

Análisis crítico de la biogeografía del Paraguay

Critical analysis of the biogeography of Paraguay

Ignacio Avila Torres^{1,4}, Guillermo D'Elía², Christian Vogt¹ & Bolívar R. Garcete-Barrett^{1,3}

¹Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biología. ⁴Email: riavilat@gmail.com.

²Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas.

³Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sustentable, Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay.

Resumen: En el Paraguay, las ecorregiones están establecidas en la Resolución SEAM N° 614/2013, la cual a su vez está basado en trabajos realizados en 1990 para la región Oriental y un mapa de ecorregiones de la región Occidental resultado de talleres de expertos. Hay pocos antecedentes de estudios sobre la biogeografía del Paraguay, pero dos de ellos influenciaron en la identificación de áreas biogeográficas del Paraguay: Así las ecorregiones de la Región Oriental de Acevedo *et al.* (1990) y las regiones ornitogeográficas de Hayes (1995) muestran que estuvieron inspiradas en la definición de las regiones forestales de Tortorelli (1967). Así mismo, la propuesta de Dinerstein *et al.* (1995) influenció en las propuestas desarrolladas por Clay *et al.* (2005), Cacciali (2010) y Avila (2018).

Palabras claves: Biogeografía, Ecorregiones, Paraguay, río Paraguay.

Abstract: In Paraguay, ecoregions were established by Resolution SEAM No. 614/2013; this legislation was based on studies carried out in 1990 for the Eastern region and an expert based map of Chacoan ecoregions. There are few studies about the biogeography of Paraguay, but two of them were very important towards the identification of the biogeographical areas of Paraguay: The ecoregions of eastern Paraguay by Acevedo *et al.* (1990) and the ornitogeographical regions by Hayes (1995), were influenced by the definition of the forest regions of Tortorelli (1967). Likewise, the proposal of Dinerstein *et al.* (1995) influenced the proposals developed by Clay *et al.* (2005), Cacciali (2010) and Avila (2018).

Keys words: Biogeography, Ecoregions, Paraguay, Paraguayan river.

Introducción

Importancia de los estudios biogeográficos

El conocimiento de la distribución geográfica de los organismos tiene varias aplicaciones en el campo de la biogeografía, conservación, ecología, para entender los efectos del 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.

La biodiversidad, su abundancia y riqueza hacen al equilibrio de los ecosistemas (Schwartz *et al.*, 2000). 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.

La gran mayoría de las políticas públicas de conservación y uso del hábitat del Paraguay han basado sus decisiones y conclusiones en hipótesis biogeográficas desarrolladas en el siglo pasado, sobre todo por Dinerstein *et al.* (1995) (Figura 1), quienes propusieron ecorregiones basadas 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

Recibido: 19/11/2018 Aceptado: 27/12/2018





Figura 1. Ecorregiones según Dinerstein *et al.* (1995). 1) Chaco Seco. 2) Pantanal. 3) Chaco Húmedo. 4) Cerrado. 5) Bosque Atlántico del Alto Paraná.

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).

Recién en el año 2013, la Secretaría del Ambiente emitió la Resolución SEAM N° 614 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 2). Esta propuesta oficial 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 Subsecretaría de Estado de Recursos Naturales y Medio Ambiente; mientras que las ecorregiones de la región Occidental se definieron a través de un mapa de ecorregiones resultado de talleres de expertos realizados durante el año 2012, donde no está explícito que metodología o criterios se aplicaron.



Figura 2. Ecorregiones según Resolución SEAM N° 614/13. 1) Chaco seco. 2) Pantanal. 3) Chaco húmedo. 4) Cerrado. 5) Médanos. 6) Aquidaban. 7) Amambay. 8) Litoral central. 9) Selva central. 10) Bosque Atlántico del Alto Paraná. 11) Ñeembucu.

Antecedentes de estudios 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; Dinerstein *et al.*, 1995; Holdridge, 1947; Hueck, 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 3), 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 Pa-*

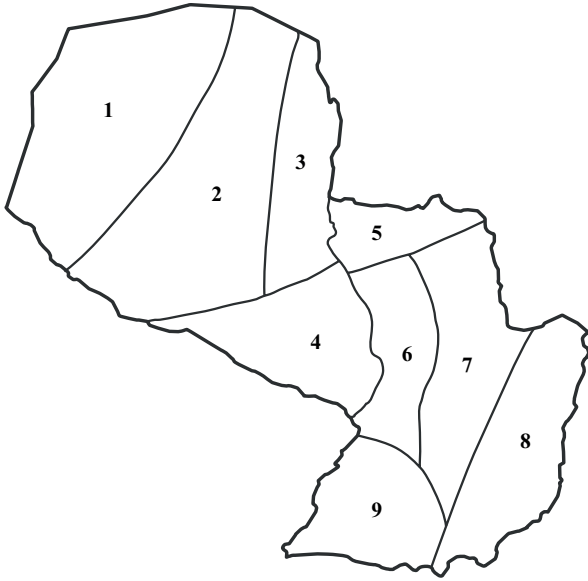


Figura 3. Regiones forestales descritas por Tortorelli (1967). 1) Monte occidental. 2) Parque chaqueño. 3) Bosque chaqueño. 4) Sabana arbolada chaqueña. 5) Bosque del norte. 6) Parque del río Paraguay. 7) Selva central. 8) Selva del Alto Paraná. 9) Sabana arbolada oriental.

raguay”, donde aplicaron criterios de geología, suelos, cobertura vegetal y biodiversidad para definir las “Eco-regiones” de la Región Oriental del País (Figura 4).

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 ambas grandes regiones del país. Myers (1982) analizó la 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 biogeo-

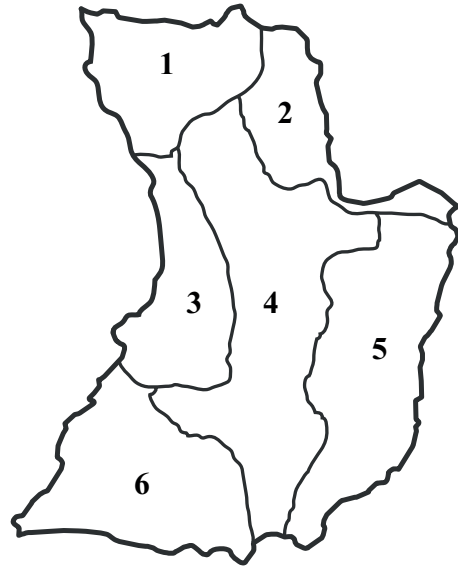


Figura 4. Ecorregiones de la Región Oriental del Paraguay según Acevedo *et al.* (1990). 1. Aquidaban. 2. Amambay. 3) Litoral central. 4) Selva central. 5) Bosque Atlántico del Alto Paraná. 6) Ñeembucu.

gráficas que denominó “Regiones Ornitogeográficas” del Paraguay (Figura 5). 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. 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 Ecorregiones de la Región Occidental del Paraguay. Cacciali *et al.* (2016), describieron 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 la hipótesis ecorregional 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 (Figura 6), y Cacciali & Ubilla (2016) y Cacciali (2010) nombrando la ecorregión *Paraguay Central*, también en la Región Oriental (Figura 7). Por su parte, Mereles (2013) y Mereles *et al.* (2013)

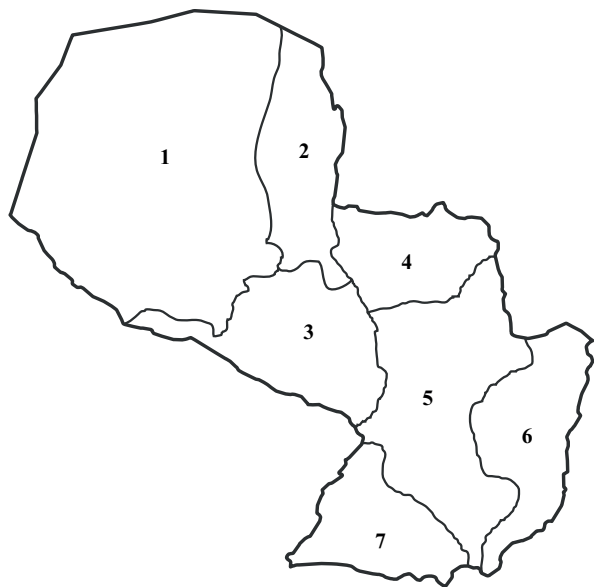


Figura 5. Regiones ornitogeográficas descritas por Hayes (1995). 1) Alto Chaco. 2) Matogrosense. 3) Bajo Chaco. 4) Campos Cerrados. 5) Paraguay Central. 6) Alto Paraná. 7) Ñeembucú.

describieron formaciones vegetales del Chaco paraguayo, y 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* descrita por Clay *et al.* (2005). Finalmente, Ávila (2018) en su tesis de maestría identifica y analiza áreas de endemismos de 300 especies de plantas, insectos, anfibios, reptiles y aves, generando una propuesta biogeográfica en la cual propone la existencia de siete biorregiones (Figura 8).

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). La tesis de Avila (2018) es hasta ahora el único trabajo que analiza patrones de distribución de diferentes grupos taxonómicos para la identificación de regiones biogeográficas basadas en la presencia de taxones.



Figura 6. Ecorregiones del Paraguay según Clay *et al.* (2005). 1) Chaco Seco. 2) Pantanal. 3) Chaco Húmedo. 4) Cerrado. 5) Bosque Atlántico del Alto Paraná. 6) Pastizales Mesopotámicos.

Discusión

Biogeografía de la Región Oriental

Tortorelli (1967) es el primero que ensaya una bio-regionalización del Paraguay, describiendo 5 regiones fitogeográficas al este del río Paraguay (Figura 3). Posteriormente, Acevedo *et al.* (1990) describen 6 ecorregiones en la Región Oriental (Figura 4) 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 la ecorregión *Amambay* en correspondencia departamento homónimo. Hayes (1995) describe 4 regiones ornitológicas en la región Oriental (Figura 5), 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 este del Paraguay, Dinerstein *et al.* (1995) describen 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 1). Dinerstein *et al.* (1995) no



Figura 7. Ecorregiones según Cacciali (2010). 1) Chaco Seco. 2) Pantanal. 3) Chaco Húmedo. 4) Cerrado. 5) Bosque Atlántico del Alto Paraná. 6) Pastizales Mesopotámicos. 7) Paraguay Central.

consideran a la Región Oriental como una región separada del Chaco por el río Paraguay como un límite natural entre ambas regiones; más bien, describen como Chaco Húmedo a toda la zona oeste de la Región Oriental, así la región que Acevedo *at al.* (1990) y Hayes (1995) describieron como *Ñeembucú* (Figura 4 y 5) y a la *Savana Arbolada Oriental* (sensu Tortorelli, 1967) son parte del mismo (Figura 3).

Posteriormente, Clay *et al.* (2005) modificaron la ecorregión del *Chaco húmedo* en el extremo Sur del Paraguay en una ecorregión que denominaron *Pastizales Mesopotámicos* (Figura 6). Cacciali (2010) delimitó una ecorregión que denomina *Paraguay Central*, modificando la ecorregión del *Chaco húmedo* en la parte central y limitando con el río Paraguay (Figura 7) y Avila (2018) identificó áreas de endemismos en los *Pastizales Mesopotámicos* descritos por Clay *et al.* (2005), renombrándolo como *Sabanas Mesopotámicas* y a la parte sur del *Paraguay Central* de Cacciali (2010), en lo que le denominó *Ecorregión Cordillera de los Altos* (Figura 8).



Figura 8. Ecorregiones según Avila (2018). 1) Chaco Seco. 2) Pantanal. 3) Chaco Húmedo. 4) Cerrado. 5) Bosque Atlántico del Alto Paraná. 6) Sabanas Mesopotámicas. 7) Cordillera de los Altos.

Biogeografía de la Región Occidental o Chaco

Tortorelli (1967) describió cuatro regiones fitogeográficas forestales en el Chaco (Figura 3). Posteriormente, Hayes (1995) definió tres regiones ornitogeográficas en esta región (Figura 5); 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* (1995). Dinerstein *et al.* (1995) identificaron tres ecorregiones en el occidente paraguayo (Figura 1): 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 ornitogeográfica *Matogrosense* y la zona forestal *Bosque chaqueño*, y la ecorregión del *Pantanal* que en un estrecho margen corre paralela al Río Paraguay (Figura 1).

Mereles *et al.* (2013) modifican las ecorregiones del Chaco, describiendo 5 ecorregiones e incluyendo por primera vez una ecorregión denominada *Médanos* en el límite Noroeste del Chaco

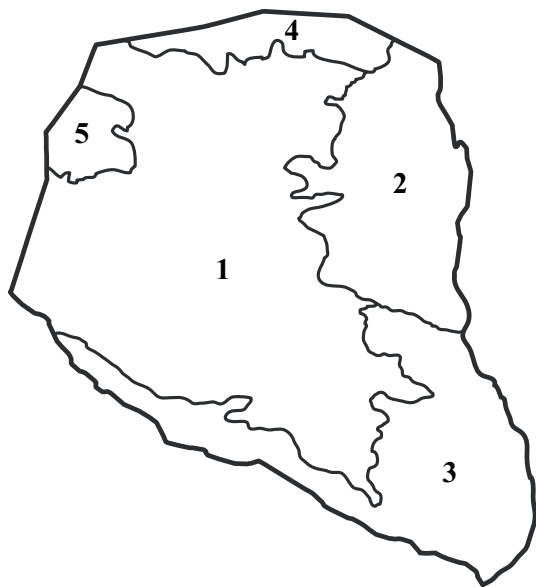


Figura 9. Ecorregiones del Chaco según Mereles *et al* (2013). 1) Chaco seco. 2) Pantanal. 3) Chaco húmedo. 4) Cerrado. 5) Médanos.

y la ecorregión del *Cerrado* en el extremo norte de la región Occidental (Figura 9). 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 9). Avila (2018), modificó la ecorregión *Pantanal* (sensu Dinerstein *et al.*, 1995) en un área que abarca una región que va desde la frontera con Bolivia y hacia el Sur en una franja de 100 Km paralela al río Paraguay hasta unos 200 Km al sur del mismo (Figura 8).

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) zonificaron y describieron zonas forestales del Paraguay en sus respectivos trabajos, señalando formaciones forestales de la Región Oriental y de la Región Occidental por separado, siempre teniendo al río Paraguay como

un límite natural entre 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, argumentaron la posibilidad que el río Paraguay sea un límite de dispersión efectiva, añadiendo 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 ornitogeográficas (Figura 5). 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 ornitogeográficas descritas por Hayes (1995); más bien encontraron diferencias significativas entre el este del río Paraguay con dominio de filostómidos, mientras que en las regiones xéricas al oeste del río hay un dominio de los molósidos.

Spichiger *et al.* (2006) han concluido 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. A su vez, Mereles (2013)

también describió 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) sostuvieron que el río Paraguay es considerado un límite biogeográfico relevante, separando al Paraguay en una región oriental y en otra occidental. Esta hipótesis está basada 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 (48.6%) se distribuyen en ambas regiones, es decir, el río Paraguay sería eficaz como barrera biogeográfica para aproximadamente la mitad de las especies de mamíferos del Paraguay.

Dinerstein *et al.* (1995) mostraron 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), analizó 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. A nuestro parecer, esto coincide con la distribución de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales

(Oakley & Prado, 2011; Moggi *et al.*, 2015). 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).

Conclusión

Existieron dos trabajos que marcaron un camino en la identificación de áreas biogeográficas del Paraguay: Tortorelli (1967) inspiró el delineado de las ecorregiones de la Región Oriental de Acevedo *et al.* (1990) y las regiones ornitogeográficas de Hayes (1995), y la propuesta de Dinerstein *et al.* (1995) influyó en las propuestas desarrolladas por Clay *et al.* (2005), Cacciali (2010) y Avila (2018). Sin embargo, todas estas propuestas, así como las propuestas gubernamentales de zonificación del país, han carecido de métodos claros en sus propuestas o han sido hechas en base a grupos taxonómicos específicos. Una propuesta que integre la mayor cantidad posible de grupos de seres vivos y aplicando métodos bien definidos es por lo tanto necesaria a fin de establecer zonificaciones más robustas, tal como lo propone la tesis de Avila (2018). Como factor contrario a un estudio más integrativo, cabe recordar que Cacciali & Ubilla (2016) y Avila (2018) señalan que hay muchos vacíos de información de la riqueza taxonómica en grandes partes del territorio nacional, lo que dificulta de sobremanera la identificación de áreas biogeográficas por métodos biogeográficos históricos. Por lo tanto, también son necesarios mayores esfuerzos de colecta en áreas poco estudiadas del territorio de la República.

Agradecimientos

Especial agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología – CONACYT, por el cofinanciamiento con recursos del FEEI del proyecto PINV 15-751 “Análisis Biogeográfico del Paraguay.

Literatura citada

Acevedo, C., Fox, J., Gauto, R., Granizo, T., Keel, S., Pinazzo, J., Spinzi, L., Sosa, W. & Vera, V. (1990). Áreas prioritarias para la conser-

- vacación en la región oriental del Paraguay. Asunción: *CDC/DPNVS/SSRNMA/MAG*. Pp.: 99.
- 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.
- Avila, I. (2018). Análisis biogeográfico del Paraguay a través de la identificación de áreas de endemismos (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay. Pp.: 95.
- 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.
- 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., & 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.
- 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.
- Clay, R., De Egea, J., & Del Castillo, H. (2005). Ecorregiones de Paraguay. En Atlas de las Aves de Paraguay. Asunción: *Guyra Paraguay*. Pp.: 6-9.
- 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.
- 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.
- 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.
- Ferreiro, O. (1981). Aproximación hacia una clasificación de las formaciones forestales del Paraguay. *Torrialba, Costa Rica: CATIE*. Pp.: 1-13.
- 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.
- Hayes, F. (1995). Status, distribution and biogeography of the birds of Paraguay. *Monographs in field Ornithology, 1. American Birding Association*. Pp.: 230.
- 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.
- 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.
- 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.

- 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., Paradedá, C., Rodas, O., & Yanosky, A. (2013). Análisis cualitativo para las definición de las ecorregiones de Paraguay occidental. *Paraquaria Natural*, 6: 12-20.
- Morrone, J. (2012). Sistemática, biogeografía, evolución: los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. *Textos de biología, Universidad Nacional Autónoma de México*. Pp.: 124.
- 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.
- 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.
- 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.
- Tortorelli, L. (1967). Formaciones forestales y maderas del Paraguay. *Boletín del Instituto Foresal 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.
- 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.
- Zunino, M., & Zullini, A. (2003). Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. *Fondo de Cultura Económica*. México, D. F. Pp.: 359.