja dicha idea, fijando al río Paraguay como barrera en la definición de sus regiones ornito geográficas (Figura 2C).

Willig *et al.* (2000) realizaron un análisis de ocurrencia de especies de murciélagos, concluyendo que los ensamblajes de murciélagos no corresponden a las 7 regiones ornito geográficas descritas por Hayes (1995); más bien, encontraron diferencias significativas entre el este del río Paraguay con dominio de filostómidos, mientras que al oeste del río, en las regiones xéricas hay un dominio de los molósidos.

Spichiger *et al.* (2006) concluyen que el Paraguay está dividido en dos regiones florísticamente diferenciadas. Una de éstas es la región Chaqueña, en donde describen 3 comunidades vegetales en la que denomina A0, correspondiente a la vegetación del Chaco Húmedo, A1 y A2 en el Chaco Seco. La segunda es la Región Oriental donde se describen 3 comunidades florísticas denominadas B0, en el valle de inundación del Río Paraguay y que se considera como un ecotono entre las comunidades propiamente chaqueñas, y las otras comunidades de la región Oriental, B1, correspondiente al Bosque Atlántico del Alto Paraná y al B2 con vegetación propia del Cerrado (Figura 2B).

A su vez, Mereles (2013) también describe al Paraguay dividido en dos regiones naturales muy características, la región Oriental, y la Occidental o Chaco, separadas por el río Paraguay, aunque aclara que en el medio de las formaciones vegetales del Chaco seco y de los bosques húmedos del oriente, hay una zona ecotonal.

Por su parte, Cacciali & Ubilla (2016) en su estudio de 180 especies de reptiles, a través de un análisis de parsimonia de endemismos (PAE), obtuvieron resultados que no son concluyentes, aunque evidenciaron la presencia de patrones de distribución que coinciden con áreas propias de la Región Chaqueña, así identificaron áreas de endemismos en el Chaco Seco, diferenciado del Chaco Húmedo y en este último, elementos taxonómicos propios del Pantanal, así mismo, identifican áreas de endemismos en la Región Oriental, en el Cerrado y en el Bosque Atlántico del Alto Paraná.

De La Sancha *et al.* (2017) sostienen que el río Paraguay es considerado un límite biogeográfico relevante, separando al Paraguay en una región oriental y en otra occidental, esta hipótesis está basado en que, de las 181 especies registradas de mamíferos nativos del Paraguay, el 32% solo se encuentra al este del Río Paraguay, el 19.3% solo al oeste del río. Es interesante observar que casi la mitad de las especies, un 48.6% se distribuyen en ambas regiones, es decir, el río Paraguay sería eficaz como barrera biogeográfica aproximadamente para la mitad de las especies de mamíferos del Paraguay.

Dinerstein *et al.* (1995) muestran al río Paraguay como parte integrante de la ecorregión del Chaco Húmedo y en el extremo Norte del Paraguay el río se integra a la ecorregión del Pantanal, no siendo considerado como límite natural entre ecorregiones.

Rumbo (2010), analiza la similitud de riqueza mastozoológica presente en cada ecorregión propuesta por Dinerstein *et al.* (1995), reportando que la máxima similitud se dio entre el Bosque Atlántico del Alto Paraná y el Chaco Húmedo, señalando mayor afinidad entre estas dos ecorregiones que entre el Chaco Seco y el Chaco Húmedo. En sus resultados se observa que el patrón de distribución de la mastofauna analizada, es coherente con el modelo ecorregional propuesto por Dinerstein *et al.* (1995).

Avila (2017) analizó la distribución de reptiles a través del método de interpolación geográfica de endemismos (GIE) y del método de análisis de endemidad (NDM), reportando con el GIE, 11 áreas de endemismos, 4 de ellas ubicadas al oeste del río Paraguay, 6 al este en la Región oriental y una sobre el río Paraguay abarcando áreas del este y oeste de río en forma proporcionada (Figura 28) y con el análisis NDM, 10 áreas de consenso, de las cuales 5 cruzan el río Paraguay para ubicarse en ambos márgenes del río.

Los resultados de esta tesis tienen concordancia con la hipótesis de que el río Paraguay representaría una barrera a la dispersión de muchas especies., Así se

identificaron numerosas áreas de consenso que se ubican al este del río, como ser a tamaño de celda 0,3°, 0,4° y 0,5°, AoE 1, AoE 2, AoE 3, AC 2, AC 3, AC 4, AC 6, AC 9, AC 10, AE 1, AE 3, AE 4, AE 6, AE 9, AE 10, AE 12 y AE 14 (Figuras 22, 23, 24 y 25) y el área de endemismo GIEAoE 3 (Figura 30) y al oeste del río como son las áreas de consenso de tamaño de celda 0,4° y 0,5° AC 5, AE 5, AE 8 y AE 11 (Figura 26) y las áreas de endemismos GIEAoE 1 y GIEAoE 2 (Figura 30).

Observando las áreas de consenso AE 1 y AE 8, la primera de la Región Oriental, pero que su borde oeste supera el límite del río Paraguay y la segunda ocupando todo el Chaco, pero que en su borde este también sobrepasa los límites del río, creando un solapamiento de bordes, esto podría deberse a un defecto del método, que considera la presencia de la especie en toda la cuadrícula, por ejemplo, si un ejemplar es ubicado en un extremo de la misma, ya que el tamaño de grilla usado es de 0,5° en estas áreas de consenso, representan aproximadamente un área de un poco más de 50 Km², así que toda colecta registrada en una margen u otra del río, dependiendo de la celda, el método la ubicaría a ambos márgenes, hasta incluso 50 km del río.

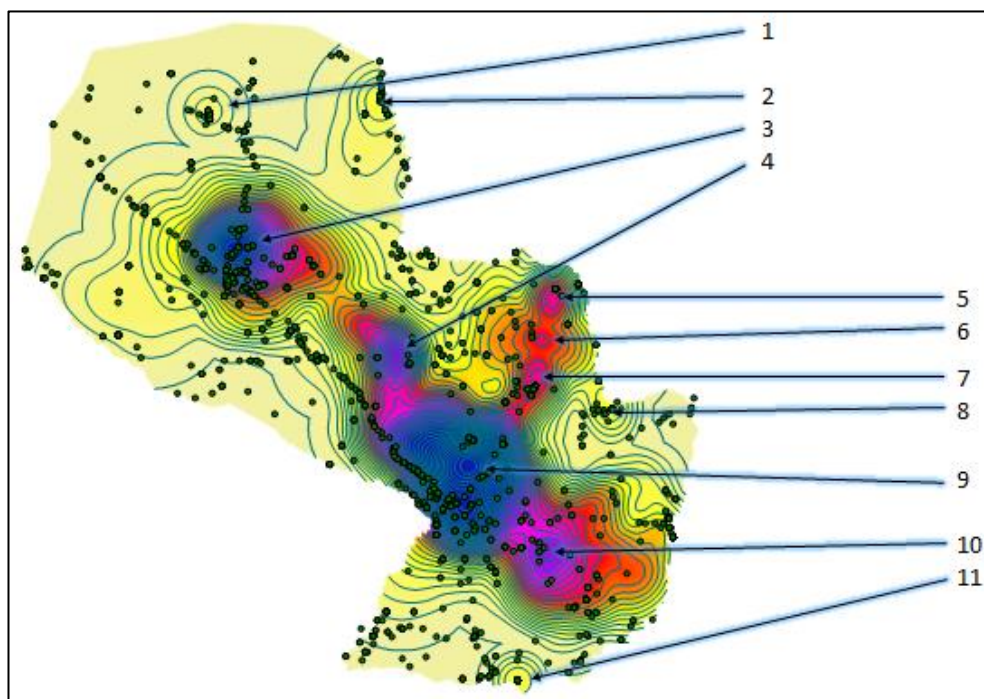


Figura 28. Áreas de endemismo, numeradas del 1 al 11, de una matriz de 168 especies de reptiles (Avila, 2017). Obsérvese el área de endemismo número 9, abarcando el este y el oeste del río Paraguay.

5.1.4. Aportes de los taxones a la identificación de Áreas de endemismo y los vacíos de información

Szumik *et al.* (2007, 2012) encontraron que un problema en común de todos los estudios empíricos en la búsqueda e identificación de las áreas de endemismo, es que el concepto mismo de áreas de endemismo se refiere a la concordancia de distribución de distintos grupos taxonómicos. Si un solo factor afecta la distribución de diversos grupos de organismos, se espera que muestren patrones espaciales similares, independientemente de si el factor causal es histórico o ecológico. En los resultados de esta tesis, encontramos diversas AoE soportadas por uno o varios grupos taxonómicos utilizados, pero que difiere en cuanto al porcentaje de aporte de los diferentes grupos taxonómicos.

Los resultados muestran que las especies de flora representan el 38% de las especies que soportan y definen las AoE, seguido por los insectos con el 26%, luego las aves y anfibios con el 14% respectivamente, mientras que los reptiles fueron el grupo taxonómico que menos aportó con un 8%. Si analizamos desde el punto de vista de cuantas veces aparece un grupo taxonómico en las AoE, independientemente de la cantidad de especies, tenemos nuevamente que las especies de flora se registran en el 62% de las AoE, seguidas por las aves y los anfibios con un 48% respectivamente, los reptiles están en el 34% de las áreas y por último se registran los insectos himenopteros en el 31% de las áreas.

Los resultados nos muestran que los taxones florísticos fueron los más informativos en cuanto a la definición de áreas de endemismo.

En dicho sentido es de especial atención las áreas de consenso compuestas por las AC 1, AC 7, AC 8, AC 11, AE 2, AE 13 y AE 15 (Figura 29) que están compuestas exclusivamente, a excepción de la AE 2, por especies de himenopteros creando un patrón de áreas disyuntas ubicadas en casi todas las ecorregiones. Este patrón de distribución y de un solo grupo taxonómico, podría deberse a vacíos de información por un sesgo de colecta del grupo. La falta de datos es un problema para

poder realizar predicciones, debido a que a pesar de que el número de muestreos pueda ser significativo, en ciertos casos éstos son sesgados, generando resultados distorsionados (Cacciali & Ubilla 2016).

Morrone (2012) establece como una condición para estudios destinados a identificar áreas de endemismos que la distribución de las especies analizadas debe ser apropiadamente conocida. Es posible que haya un vacío de información en la real distribución de los Hymenoptera en el Paraguay, así como seguramente ocurre en todos los grupos.

En un escenario ideal, se esperaría encontrar que todos los grupos taxonómicos contribuyan a la delimitación de las áreas de endemismos. Sin embargo, en este estudio, solo el AE 1, que representa el 3% del total, incluyó a los 5 grupos taxonómicos estudiados, evidenciándose vacíos de información posiblemente por esfuerzo de muestreos insuficientes en los grupos taxonómicos utilizados. Por lo tanto, no solamente las áreas resultantes exclusivamente en himenópteros deben tomarse con precaución y ser consideradas como hipótesis preliminares de áreas de endemismos, sino que todas deben ser puestas a pruebas en estudios futuros.

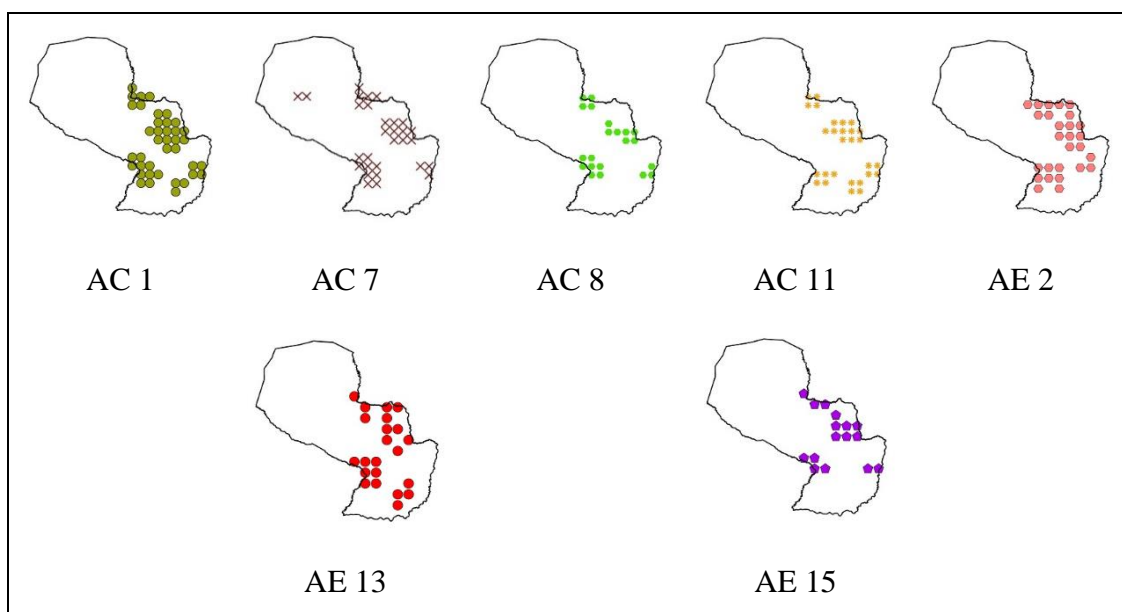


Figura 29. Mapas de la distribución de las áreas de consenso de áreas disjuntas, de tamaño de celda $0,4^\circ$: AC 1, AC 7, AC8 y AC 11; de tamaño de celda $0,5^\circ$: AE 2, AE 13 y AE 15.

5.2. Análisis de las Áreas de Endemismos (AoE) identificadas por el protocolo de la Interpolación Geográfica de Endemismo (GIE)

El Protocolo de GIE identificó 3 Áreas de endemismo, 2 en el Chaco y una en la Región Oriental (Figura 30). Es interesante resaltar que a diferencia del Análisis de Endemicidad (AE), que identificó 4 (14%) de 29 AoE en el Chaco contra 86% de áreas en la Región Oriental, el GIE, rescata el doble de AoE en el Chaco que en la Región Oriental, aunque no deja de llamar la atención el bajo número de AoE que el método detecta, sobre todo tomando en consideración que la literatura reporta una eficiencia muy similar al NDM en la identificación de AoE (Avila, 2017; Oliveira *et al.*, 2015, 2017).

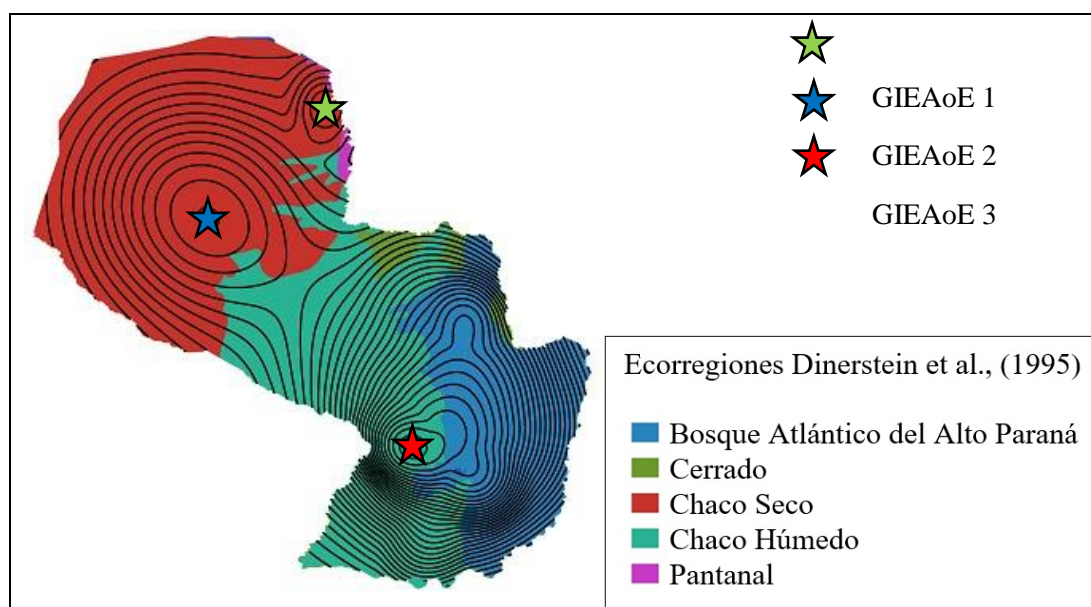


Figura 30. Mapa mostrando la ubicación las Áreas de endemismo encontradas con GIE: GIEAoE 1: estrella de color verde; GIEAoE 2: estrella de color azul; GIEAoE 3: estrella de color rojo. Las AoE se muestran en contraste con las ecorregiones (sensu Dinerstein *et al.*, 1995), las leyendas de las mismas en colores dentro del cuadro de la Figura.

Entre las AoE detectadas, la GIEAoE 1 se ubica en el extremo noreste del Chaco, en el Pantanal (sensu Dinerstein *et al.*, 1995), aproximadamente en la misma ubicación que el AE 11 (figura 31A) del análisis de endemicidad a escala 0,5° de tamaño de celda. La GIEAoE 2, ubicado en el sur de la ecorregión del Chaco seco, coincidiría su ubicación con el sur de las áreas de consenso AC 5 y AE 5 (Figura

29B) encontradas con el protocolo NDM a escalas $0,4^\circ$ y $0,5^\circ$ de tamaño de celda respectivamente.

La GIEAoE 3 se ubica aproximadamente sobre la cordillera de los Altos (Figura 3B) en la Región Oriental, coincidiendo su ubicación con el centro de las áreas identificadas con el protocolo NDM, AoE 3, AC 9 y AE 9 (Figura 29C) halladas a escalas $0,3^\circ$, $0,4^\circ$ y $0,5^\circ$ respectivamente. Este resultado otorga mayor evidencia de que la la cordillera de los Altos constituye un centro de endemismo importante.

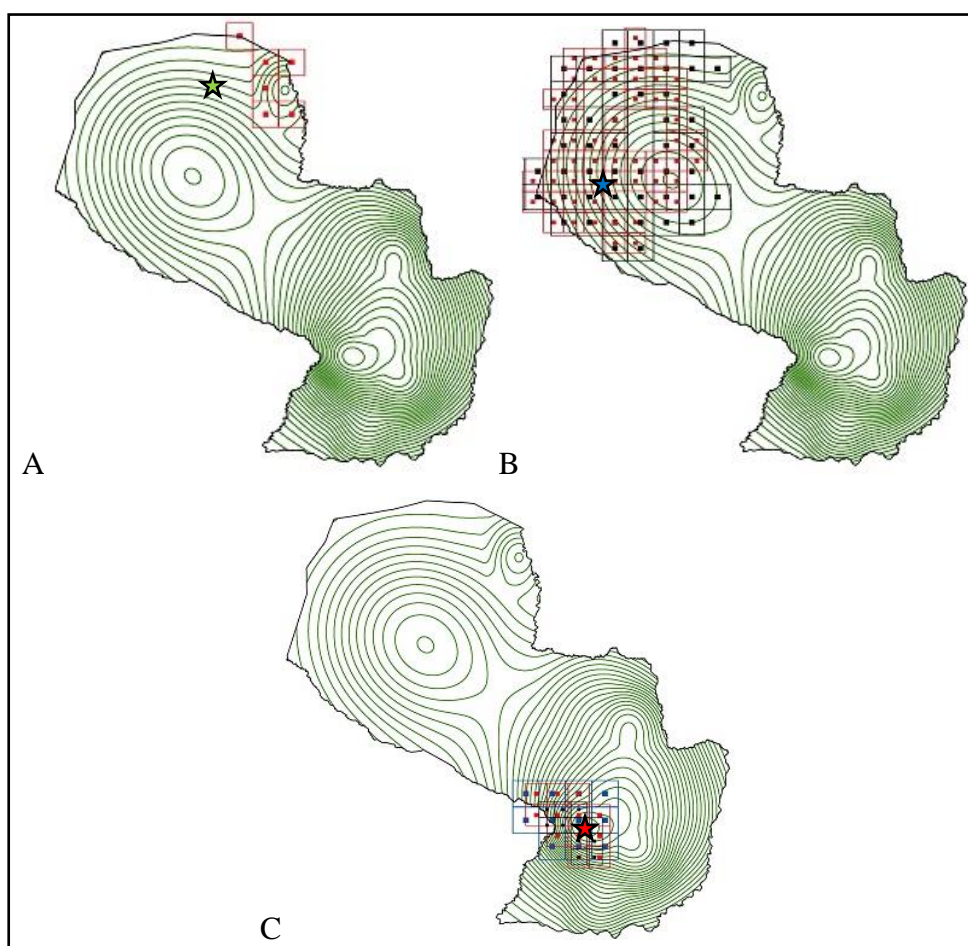


Figura 31: A. El área de endemismo GIEAoE 1 está representado por la estrella de color verde, el área de consenso AE 11 de celda $0,5^\circ$ está simbolizado con cuadrados y puntos rojos. B. El área de endemismo GIEAoE 2 está representado por la estrella de color azul, mientras que las áreas de consenso de celda $0,4^\circ$ y $0,5^\circ$, están simbolizadas respectivamente por AC 5: Cuadrados y puntos rojos, AE 5: Cuadrados y puntos negros. C. El área de endemismo GIEAoE 3 está representado por la estrella de color rojo, mientras que las áreas de consenso de celda $0,3^\circ$, $0,4^\circ$ y $0,5^\circ$, están simbolizadas respectivamente por AoE 3: Cuadrados y puntos negros, AC 9: Cuadrados y puntos rojos, AE 9: Cuadrados y puntos azules.

Una de las limitaciones del método GIE es que el software utilizado para encontrar las AoE, no informa las especies que soportarían cada AoE definida en la búsqueda, obteniendo un resultado gráfico de isolíneas alrededor de las AoE identificadas. Por este motivo no se pudo comparar si las GIE además de coincidir espacialmente con áreas identificadas mediante otros métodos, también coinciden en su composición específica.

5.3. Áreas de endemismos y su relación con las Áreas Silvestres Protegidas

En el Paraguay las Áreas Silvestres Protegidas (ASP) están reguladas por la Ley N° 352/94, que crea el Sistema Nacional de áreas silvestres protegidas (SINASIP) en un mosaico de áreas de dominio público y privado con diferentes grados de conservación (Acevedo *et al.*, 1990). Las áreas cubren gran parte del país, concentrándose principalmente en el Norte del Chaco (Figura 32).

Las áreas protegidas cubren regiones de todas las áreas de endemismos encontradas, aunque algunas sin una cobertura significativa a saber. Si comparamos los resultados del GIE, vemos que los centros de las áreas de endemismos detectadas GIEAoE 1, GIEAoE 2 y GIEAoE 3 no están protegidas por ningún área del SINASIP (Figura 33A). En cambio, sí confrontamos con las áreas de consenso encontradas con el protocolo NDM (Figura 33B), esas áreas sí están protegidas en ASPs del SINASIP.

Esto es importante ya que a través de la combinación de los dos métodos, obtenemos áreas concordantes, pero con diferente información. Mientras que el NDM muestra la presencia de las especies endémicas de un área dada y en qué grado estas especies aportan a la endemividad del área, reportando la riqueza de cada área de endemismo (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004), el método GIE señala el centroide del área de endemismo, es decir, el centro de distribución de las especies que constituyen el área de endemismo detectada (Oliveira *et al.*, 2015) y por lo tanto, importante para su conservación, ya que representaría el lugar de mayor riqueza de las especies endémicas del área están presentes.

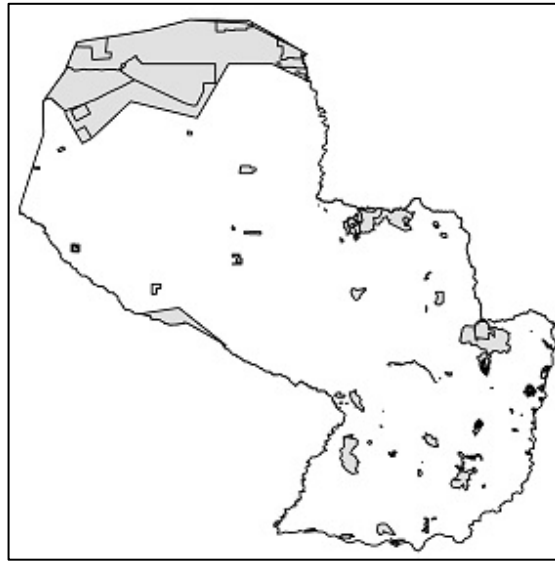


Figura 32. Mapa del Paraguay mostrando el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas en gris.

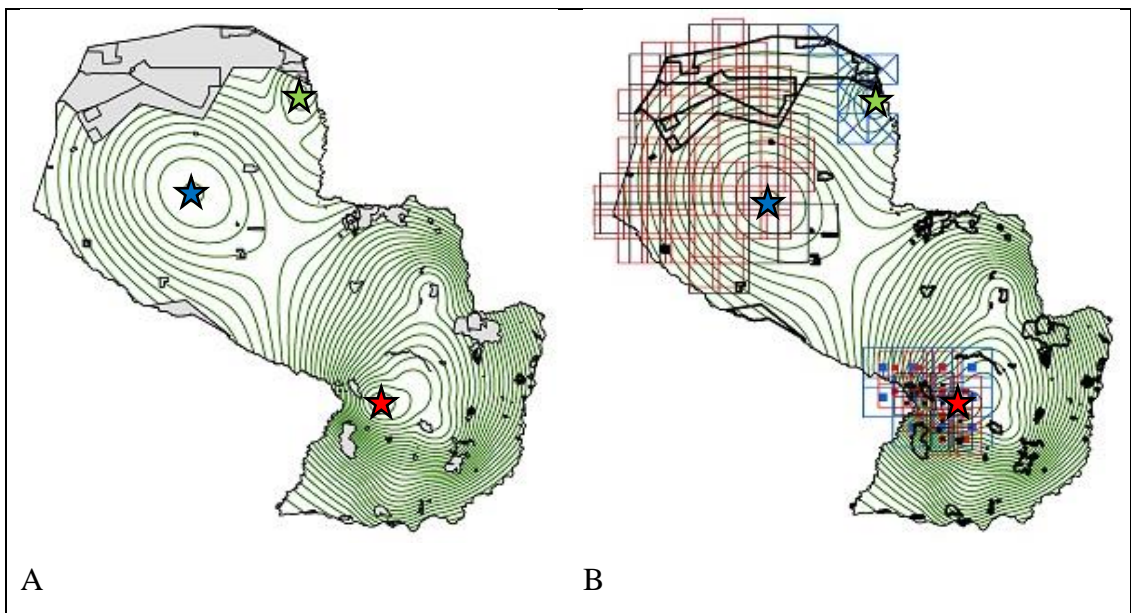


Figura 33. A. Áreas de endemismos GIE en isolíneas verde y ASP en gris. Las áreas de endemismos GIE AoE 1: estrella verde, GIEAoE 2: estrella azul, GIEAoE3: estrella roja. B. Se muestran las áreas de consenso AE 11: cuadrados marcados con X en azul, AC 5: cuadrados rojos, AE 5: cuadrados negros, AoE 3: cuadrados y puntos negros, AC 9: cuadrados y puntos rojos, AE 9: cuadrados y puntos azules.

5.4. Identificación de áreas prioritarias para la conservación

Como se puede observar en la Figura 32A, los centroides de las áreas de endemismo identificadas con el protocolo GIE, nos da una idea del centro de mayor

riqueza de las especies endémicas que conforman el área, generando una identificación de áreas diversas y con biotas únicas, ayudando así a determinar prioridades en los esfuerzos de conservación biológica para la preservación de las especies (Cracraft, 1985).

En ese marco y siguiendo el argumento de Martínez-Hernández *et al.* (2015), donde la identificación de las áreas de endemismo son esenciales no solo para estudios de biogeografía histórica, sino también para la aplicación de políticas públicas que ayuden a fijar criterios para la determinación y elección de áreas silvestres protegidas (Mendoza-Fernández *et al.*, 2014), los resultados de los análisis llevados a cabo en la presente tesis identificaron 3 áreas o zonas donde se debería establecer estrategias de conservación:

1. La ecorregión del Pantanal, identificada por el GIEAoE 1 del protocolo de búsqueda GIE (Figura 28), donde solo existen ASP en el extremo norte del área.
2. La ecorregión del Chaco Seco, identificada por el GIEAoE 2 del protocolo de búsqueda GIE (Figura 28), donde se observa concentración de ASP en el norte del área y sin ASP que abarquen el centro y el oeste de las AC 5 y AE 5 del protocolo de búsqueda del NDM.
3. La cordillera de los Altos, identificada por el GIEAoE 3 del protocolo de búsqueda GIE (Figura 28). Esta área es interesante ya que está identificada como Chaco húmedo en la propuesta ecorregional de Dinerstein *et al.* (1995) y propuesta como ecorregión Paraguay central por Cacciali & Ubilla (2016). La misma solo está protegida por la Reserva de Recursos Manejados Lago Ypacarai, que es un área de conservación fuertemente antropizada y que no se extiende hacia la cordillera de los Altos propiamente dicha, haciendo que la cordillera sea de alta prioridad de conservación.

5.5. Propuesta Ecorregional basada en los resultados

Mediante la identificación de de áreas de endemismos se propone un mapa ecorregional (Figura 34), modificando como base el planteamiento de Dinerstein *et al.* (1995), formalizando la ecorregión Pastizales Mesopotámicos descrito por Clay *et al.* (2005), con la denominación Sabana Mesopotámica, que es la continuación de la ecorregión Campos y Malezales de la República Argentina (Viglizzo *et al.*, 2005) y de la ecorregión Savana Mesopotámica del cono Sur citado en apéndice por (Dinerstein *et al.*, 2017).

Así mismo, se propone la ecorregión Cordillera de los Altos, incluyendo la cordillera y sus valles, abarcando la porción sur de la ecorregión Paraguay Central propuesta por (Cacciali, 2010). Además, se propone una modificación de la ecorregión del Pantanal dentro del territorio del Paraguay (Figura 34).

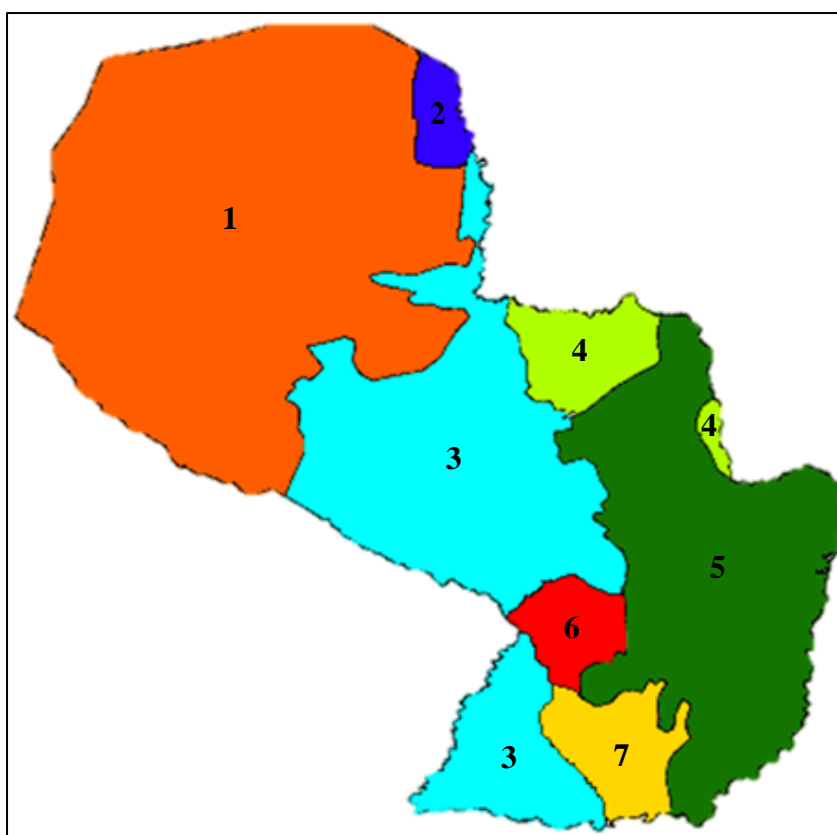


Figura 34. Mapa de ecorregiones propuesta a partir de la identificación de áreas de endemismos: 1. Chaco Seco; 2. Pantanal; 3. Chaco Húmedo; 4. Cerrado; 5. Bosque Atlántico del Alto Paraná; 6. Cordillera de los Altos; 7. Savana Mesopotámica.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

6.1. Conclusiones

Se ha logrado identificar a través del método de análisis de endemidad (NDM) 156 áreas de endemismos, resumidas en 29 áreas de consenso y 3 áreas de endemidad a través del método de interpolación geográfica de endemismos (GIE), estableciéndose de esta forma patrones biogeográficos de la biota de la República del Paraguay por primera vez utilizando matrices de datos que incluyeron plantas, insectos, anfibios, reptiles y aves.

Entre los grupos taxonómicos se encontró que las especies de flora fueron las más informativas en la definición de áreas de endemismos, constituyendo el 38% de las especies encontradas y aportando al 62% de las áreas identificadas.

En cuanto a los grupos taxonómicos faunísticos, las aves y los anfibios estuvieron presentes en el 48% y aportaron el 14% de la riqueza de especies respectivamente. A pesar que los insectos aportaron el 26% de las especies al total de las áreas, solo estuvieron presente en el 9% de las AoE, de entre ellas, siete (24%) de las áreas endémicas de endemismo identificadas son disyuntas y constituidas casi exclusivamente por especies de himenopteros; probablemente estas disyunciones se deban a insuficiente información de la distribución de las especies que conforman dichas áreas, evidenciándose así una falta de esfuerzo de muestreo en varias zonas del Paraguay.

Los resultados mostraron mayor coherencia entre las áreas de endemismos identificadas y las ecorregiones sensu Dinerstein *et al.* (1995), con apoyo a la propuesta de Clay *et al.* (2005) de la ecorregión Pastizales de la Mesopotamia.

Mediante los análisis se logró identificar y proponer 3 áreas prioritarias de conservación basadas en la riqueza endémica de su biota a saber, la ecorregión del pantanal ubicada en el extremo Noreste del Chaco, el Chaco central y la cordillera de los Altos.

6.2. Recomendaciones

Se recomienda seguir con colectas científicas de taxones a fin de seguir llenando los vacíos de información que se evidenciaron en esta tesis. Así mismo, siendo este análisis preliminar, se recomienda incrementar el número de taxones en futuros análisis, como la inclusión de mamíferos y familias florísticas importantes como Fabáceas, Cyperaceas y Malváceas.

ANEXOS

Especies analizadas.

Los números corresponden a los referenciados en el texto.

Plantae

- 0 *Inga laurina* (SW) WILLD
- 1 *Enterolobium contortisiliquum* (VELL) MORONG
- 2 *Aidoerma triternatum* N. ROJAS
- 3 *Bastardiopsis densiflora* (HOOK, & ARN) HASSLER
- 4 *Alchornea triplinervia* (SPRENG) MÜLL. ARG.
- 5 *Sideroxylon obtusifolium* ROEMER & SCHULTES
- 6 *Holocalyx balansae* MICHELI
- 7 *Ruprechtia laxiflora* MEISN
- 8 *Eugenia uniflora* L
- 9 *Diatenopteryx sorbifolia* RADLK
- 10 *Cercidium praecox* (RUIZ & PAV) BURKART & CARTER
- 11 *Phyllostylon rhamnoides*
- 12 *Nectandra megapotamica* (RENG) MEZ
- 13 *Machaerium paraguariense* HASSL
- 14 *Luehea divaricata* MART
- 15 *Cordia trichotoma* (VELL) ARRÁB, EX STEUD
- 16 *Myrocarpus frondosus* ALLEMAO
- 17 *Cecropia pachystachya* TRUCUL
- 18 *Casearia sylvestris* SW VAR SYLVESTRIS
- 19 *Achatocarpus praecox* var *praecox* GRISEB
- 20 *Ceiba chodatii* (HASSL.) RAVENNA
- 21 *Shinopsis lorentzii* (GRISEB) ENGL
- 22 *Campomanesia xanthocarpa* var *xanthocarpa* O. BERG
- 23 *Prosopis kuntzei* HARMS
- 24 *Cereus forbesii* OTTO EX C, F, FÖRST
- 25 *Cupania vernalis* CAMBESS

- 26 *Cabralea canjerana* (VELL) MART
 27 *Bulnesia sarmientoi* LORENTZ EX GRISEB
 28 *Allophylus edulis* (A, ST-HIL A, JUSS & CAMBESS) HIERON. EX NIEDERL.
 29 *Sorocea bonplandii* (BAILL) W C BURGER, LANJ & WESS BOER
 30 *Cordia ecalyculata* VELL
 31 *Myrcianthes pungens* (O, BERG) D, LEGRAND
 32 *Plinia rivularis* (CAMBESS) ROTMAN
 33 *Trichilia catigua* A, JUSS
 34 *Anadenanthera colubrina* (VELL)
 35 *Helietta apiculata* BENTH
 36 *Peltophorum dubium* (RENG) TAUB
 37 *Chrysophyllum gonocarpum* (MART. & EICHLER EX MIQ.) ENGL.
 38 *Myrsine parvula* (MEZ) OTEGUI
 39 *Cordia americana* (L) GOTTSCHLING & J, S, MILL
 40 *Albizia niopoides* (RUCE EX BENTH) BURKART
 41 *Banara arguta* BRIQ
 42 *Acacia praecox* GRISEB
 43 *Maclura tinctoria sub. tinctoria* (L) STEUD
 44 *Zanthoxylum riedelianum* ENGL
 45 *Lonchocarpus campestris* MART, EX BENTH
 46 *Guarea kunthiana* A. JUSS
 47 *Aidoerma quebracho-blanco* SCHLDL
 48 *Bougainvillea campanulata* HEIMERL
 49 *Calycophyllum multiflorum* GRISEB
 200 *Allagoptera campestris* (MART.) KUNTZEY
 201 *Acrocomia hassleri* (BARB.RODR.) W.J.HAHN
 202 *Syagrus romanzoffiana* (CHAM.) GLASSMAN
 203 *Copernicia alba* MORONG
 204 *Attalea phalerata* MART. EX RENG.
 205 *Butia campicola* (BARB.RODR.) NOBLICKY
 206 *Allagoptera leucocalyx* (DRUDE) KUNTZEY
 207 *Trithrinax schizophylla* DRUDE IN MART.
 208 *Acrocomia aculeata* (JACQ.) LODD. EXMART.
 209 *Attalea geraensis* BARB. RODR.

- 210 *Butia paraguayensis* (BARB.RODR.) L.H.BAILEY
- 211 *Geonoma breviatha* BARB.RODR.
- 212 *Syagrus campyloatha* (BARB.RODR.) BECC.
- 213 *Euterpe edulis* MART.
- 214 *Syagrus petraea* (MART.) BECC.
- 215 *Bactris glaucescens* DRUDE
- 216 *Buddleja stachyoides* CHAM. & SCHLTDL
- 217 *Buddleja tubiflora* BENTH.
- 218 *Centratherum punctatum* CASS.
- 219 *Cuphea calophylla* sub. *mesostemon* (KOEHNE) LOURTEIG
- 220 *Cuphea carthagenensis* (JACQ.) J.F. MACBR.
- 221 *Cuphea lysimachioides* CHAM. & SCHLTDL.
- 222 *Cuphea persistens* KOEHNE
- 223 *Cuphea racemosa* (L. F.) RENG
- 224 *Elephantopus mollis* KUNTH
- 225 *Emilia fosbergii* NICOLSON
- 226 *Heimia salicifolia* LINK
- 227 *Lafoensia vandelliana* CHAM. & SCHLTDL.
- 228 *Orthopappus angustifolius* (SW.) GLEASON
- 229 *Pacourina edulis* AUBL.
- 230 *Pleurophora saccocarpa* KOEHNE
- 231 *Pseudogynoxys benthamii* CABRERA
- 232 *Senecio grisebachii* BAKER
- 233 *Vernonia balansae* HIERON.
- 234 *Vernonia brasiliana* (L.) DRUCE
- 235 *Vernonia chamaedrys* LESS.
- 236 *Vernonia incana* LESS.
- 237 *Vernonia scorpioides* (LAM.) PERS
- 238 *Casearia decandra* JACQ.
- 239 *Casearia gossypioerma* BRIQ.
- 240 *Citronella gongonha* (MART.) R.A. HOWARD
- 241 *Peritassa campestris* (CAMBESS.) A.C. SM.
- 242 *Polygonum acuminatum* KUNTH
- 243 *Polygonum punctatum* ELLIOTT

- 244 *Prockia crucis* P. BROWNE EX L.
245 *Ruprechtia triflora* GRISEB.
246 *Xylosma venosa* N.E. BR.
247 *Paalum intermedium* MUNRO EX MORONG & BRITTON
248 *Cleistocactus baumannii* (LEM.) LEM.
249 *Pereskia nemorosa* ROJAS ACOSTA

Insecta

- 50 *Alphamenes campanulatus*
51 *Ancistroceroides venustus*
52 *Bembecinus bolivari*
53 *Bicyrtes angulata*
54 *Bicyrtes discisa*
55 *Bicyrtes variegata*
56 *Cyphomenes anisitsii*
57 *Ectemnius carinatus*
58 *Eremnophila binodis*
59 *Hypalastoroides brasiliensis*
60 *Hypalastoroides nitidus*
61 *Hypalastoroides paraguayensis*
62 *Hypancistrocerus reflectorius*
63 *Minixi suffusum*
64 *Monobia angulosa*
65 *Monobia apicalipennis*
66 *Montezumia ferruginea*
67 *Montezumia ignobiloides*
68 *Montezumia infernalis*
69 *Montezumia petiolata*
70 *Omicron opifex*
71 *Omicron ruficolle*
72 *Omicron egazzinii*
73 *Omicron tegulare*
74 *Omicron tuberculatum*

- 75 *Oxybelus marginatus*
- 76 *Pachodynerus brevithorax*
- 77 *Pachodynerus corumbae*
- 78 *Pachodynerus guadulpensis*
- 79 *Pachodynerus nasidens*
- 80 *Pachodynerus serrulatus*
- 81 *Pachymenes bipartitus*
- 82 *Pachymenes ghiliani*
- 83 *Pachymenes laeviventris*
- 84 *Pachymenes sericeus*
- 85 *Pirhosigma superficiale*
- 86 *Prionyx thomae*
- 87 *Rubrica nasuta*
- 88 *Sceliphron asiaticum*
- 89 *Sphex ichneumoneus*
- 90 *Stenodynerus suffusus*
- 91 *Stenonartonia apicipennis*
- 92 *Stictia signata*
- 93 *Trachypus elongatus*
- 94 *Trachypus petiolatus*
- 95 *Zeta argillaceum*
- 96 *Zethus cylindricus*
- 97 *Zethus romandinus*
- 98 *Zethus sessilis*
- 99 *Zethus smithii*

Anfibios

- 100 *Melanophryniscus fulvoguttatus*
- 101 *Melanophryniscus paraguayensis*
- 102 *Rhinella bergi*
- 103 *Rhinella fernandezae*
- 104 *Rhinella major*
- 105 *Rhinella ornata*

- 106 *Melanophryniscus klappenbachi*
107 *Ceratophrys cranwelli*
108 *Dendropsophus minutus*
109 *Rhinella scitula*
110 *Dendropsophus sanborni*
111 *Hypsiboas albopunctatus*
112 *Hypsiboas caingua*
113 *Hypsiboas faber*
114 *Hypsiboas punctatus rubrolineatus*
115 *Lepidobatrachus llanensis*
116 *Lysapsus limellum*
117 *Dendropsophus elianeae*
118 *Phyllomedusa sauvagii*
119 *Pseudis platensis*
120 *Scinax acuminatus*
121 *Scinax berthae*
122 *Scinax fuscomarginatus*
123 *Scinax fuscovarius*
124 *Hypsiboas curupi*
125 *Scinax squalirostris*
126 *Hypsiboas pulchellus*
127 *Adenomera diptyx*
128 *Eupemphix nattereri*
129 *Leptodactylus bufonius*
130 *Scinax similis*
131 *Physalaemus centralis*
132 *Physalaemus marmoratus*
133 *Leptodactylus gracilis*
134 *Leptodactylus labyrinthicus*
135 *Leptodactylus laticeps*
136 *Leptodactylus latinasus*
137 *Leptodactylus latrans*
138 *Leptodactylus mystacinus*
139 *Leptodactylus podicipinus*

- 140 *Odontophrynus lavillai*
141 *Physalaemus biligonigerus*
142 *Physalaemus cuvieri*
143 *Pseudopaludicola boliviana*
144 *Pseudopaludicola falcipes*
145 *Pseudopaludicola ternetzi*
146 *Chiasmocleis albopunctata*
147 *Dermatonotus muelleri*
148 *Elachistocleis bicolor*
149 *Elachistocleis haroi*

Reptiles

- 150 *Chelonoidis chilensis*
151 *Philodryas mattogrossensis*
152 *Tropidurus torquatus*
153 *Mabuya dorsivittata*
154 *ilotes pullatus*
155 *Oxyrhopus rhombifer*
156 *Thamnodynastes hypoconia*
157 *Tropidurus guarani*
158 *Xenodon pulcher*
159 *Psomophis genimaculatus*
160 *Boiruna maculata*
161 *Erythrolamprus almadensis*
162 *Bothrops alternatus*
163 *Leptophis ahaetulla*
164 *Teius teyou*
165 *Lygodactylus wetzeli*
166 *Homonota fasciata*
167 *Leptodeira annulata*
168 *Philodryas olfersii*
169 *Philodryas patagoniensis*
170 *Tupinambis merianae*

- 171 *Tupinambis rufescens*
172 *Epicrates alvarezi*
173 *Dracaena paraguayensis*
174 *Thamnodynastes chaquensis*
175 *Lygophis dilepis*
176 *Tropidurus etheridgei*
177 *Sibynomorphus ventrimaculatus*
178 *Eunectes notaeus*
179 *Acanthochelys macrocephala*
180 *Drymarchon corais*
181 *Caiman latirostris*
182 *Tupinambis duseni*
183 *Erythrolamprus reginae*
184 *Oxyrhopus guibei*
185 *Amphisbaena mertensii*
186 *Philodryas psammophidea*
187 *Kinosternon scorpioides*
188 *Cnemidophorus ocellifer*
189 *Micrurus pyrrhocryptus*
190 *Micrurus frontalis*
191 *Hydrodynastes gigas*
192 *Helicops leopardinus*
193 *Phyllopezus pollicaris*
194 *Chelonoidis carbonaria*
195 *Tropidurus inulosus*
196 *Chironius quadricarinatus*
197 *Boa constrictor*
198 *Mastigodryas bifossatus*
199 *Sibynomorphus turgidus*

Aves

- 250 *Amauroiza moesta*
251 *Sporophila leucoptera*
252 *Eucometis penicillata*

- 253 *Chlorophonia cyanea*
254 *Anthus nattereri*
255 *Netta peposaca*
256 *Nothoprocta cinerascens*
257 *Circus cinereus*
258 *Pipile jacutinga*
259 *Chunga burmeisteri*
260 *Nycticryphes semicollaris*
261 *Pionopsitta pileata*
262 *Strix chacoensis*
263 *Streptoprocne zonaris*
264 *Celeus lugubris*
265 *Myrmorchilus strigilatus*
266 *Xolmis velatus*
267 *Cyanocorax cristatellus*
268 *Tachycineta albiventer*
269 *Polioptila lactea*
270 *Spizaetus ornatus*
271 *Nothura boraquira*
272 *Eudromia formosa*
273 *Tinamus solitarius*
274 *Dryocopus schulzi*
275 *Melanerpes cactorum*
276 *Piculus aurulentus*
277 *Psarocolius decumanus*
278 *Amblyramphus holosericeus*
279 *Cistothorus platensis*
280 *Melanopareia maximiliani*
281 *Rhinocrypta lanceolata*
282 *Pyriglena leuconota*
283 *Cercomacra melanaria*
284 *Pseudoseisura unirufa*
285 *Furnarius leucopus*
286 *Campephilus melanoleucos*

- 287 *Ramphastos dicolorus*
288 *Trogon rufus*
289 *Pyrhura molinae*
290 *Sarkidiornis melanotos*
291 *Rollandia rolland*
292 *Pilherodius pileatus*
293 *Mesembrinibis cayennensis*
294 *iziapteryx circumcincta*
295 *Aramides saracura*
296 *Laterallus xenopterus*
297 *Pheucticus aureoventris*
298 *Saltatricula multicolor*
299 *Tersina viridis*

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AAGESEN, L., SZUMIK, C., & GOLOBOFF, P. (2013). Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 40: 2011-2016.
- ACEVEDO, C., FOX, J., GAUTO, R., GRANIZO, T., KEEL, S., PINAZZO, J., SPINZI, L., SOSA, W. & VERA, V. (1990). Áreas prioritarias para la conservación en la región oriental del Paraguay. Asunción: CDC/DPNVS/SSRNMA/MAG. Pp.: 99.
- ACHA, E. M., PIOLA, A., IRIBARNE, O., & MIANZAN, H. (2015). Comparisons of Fronts with terrestrial boundaries and the «ecotone» concept. En *Ecological Processes at Marine Fronts. SpringerBriefs in Environmental Science, Springer Briefs in Environmental Science*. Pp.: 47-51.
- ANDERSON, S. (1994). Area and endemism. *The quarterly review of biology*, 69: 451-471.
- APODACA, M. J., & CRISCI, J. V. (2018). Dragging into the open: The polythetic nature of areas of endemism. *Systematics and Biodiversity*, 1-5.
- AVILA, I. (2017). Análisis biogeográfico del Paraguay a través de la identificación de áreas de endemismos de la herpetofauna (Reptilia). En *Libro de resúmenes de la III Jornada Paraguaya de Herpetología*. Pp.: 23.
- BERTONI, G. T., & GORHAM, J. R. (1973). The Geography of Paraguay. En J. R. Gorham (Ed.), *Ecological Essays*. Miami: *Academy of the Arts and Sciences of the Americas*. Pp.: 9-32.
- BROOKS, D., & VAN VELLER, M. (2003). Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 819-825.
- BROWN, J. H., STEVENS, G. C., & KAUFMAN, D. M. (1996). The geographic range: size, shape, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 597-623.
- CABRERA, A., & WILLINK, A. (1973). Biogeografía de América Latina. Washington D.C.: Monografía 13. Serie de Biología. *Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos*. Pp.: 120.
- CACCIALI, P. (2010). Distribución y Afinidades Biogeográficas de la Familia Gymnophthalmidae de Paraguay (Reptilia : Sauria). *Reportes Científicos de la FACEN*, 1: 10-16.
- CACCIALI, P., SCOTT, N. J., LUZ, A., ORTÍZ, A., FITZGERALD, L. A., & SMITH, P. (2016). The Reptiles of Paraguay : Literature , Distribution , and an

Annotated Taxonomic Checklist. *Special Publication of the Museum of Southwestern Biology*, (11), 1-373.

- CACCIALI, P., & UBILLA, M. (2016). Distribución de reptiles en Paraguay: un aporte al conocimiento de su biogeografía. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 20: 5-30.
- CARINE, M. A., HUMPHRIES, C. J., GUMA, I. R., REYES-BETANCORT, J. A., & SANTOS GUERRA, A. (2009). Areas and algorithms: Evaluating numerical approaches for the delimitation of areas of endemism in the Canary Islands archipelago. *Journal of Biogeography*, 36: 593-611.
- CASAGRANDA, D., & SZUMIK, C. (2009). Endemismo a diferentes escalas espaciales un ejemplo con Carabidae (Coleóptera Insecta) de América del Sur austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 17-42.
- CASAGRANDA, M. D. (2009). Proximity , Interpenetration , and sympatry networks: a reply to Dos Santos *et al* . *Systematic Biology*, 58: 271-276.
- CASAGRANDA, M. D., TAHER, L., & SZUMIK, C. A. (2012). Cladistics Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: A formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics*, 28: 645-654.
- CGR. (2012). Informe de la Resolución CGR N° 425/11 Por la cual se dispone la realización de una auditoría puntual al Ministerio de Hacienda y a la Secretaría del Ambiente, referente al nivel de cumplimiento de la Ley N° 3001/06 de valoración y retribución de los servicios ambientales. *Contraloría General de la República*. Asunción. Pp.: 57.
- CLAY, R., DE EGEEA, J., & DEL CASTILLO, H. (2005). Ecorregiones de Paraguay. En Atlas de las Aves de Paraguay. Asunción: *Guyra Paraguay*. Pp.: 6-9.
- CORNELL LAB OF ORNITHOLOGY. (2017). eBird Basic Dataset Version: EBD_relNov-2017. New York: Cornell University.
- CRACRAFT, J. (1985). Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna : Areas of Endemism. *Ornithological Monographs*, (36): 49-84.
- CRISCI, J. V, KATINAS, L., & POSADAS, P. (2000). Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Buenos Aires: *Sociedad Argentina de Botánica*. Pp.: 169.
- DE LA SANCHA, N., LOPEZ-GONZALEZ, C., D'ELIA, G., MYERS, P., VALDEZ, L., & ORTIZ, M. L. (2017). An annotated checklist of the mammals of Paraguay. *THERYA*, 8: 241-260.
- DEO, A. J., & DESALLE, R. (2006). Nested areas of endemism analysis. *Journal of*

Biogeography, 33: 1511-1526.

- DINERSTEIN, E., OLSON, D., JOSHI, A., VYNNE, C., BURGESS, N., WIKRAMANAYAKE, E., HAHN, N., PALMINTERI, S., HEDAO, P., NOSS, R., HANSEN, M., LOCKE, H., ELLIS, E., JONES, B., BARBER, C., HAYES, R., KORMOS, C., MARTIN, V., CRIST, E., SECHREST, W., PRICE, L., BAILLIE, J., WEEDEN, D., SUCKLING, K., DAVIS, C., SIZER, N., MOORE, R., THAU, D., BIRCH, T., POTAPOV, P., TURUBANOVA, S., TYUKAVINA, A., DE SOUZA, N., PINTEA, L., BRITO, J., LLEWELLYN, O., MILLER, A., PATZELT, A., GHAZANFAR, S., TIMBERLAKE, J., KLÖSER, H., SHENNAN-FARPÓN, Y., KINDT, R., LILLESØ, J., VAN BREUGEL, P., GRAUDAL, L., VOGEL, M., AL-SHAMMARI, K., & SALEEM, M. (2017). An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience*, 67(6), 534–545.
- DINERSTEIN, E., OLSON, D. M., GRAHAM, D. J., WEBSTER, A. L., PRIMM, S. A., BOOKBINDER, M. P., & LEDEC, G. (1995). Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones terrestres de América latina y el Caribe. Washington D.C.: WWF - World Bank. Pp.: 135.
- DO PRADO, J., BRENNAND, P., GODOY, L., LIBARDI, G., DE ABREU-JUNIOR, E., ROTH, P., CHIQUITO, E. & PERCEQUILLO, A. (2015). Species richness and areas of endemism of oryzomyine rodents (Cricetidae , Sigmodontinae) in South America : an NDM / VNDM approach. *Journal of Biogeography*, 42: 540-551.
- DOMINGUEZ, M., ROIG-JUÑENT, S., TASSIN, J., OCAMPO, F., & FLORES, G. (2006). Areas of endemism of the Patagonian steppe : an approach based on insect distributional patterns using endemism analysis. *Journal of Biogeography*, 33: 1527-1537.
- DONATO, M., & MIRANDA-ESQUIVEL, D. R. (2012). Respuesta a Escalante (2011) «De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural». *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 892-896.
- DOS SANTOS, D., FERNANDEZ, H., CUEZZO, M., & DOMINGUEZ, E. (2008). Sympatry inference and network analysis in biogeography. *Systematic Biology*, 57: 432-448.
- ESCALANTE, T. (2015). Parsimony analysis of endemism and analysis of endemism: a fair comparison. *Systematics and Biodiversity*, 13: 413-418.
- ESPINOSA, D., AGUILAR, C., & ESCALANTE, T. (2001). Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. En J. Llorente-Bousquets & J. Morrone (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Mexico: Las prensas de Ciencias. Pp.: 31-37.

- ESRI. (2017). Cómo funciona la densidad kernel. Online: 1 de enero de 2018, de <https://desktop.arcgis.com/es/arcmap/latest/tools/spatial-analyst-toolbox/how-kernel-density-works.htm>
- FERREIRO, O. (1981). Aproximación hacia una clasificación de las formaciones forestales del Paraguay. *Torrialba, Costa Rica: CATIE*. Pp.: 1-13.
- FERRO, I., & MORRONE, J. (2014). Biogeographical transition zones : a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113: 1-12.
- GARCETE-BARRETT, B. R. (2014). A filogenia dos Odynerini (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) da região Neotropical. *Tese de doutorado. Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia do Departamento de Entomologia. Universidade Federal do Paraná*. Pp.: 156
- GAUTO, I. (2015). Palmeras del Paraguay: Guía de Identificación. *Itaipu Binacional, Paraguay Biodiversidad*. Pp.: 120.
- GAUTO, I., SPICHIGER, R., & STAUFFER, F. (2011). Diversity, distribution and conservation status assessment of Paraguayan palms (Arecaceae). *Biodiversity and Conservation*, 20: 2705-2728.
- GIARLA, T. C., & JANSA, S. A. (2014). The role of physical geography and habitat type in shaping the biogeographical history of a recent radiation of Neotropical marsupials (Thylamys: Didelphidae). *Journal of Biogeography*, 41: 1547-1558.
- GOLOBOFF, P. (2004). NDM/VNDM, Programs for identification of areas of endemism. Program and documentation. URL:<http://www.zmuk.dk/public/phylogeny/endemism>.
- HAYES, F. (1995). Status, distribution and biogeography of the birds of Paraguay. *Monographs in field Ornithology, 1. American Birding Association*. Pp.: 230.
- HOFFMEISTER, C. H., & FERRARI, A. (2016). Areas of endemism of arthropods in the atlantic forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemicity analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119: 126-144.
- HOLDRIDGE, L. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105: 367-368.
- HUEK, K. (1978). Los bosques de sudamérica: ecología, composición e importancia económica. *Sociedad Alemana de Cooperación Técnica GTZ*. Pp.: 476.
- HUMPHRIES, C. (1989). Any advance on assumption 2?. *Journal of Biogeography*, 16: 101-102.

- KEEL, S., GENTRY, A., & SPINZI, L. (1993). Using vegetation analysis to facilitate the selection of conservation sites in eastern Paraguay. *Conservation Biology*, 7: 66-75.
- KLASSA, B., & SANTOS, C. (2015). Areas of endemism in the neotropical region based on the geographical distribution of Tabanomorpha (Diptera: Brachycera). *Zootaxa*, 4058: 519-534.
- LÖWENBERG-NETO, P., & CARVALHO, C. (2004). Análise parcimoniosa de endemicidade (PAE) na delimitação de áreas de endemismos: inferências para conservação de biodiversidade da região sul do Brasil. *Natureza e Conservação*, 2: 58-65.
- MAG. (2008). Informe Nacional sobre el estado de los recursos fitogenéticos para la agricultura y la alimentación. Segundo Informe. *Ministerio de Agricultura y Ganadería*, Asunción. Pp.: 103.
- MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, F., MENDOZA-FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-GARCÍA, F., MARTÍNEZ-NIETO, M., GARRIDO-BECERRA, J., SALMERÓN-SÁNCHEZ, E., MERLO, M., GIL, C. & MOTA, J. F. (2015). Areas of endemism as a conservation criterion for Iberian gypsophilous flora: a multi-scale test using the NDM/VNDM program. *Plant Biosystems*, 149: 483-493.
- MENDOZA-FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-GARCÍA, F., MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, F., SALMERÓN-SÁNCHEZ, E., MEDINA-CAZORLA, J., GARRIDO-BECERRA, J., MARTÍNEZ-NIETO, M., MERLO, M. & MOTA, J. (2014). Areas of endemism and threatened flora in a mediterranean hotspot: southern Spain. *Journal for Nature Conservation*, 23: 35-44.
- MERELES, F. (2013). Acerca de las extensiones de cerrados y cerradones en el Paraguay. *Paraquaria Natural*, 1: 35-38.
- MERELES, F., CARTES, J. L., CLAY, R. P., CACCIALI, P., PARADEDA, C., RODAS, O., & YANOSKY, A. (2013). Análisis cualitativo para las definición de las ecorregiones de Paraguay occidental. *Paraquaria Natural*, 6: 12-20.
- MORRONE, J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43: 438-441.
- MORRONE, J. (2001). Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity*, 7: 297-300.
- MORRONE, J. (2012). Sistemática, biogeografía, evolución: los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. *Textos de biología, Universidad Nacional Autónoma de México*. Pp.: 124.
- MORRONE, J. (2014). Parsimony analysis of endemicity (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, 41: 842-854.

- MORRONE, J. (2018). The spectre of biogeographical regionalization. *Journal of Biogeography*, 45: 282-288.
- MYERS, P. (1982). Origins and affinities of the mammal fauna of Paraguay. En M. A. Mares & H. Genoways (Eds.), *Mammalian biology in South America*. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh. Pp.: 85-93.
- NIHEI, S. S. (2006). Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography*, 33: 2099-2106.
- NOGUERA-URBANO, E. (2016). Areas of endemism : travelling through space and the unexplored dimension dimension. *Systematics and Biodiversity*, 14: 131-139.
- NOGUERA-URBANO, E. (2017). El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones. *Acta Zoológica Mexicana*, 33: 89-107.
- NOGUERA-URBANO, E. & ESCALANTE, T. (2015). Áreas de Endemismo de los mamíferos (Mammalia) neotropicales. *Acta Biológica Colombiana*, 20: 47-65.
- OAKLEY, L. J., & PRADO, D. E. (2011). El dominio de los bosques secos estacionales neotropicales y la presencia del arco pleistocénico en la República del Paraguay. *Rojasiana*, 10: 55-75.
- OLIVEIRA, U., BRESCOVIT, A. D., & SANTOS, A. J. (2015). Delimiting areas of endemism through kernel interpolation. *PLoS ONE*, 10: 1-19.
- OLIVEIRA, U., VASCONCELOS, M. F., & SANTOS, A. J. (2017). Biogeography of Amazon birds : rivers limit species composition , but not areas of endemism. *Scientific Reports*, 7: 1-11.
- PETERSON, A., FLORES-VILLELA, O., LEON-PANIAGUA, L., LLORENTE-BOUSQUETS, J., LUIS-MARTINEZ, M., NAVARRO-SINGÜENZA, A., TORRES-CHAVEZ, M. & VARGAS-FERNANDEZ, I. (1993). Conservation priorities in México: moving up in the world. *Biodiversity letters*, 1: 33-38.
- PLATNICK, N. (1991). On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, 4: 11-12.
- PRADO, D., GIBBS, P. (1993). Patterns of Species distributions in the Dry seasonal forest of south America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 902-927.
- ROSEN, B. R., & SMITH, A. B. (1988). Tectonics from fossils ? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late cretaceous to recent , using a new method. *Geological Society, London, Special Publications*, 37: 275-306.
- RUMBO, M. (2010). Análisis Biogeográfico de los Mamíferos de Paraguay. *Boletín*

del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, 16: 18-29.

- SANJURJO, M. (1989). Regiones Forestales del Paraguay. *La Revista Crítica*, 3: 53-64.
- SCHWARTZ, M., BRIGHAM, C., HOEKSEMA, J., LYONS, K., MILLS, M., & VAN MANTGEM, P. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122: 297-305.
- SEAM. (2003). Estrategia Nacional y Plan de Acción para la conservación de la Biodiversidad del Paraguay 2004-2009. *SEAM/PNUD/GEF*, Asunción. Pp.: 105.
- SEAM. (2007). Informe nacional de áreas silvestres protegidas del Paraguay. *SEAM/PNUD/GEF*, Asunción. Pp.: 84.
- SPICHIGER, R., PALESE, R., CHAUTEMS, A., & RAMELLA, L. (1995). Origin, affinities and diversity hot spots of the Paraguayan dendrofloras. *Candollea*, 50, 515-537.
- SPICHIGER, R., BISE, B., CALENGE, C., & CHATELAIN, C. (2006). Biogeography of the forest of the Paraguay-Paraná basin. En R. T. Pennington, G. P. Lewis, & J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forest. Plant Diversity, Biogeography and Conservation*, CRC Press Taylor & Francis Group. Pp.: 193-211.
- SZUMIK, C. A., CASAGRANDA, M. D., & ROIG-JUÑENT, S. (2006). Manual de NDM / VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo. *Instituto Argentino de Estudios Filogenéticos*, 3: 1-26.
- SZUMIK, C. A., & GOLOBOFF, P. (2015). Higher taxa and the identification of areas of endemism. *Cladistics*, 31: 568-572.
- SZUMIK, C., CUEZZO, F., GOLOBOFF, P. & CHALUP, A. (2002). An Optimality Criterion to Determine Areas of Endemism. *Systematic Biology*, 51: 806-816.
- SZUMIK, C., AAGESEN, L., CASAGRANDA, D., ARZAMENDIA, V., BALDO, D., CLAPS, L., CUEZZO, F., DÍAZ GÓMEZ, J., DI GIACOMO, A., GIRAUDO, A., GOLOBOFF, P., GRAMAJO, C., KOPUCHIAN, C., KRETZSCHMAR, S., LIZARRALDE, M., MOLINA, A., MOLLERACH, M., NAVARRO, F., NOMDEDEU, S., PANIZZA, A., PEREYRA, V. & ZULOAGA, F. (2012). Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. *Cladistics*, 28: 317-329.
- SZUMIK, C., & GOLOBOFF, P. (2004). Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic biology*, 53: 968-977.

- SZUMIK, C., NOMDEDEU, S., PANIZZA, A., AAGESEN, L., CASAGRANDA, D., NAVARRO, F., DIAZ-GÓMEZ, J., SANDOVAL, M., BALDO, D., SAN BLAS, G., CUEZZO, F., TAHER, L., GOLOBOFF, P., LIZARRALDE, M. & ZULOAGA, F. (2007). Biogeografía del norte argentino (paralelos 21 A 32): primer ensayo utilizando vertebrados, insectos y plantas. *Darwiniana*, 45: 49-51.
- TORTORELLI, L. (1967). Formaciones forestales y maderas del Paraguay. *Boletín del Instituto Forestal Latinoamericano*. 24: 3-34.
- UDVARDY, M. (1975). A classification of the biogeographical provinces of the world. *IUCN Occasional Paper no. 18, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources*. Pp.: 1-48.
- VIGLIZZO, E., FRANK, F., & CARREÑO, L. (2005). Situación ambiental en las Ecorregiones Pampa y Campos y Malezales. En *La situación ambiental Argentina*. Pp.: 263–269.
- WEILER, A., NUÑEZ, K., AIRALDI, K., LAVILLA, E., PERIS, S., & BALDO, D. (2013). Anfibios del Paraguay. *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Asunción – Universidad de Salamanca*. Pp.: 123.
- WEIRAUCH, C., SELTMANN, K. C., SCHUH, R. T., SCHWARTZ, M. D., JOHNSON, C., ANN, M., & SOLTIS, P. S. (2016). Cladistics areas of endemism in the nearctic : a case study of 1339 species of Miridae (Insecta : Hemiptera) and their plant hosts. *Cladistics*, 33: 1-16.
- WILLIG, M., PRESLEY, S., OWEN, R., & LOPEZ-GONZALEZ, C. (2000). Composition and structure of bat assemblages in Paraguay : a subtropical – temperate interface. *Journal of Mammalogy*, 81: 386-401.
- YACKULIC, C. B., & GINSBERG, J. R. (2016). The scaling of geographic ranges: implications for species distribution models. *Landscape Ecology*, 31: 1195-1208.
- ZUNINO, M., & ZULLINI, A. (2003). Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. *Fondo de Cultura Económica*. México, D. F. Pp.: 359.