

# HISTORIA BIOGEOGRAFICA DE AMÉRICA DEL SUR AUSTRAL

SERGIO ROIG JUÑENT

Ecología Animal, IADIZA, CC 507, 5500 Mendoza

## RESUMEN

Se analiza las áreas de dispersión de edemismos de la artropodofauna ubicada al sur del paralelo 30° sur. Se sigue la metodología propuesta por Müller (1973), de análisis de edemismos, para la determinación de los centros de dispersión, que parte del dibujo en un mapa de las áreas de distribución de cada taxón. Para la detrmnación de áreas de edemismos se considerta la presencia de un mínimo de 9 especies y un máximo de 15. Se ha reconocido 12 áreas de edemismos.

## INTRODUCCION

La región austral de América del Sur ha llamado la atención a muchos biólogos debido a la cantidad de taxa compartidos con las restantes áreas australes. Muchos autores han explicado estas distribuciones de acuerdo a las condiciones ecológicas actuales que restringen a los taxa. Sin embargo los estudios en biogeografía histórica tratan de explicar la distribución geográfica de los taxa en terminos de su historia más que en términos de su actual ecología. Muchos de los esquemas biogeográficos históricos se han basado en la comparación de la similitud total entre distintas biotas del globo, proponiendo la hipótesis de dispersión

para explicar la similitud observada (Wallace, 1876; Simpson, 1964; Darlington, 1965; Raven y Axelrod, 1975).

El uso de la metodología cladística en sistemática (Hennig, 1968) y su aplicación en la biogeografía (Hennig, 1960; Brundin, 1966; Rosen, 1978) han provisto una herramienta operacional más objetiva para analizar los patrones de distribución. Este nuevo enfoque biogeográfico fue posteriormente desarrollado resultando en la actual biogeografía cladística (Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986; Zandee y Ross, 1987; Wiley, 1987, 1988; Humphries *et al.*, 1988; Kluge, 1988; Page, 1988, 1989a; Brooks, 1989).

La biogeografía cladística asume una correspondencia entre las relaciones de parentesco de taxa y relaciones de áreas por ellos ocupadas. Comparaciones entre filogenias de varios taxa no relacionados sistemáticamente que ocupan la región en estudio pueden elucidar un patrón general de relaciones históricas de áreas. Es decir, que los organismos de cada biota han evolucionado en conjunto, influenciados por la historia de la Tierra, y esta "historia biótica" puede ser inferida a partir de los análisis cladísticos de diversos taxa que componen dicha biota.

## MATERIAL Y METODO

### ***Elección del área en estudio***

América del Sur austral ha sido definida por varios autores como aquella que se encuentra debajo del paralelo 30 de latitud sur (Kuschel, 1969; Jeannel, 1967; Humphries y Parenti, 1986; Crisci *et al.*, 1991), considerando también las regiones montañosas de los Andes hacia el norte de los 30° sur. En este aporte sólo se analizará al área comprendida al sur del paralelo 30° sur.

### ***Áreas de endemismo de América del Sur austral***

América del Sur ha sido dividida por diversos autores de acuerdo con los taxa que han tratado. La mayoría de los esquemas han sido basados en la vegetación (Cabrera, 1953; Hueck, 1978; Cabrera y Willink, 1980) y vertebrados (Fittkau, 1969; Müller, 1973). Sin embargo, no se ha propuesto un estudio del área austral para la artropodofauna a excepción de trabajos de Chile (Peña 1966; O'Brien, 1971; Cekalovick, 1974) o de la Argentina (Ringuelet, 1953, 1955a, 1955b; Maury, 1979b).

En este aporte se realizará un análisis de las áreas de endemismos basado en la artropodofauna, utilizando la metodología utilizada por Müller (1973) para la determinación de centros de dispersión de los vertebrados de América del Sur. El método consiste en dibujar sobre los mapas de la región en estudio las áreas de distribución de especies y subespecies. Los rangos individuales se superponen en los que Müller denominó "áreas de congruencia" o "áreas nucleares". Este autor considera-

ba que áreas con gran cantidad de especies endémicas debía constituir un centro de dispersión. Si tomamos el criterio de que una área de endemismo, tal cual es utilizada por la biogeografía cladística, debe estar caracterizada por una alta cantidad de taxa endémicos, podemos presuponer que el método de superposición de áreas de distribución puede ser utilizado para determinar áreas de endemismos.

Este análisis de áreas de endemismo presupone que la distribución de las especies o subespecies dibujadas en un mapa de la región son pequeñas comparadas con la región en sí misma, que los límites de la distribución se conocen con cierta certeza y que la validez de la especie o subespecie no está en duda.

Para la determinación de las áreas de endemismo se ha tomado un mínimo de 9 especies (o subespecies) y un máximo de 15. Se han reconocido doce áreas de endemismos (Fig. 36), cuya delimitación puede observarse en las figuras 1-35 y cuyos taxa endémicos se citan en el Apéndice 1.

### ***Elección de taxa***

El criterio usado por la mayoría de los autores, el de disponibilidad de análisis cladísticos de los taxa, es un criterio deficiente. En este aporte tomaremos dos tipos de criterios para elección de cladogramas de áreas, que podemos definirlos como metodológicos (Humphries, 1981) y biológicos (Roig Juárez, 1992b).

### ***Criterios metodológicos***

Son aquéllos concernientes a la aplicación de la metodología de la biogeografía cladística (Humphries, 1981). Los

cladogramas de áreas escogidos deberán cumplir los siguientes requisitos:

- Al menos deberán tener tres de las áreas de endemismo del área tratada.

- Al menos uno de los taxa terminales presentes en el área deberá ser endémico de una área. Esto es debido a que si sólo se encuentra presente un taxon que ocupe tres o más áreas de endemismo, la información que provee el cladograma resulta irrelevante.

### **Criterio biológico**

Este criterio podría considerarse análogo a un criterio de homología de caracteres en un análisis cladístico (Roig Juñent, 1992b). La forma de inferir esta "homología" entre diversos taxa de una biota estaría dada por la filogenia del taxon particular analizado y su patrón de distribución. De acuerdo a este criterio se ha escogido a los taxa pertenecientes al componente austral, puesto que constituyen el elemento más característico de la región austral. Los taxa pertenecientes a este componente se distinguen porque la búsqueda de grupos hermanos de los taxa de América del Sur recae en otros taxa que poseen una distribución en los continentes australes (Australia, Tasmania, Nueva Zelanda), y el grupo hermano boreal se encuentra después que las áreas australes conforman un grupo monofilético.

1-*Cyttaria* (Crisci *et al.*, 1988). De acuerdo con Crisci *et al.* (1988), este género de hongos parásitos de *Nothofagus*, constituye una unidad monofilética, aunque no fue posible el establecimiento del grupo hermano. Sin embargo, para nues-

tros fines las especies de Australia y Nueva Zelanda de *Cyttaria* poseen sus grupos hermanos en América del Sur y la búsqueda del grupo hermano boreal es en cierta manera innecesaria.

Los dos cladogramas de áreas de *Cyttaria* que resultan de reemplazar los taxa por las áreas ocupadas por ellos se pueden observar en las Figuras 37 y 38.

2-*Nothofagus-Fagus* (Philipson y Philipson, 1988). *Nothofagus* es uno de los taxa más utilizado para realizar análisis biogeográficos de las áreas australes (Melville, 1973; Humphries, 1981; Humphries y Parenti, 1986; Crisci *et al.*, 1991). Este género de fagáceas posee numerosas especies en la región austral de América del Sur, relacionadas con otras especies de Australia, Tasmania, Nueva Zelanda, Nueva Guinea y Nueva Caledonia. El grupo hermano de *Nothofagus* lo constituye el género *Fagus* de distribución boreal.

Numerosos son los análisis filogenéticos que se han propuesto para *Nothofagus* (Melville, 1973; Humphries, 1981; Humphries *et al.*, 1988; Philipson y Philipson, 1988). Para el presente estudio se ha escogido el análisis de Philipson y Philipson (1988) en donde se propone un análisis filogenético de las secciones de *Nothofagus*. El cladograma de áreas que se obtiene (Fig. 40) posee los taxa que se encuentran en América del Sur ampliamente distribuidos debido a que cada sección posee numerosas especies. Sin embargo, la sección *Quadripartitae* ocupada por tres especies (*N. betuloides*, *N. dombeyi* y *N. nitida*) es posible resolverla debido a que dos de

estas especies ocupan la misma área bajo el presente estudio.

**3-*Aphroteniinae*** (Brundin, 1966). Esta subfamilia de Chironomidae (Insecta, Diptera), conjuntamente con las dos siguientes, fueron utilizadas por Brundin (1966) para demostrar la existencia de una relación transantártica.

El cladograma de áreas obtenido puede observarse en la Figura 42.

**4-*Diamesinae*** (Brundin, 1966). Los diamesinos (Insecta, Diptera, Chironomidae) fueron considerados por Brundin (1966) como un componente que evolucionó en la región austral y que los elementos boreales son los más plesiomorfos, ubicándose en los nodos basales del cladograma.

El cladograma de áreas (Fig. 45) presenta gran cantidad de áreas redundantes (producto de especies simpátridas), sin embargo son escasas las especies ampliamente distribuidas.

**5-*Podonomopsis-Rheochlus*** (Brundin, 1966). Los podonominos (Insecta, Diptera, Chironomidae) constituyen una subfamilia monofilética cuyos representantes más plesiomorfos se distribuyen en las regiones holárticas y África del Sur. Los restantes integrantes de la subfamilia están ampliamente distribuidos en las regiones australes, con excepción de una especie que habita América del Norte.

No fue posible aplicar el análisis filogenético de Brundin (1966), puesto que propone un cladograma de géneros de Podonominae, en ciertos casos de grupos de especies o de especies, que si fuese transformado en un cladograma de áreas

para el presente estudio sería no informativo. Por este motivo sólo un cladograma (géneros *Podonomopsis-Rheochlus*) pudo usarse (Fig. 47), obteniendo parte de la información referente a las relaciones entre especies de los comentarios de Brundin (1966) sobre ellas.

**6-*Creobius-Cascellius-Bounty-Promecoderus*** (Roig Juárez, 1990). Estos géneros constituyen, conjuntamente con otros de Australia y Nueva Zelanda la subtribu Creobina de la tribu Broscini. Dentro de la subtribu *Creobius* y *Cascellius* conforman un grupo monofilético y su relación con otros géneros de Australia y Nueva Zelanda ha sido establecida por diversos autores (Jeannel, 1941; Britton, 1949; Ball, 1956; Townsend, 1971).

El cladograma de áreas puede observarse en la Figura 49.

**7-*Barypus-Dyglimma*** (Roig-Juñent, ined.). *Barypus* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) es un género endémico de América del Sur. Este género presenta una relación más cercana con otros géneros de Nueva Zelanda (Roig Juárez, 1992c), más que con los restantes géneros holárticos.

El cladograma de áreas obtenido puede observarse en la Figura 51.

**8-*Eurymetopum*** (Solervicens, 1987b). Este género de Phyllobaeninae (Insecta, Coleoptera, Cleridae) posee una distribución bastante restringida, ocupando principalmente la región central y sur de Chile (Solervicens, 1986).

Su relación más directa es con los restantes géneros australes de Phyllo-

baeninae (Australia, Tasmania, Nueva Zelandia y América del Sur), constituyendo estos géneros australes un grupo monofilético dentro de la subfamilia (Solervicens, 1987b). De esta manera *Eurymetopum*, pertenecería también al componente austral de la biota de América del Sur austral.

Solervicens (1987b) presenta un cladograma de grupos de especies y especies no asignadas a grupos, presentando luego los cladogramas de los grupos de especies en forma separada. Para la obtención del cladograma de área se reunieron todos los cladogramas en uno solo (Fig. 53).

## ANÁLISIS DE LOS DATOS

Hay varias causas posibles de las dificultades que resultan de confrontar los datos de distintas distribuciones de organismos. Básicamente los problemas son tres:

**Taxa ausentes:** uno o más grupos no están representados en una o más áreas. La ausencia puede ser debida: a) nunca hubo un ancestro en el área y no hubo dispersión alguna de ninguno de sus descendientes, b) extinción del miembro del grupo, o c) el miembro del grupo está en el área pero su presencia no ha sido detectada.

**Especies ampliamente distribuidas:** especies distribuidas en más de una área debido: a) el evento vicariante no afectó al taxon quedando distribuido en áreas adyacentes, o b) dispersión del taxon.

**Áreas redundantes del cladograma:** taxa pertenecientes al mismo taxon que ocupan la misma área, es decir áreas

repetidas en distintos taxa terminales de un mismo taxon superior, o las mismas secuencias de eventos vicariantes en clados distintos del cladograma.

De todos los métodos en uso actualmente se ha aplicado el análisis de los componentes (Nelson y Platnick, 1981). Este método trata de reducir la complejidad del cladograma de áreas obteniendo cladogramas de área resueltos, para luego poder compararlos con el resto de cladogramas obtenidos de los restantes taxa.

Para la obtención de cladogramas resueltos se utilizó el programa computarizado COMPONENT versión 1.5 (Page, 1988). Estos cladogramas de áreas resueltos son mostrados por medio de un consenso de Nelson (Nelson, 1979) (Figs. 39, 41, 46, 48, 50, 52 y 54) y en donde el número superior izquierdo representa la cantidad de cladogramas obtenidos.

**Resolución de problemas:** Nelson y Platnick (1981) proponen dos postulados para resolver estos problemas. En este aporte se seguirá el postulado 2 que propone: 1) las áreas ausentes pueden ser colocadas en cualquier parte del cladograma de áreas. La suposición está apoyada en que no teniendo información acerca de dónde puede ubicarse, se lo puede colocar en cada una de las posibles posiciones; 2) las áreas ocupadas por especies ampliamente distribuidas, son consideradas como entidades distintas, por lo que no es asumido que las áreas tengan la misma relación entre ellas relativas a otras áreas del grupo, se las trata como monofiléticas, parafiléticas o polifiléticas en relación con la hipótesis

original.

Obtención del Cladograma general de área.- Para la obtención del cladograma general de áreas, Nelson (1984) y Page (1989b) proponen que debe ser en lo posible el cladograma compartido por todos los conjuntos de cladogramas derivados de los distintos taxa. Es decir, la intersección de los conjuntos de cladogramas obtenidos a partir de las resoluciones de cladogramas fundamentales de áreas.

## RESULTADOS

Ningún cladograma de áreas común a todos los conjuntos de cladogramas resueltos fue encontrado. Sólo seis de los ocho taxa compartieron cuatro cladogramas (Fig. 55), que se diferencian sólo en la ubicación de la región del Monte. Estos taxa son *Diamesinae*, *Aphroteninae*, *Podonomopsis-Rheochlus*, *Barypus-Dyglimma*, *Cascellius-Creobius*-*Promecoderus-Bountya* y *Eurymetopum*.

Sin embargo, si no consideramos el área del Bosque Oriental, debido a que probablemente sea una área de hibridización (en casi todos los casos es ocupada por taxa ampliamente distribuidos) existirían cuatro cladogramas (Fig. 56) compartidos por los seis taxa nombrados anteriormente y *Nothofagus-Fagus*. El género *Cyttaria* es el único taxa que no compartiría estos cladogramas con los restantes taxa puesto que los tres cladogramas de áreas obtenidos (Fig. 39) muestran a Nueva Zelandia y Australia como áreas hermanas y apomorfias con respecto a América del Sur.

Por lo tanto estos cladogramas, que difieren también en la ubicación del

Monte, pueden considerarse como compartidos por todos los taxa (a excepción de *Cyttaria*) y son escogidos para representar las relaciones de las áreas.

Estos cladogramas (Fig. 280) nos muestran que:

1-Africa del Sur se ubicaría en la región basal del cladograma.

2-El área Holártica es la siguiente en separarse.

3-Nueva Guinea y Nueva Caledonia constituyen un grupo monofilético y son el grupo hermano de las restantes áreas.

4-Nueva Zelandia es el área hermana de las restantes áreas.

5-La región Patagónica, Monte, Pampeana y Uruguay constituyen un área monofilética, hermana de los Bosques australes, Valle Central, Coquimbo, Andes y Australia.

6-Los Andes es el área hermana del Valle Central.

7-Las regiones de los Bosques de *Nothofagus* son las que muestran mayor afinidad con Australia, con la siguiente secuencia de separación: región Maulina, Australia, y Selva Valdiviana- Pacífica que son áreas hermanas.

## DISCUSIÓN

Los taxa con relaciones transantárticas representan parte de una biota que evolucionó en un continente austral en el Jurásico- Cretácico y que fue fragmentándose debido a la deriva continental (Jeannel, 1942a, 1967; Brundin, 1966; Keast, 1973).

El cladograma general de áreas obtenido (Fig. 56) muestra la posible secuencia de separación de las áreas australes. Esta secuencia es concordante con la propuesta por Jeannel (1942a, 1967) y Hallam (1981) a excepción del hecho que África del Sur debería agruparse con las restantes áreas australes (Jeannel, 1942a, 1967; Kuschel, 1964; Brundin, 1966; Keast, 1973) y no haberse separado de éstas antes que las áreas boreales.

De las restantes áreas extraamericanas es importante recalcar la temprana separación de Nueva Zelanda de América del Sur y Australia (hace aproximadamente 80 m.a.). Brundin (1966) llegó a la conclusión que Nueva Zelanda fue un centro importante de evolución subordinado a los grupos de América del Sur y Australia, debido a la gran cantidad de grupos plesiomorfos que posee. Por este motivo Nueva Zelanda y Australia no tienen una relación directa, ya que Australia está más estrechamente relacionada con América del Sur que con Nueva Zelanda (Brundin, 1966; Edmunds, 1981).

Estas tres áreas, según Brundin (1966), estaban unidas a la Antártida, la región chilena de América del Sur y Nueva Zelanda se conectaban por medio de la Antártida oeste, y la Patagonia se conectaba con Australia vía Antártida este. Sin embargo, el cladograma general de áreas obtenido muestra que la región chilena fue la que mantuvo contacto más estrecho con Australia (Hasta el Eoceno medio) y no la Patagonia, que estaba separada con anterioridad de Australia y las restantes áreas de América del Sur. Esta separación de la Patagonia de las restantes áreas indica que ha constituido un importante

centro de evolución aislado de la región chilena como lo ha propuesto Kuschel (1964).

Por otra parte la separación de la región Maulina de las áreas australes de bosque de *Nothofagus* ha sido planteada como una barrera cuaternaria (Barrera del Bio Bio, Simpson 1964). Sin embargo el cladograma general de áreas muestra que la separación fue anterior a la de Australia de América del Sur, es decir aproximadamente en el Eoceno inferior. Esto coincidiría con un clima tropical y subtropical que en el Terciario inferior se extendió hacia el sur (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1993). Sin embargo estas áreas han vuelto a entrar en contacto y la barrera volvió a establecerse en el cuaternario, puesto que taxa, cuyas relaciones filogenéticas son más estrechas con otros boreales, y que ocuparon el área después del levantamiento del Istmo de Panamá, fueron afectados por ella (Morrone *et al.* 1993).

## CONCLUSIONES

Las biotas continentales poseen ciclos de vicariancia de especies ampliamente distribuidas seguidas de estrechos endemismos, con posterior dispersión de las poblaciones de especies descendientes para producir formas nuevamente ampliamente distribuidas, seguidas de nuevas vicariancias.

Estos ciclos provocan que los efectos de vicariancia dentro de los continentes pueden ser encubiertos como factores de dispersión a través de las barreras, cambios drásticos entre los rangos geográficos, apariciones cíclicas y desaparición

de barreras dentro de continentes y extinciones.

Sin embargo un mayor análisis de los taxa de una biota permitirá, conjuntamente con replantamientos acerca de las áreas de endemismos y de las distintas metodologías establecer los patrones históricos de las biotas continentales.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Jorge V. Crisci, Dr. Juan J. Morrone y Dr. María M. Cigliano por la lectura crítica del manuscrito. Este trabajo forma parte de un proyecto de la National Geographic Society (NGS 4662-91).

## BIBLIOGRAFIA

- BALAZUC, J., 1957. Les Céroglosses. Rev. Fr. Ent. 24 (3): 213- 231.
- BALL, G. E., 1956. Notes on the genus *Zacotus* Le Conte, 1869 and on the classification of the tribe Broscini (=Broscidae *sensu* Jeannel, 1941. Coleoptera, Carabidae). Coleopt. Bull. 10(3): 33-52
- BRITTON, E. B., 1949. The Carabidae (Coleoptera) of New Zealand. Part III. A revision of the tribe Broscini. Trans. R. Soc. N. Z. 77(4): 533-581.
- BROOKS, D. R., 1989. Scaling effects in historical biogeography: A new view of space, time and form. Syst. Zool. 37 (3): 237- 244.
- BRUNDIN, L., 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidence by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagylae. Kungl. Sven. Vetensk. Handl. 11 (1): 1-472.
- CABRERA, A., 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. Rev. Mus. La Plata (N.S.), Botánica, 8(3): 87- 168.
- CABRERA, A. Y A. WILLINK, 1980. Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie Biología. OEA.
- CASAL, O. H., 1968. Dos nuevas especies de *Tallium* André de la República Argentina (Hymenoptera, Mutillidae). Physis 27(75): 337-342.
- CASAL, O. H., 1973. Las especies relacionadas con *Sphinctopsis cometa cometa* (Gerstaecker, 1874) (Hymenoptera, Mutillidae). Physis 32(84) sec. C: 15-18.
- CAZZANIGA, N. J. Y S. G. CORREGÉ, 1987. Distribución de *Amplycerus caryoboriformis* en la Argentina (Coleoptera- Bruchidae). An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso 18: 47-54.
- CEKALOVICK, T., 1974. Regiones biogeográficas de la XII región chilena (Magallanes). Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile 48: 297-314.
- CIGLIANO, M. M., 1989a. Revisión sistemática de la familia Tristiridae (Orthoptera, Acridoidea). Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile 60: 51-110.
- CLARK, W. E. & H. R. BURKE, 1989. Revision of the *ornatus* species group of the genus *Anthonomus* Germar (Coleoptera: Curculionidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 91 (1): 88-111.
- COSCARON, M. C. 1983. Nuevas citas de distribución geográfica para la subfamilia Peiratinae (Insecta, Heteroptera, Reduviidae). Rev. Soc. Ent. Arg. 42: 369-382.
- CRISCI, J. V., I. J. GAMUNDI, & M. N. CABELLO, 1988. A cladistic analysis of the genus *Cyttaria* (Fungi-Ascomycotina). Cladistics 4: 279-290.
- CRISCI, J. V., M. M. CIGLIANO, J. J. MORRONE, & S. ROIG-JUÑENT, 1991. Historical biogeography of southern South America: a cladistic approach. Syst. Zool. 40 (2): 152-171.



- DARLINGTON, P. J., Jr., 1965. Biogeography of the southern end of the World. Distribution and history of the far southern life and land with assesment of continental drift. Harvard University Press, Cambridge Mass. 236 pp.
- DAVIS, D. R., 1986. A new subfamily of Monotrisisan Moths from Austral South America (Lepidoptera: Palaeophatidae), with a phylogenetic review of the Monotrysia. *Smith. Contr. Zool.* 434: 1-202.
- EDMUNDS G. F. JR., 1981. Discussion. Págs. 287-297. *In* Vicariance biogeography: A critique. (Nelson G. & D. E. Rosen eds.). Columbia University Press, New York.
- FITTKAU, E. J., 1969. The fauna of South America. Págs. 624-650. *In*: Biogeography and ecology in South America, 2 (Fittkau E. J., J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, & H. Sioli, eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- FREITAG, R. & B. L. BARNES, 1989. Classification of brazilian species of *Cicindela* and phylogeny and biogeography of subgenera *Brasiella*, *Gaymara* new subgenus, *Plectographa* and South American species of *Cylindera* (Coleoptera: Cicindelidae). *Quaest. Ent.* 25: 241-386.
- GENTILI, P., 1989. Revisión sistemática de los Cossidae (Lep.) de la Patagonia andina. *Rev. Soc. Ent Arg.* 45: 1-75.
- GERSCHMAN DE PIKELIN B. S. & R. D. Schiapelli, 1972. El género *Homoeomma* Ausserer 1871 (Araneae, Theraphosidae) *Physis* 31(82): 237-258.
- GERSCHMAN DE PIKELIN B. S. & R. D. Schiapelli, 1979. Caracteres morfológicos válidos en la sistemática del género *Sicarius* (Walckenaer, 1847) (Araneae: Sicariidae). *Acta Zool. Lill.* 35: 87-96.
- HALLAM, A., 1981. Relative importance of plate movements, eustasy, and climate in controlling major biogeographical changes since the early Mesozoic. Págs. 303-330. *In* Vicariance biogeography: A critique. (Nelson G. & D. E. Rosen eds.). Columbia University Press, New York.
- HENNIG, W., 1960. Die Dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches. *Problem. Beitr. Ent.* 10: 221-329.
- HENNIG, W., 1965. Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Ent.* 10: 97-116.
- HENNIG, W., 1968. Elementos de una Sistemática Filogenética. EUDEBA, Buenos Aires.
- HUECK, K., 1978. Los Bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. G.T.Z., R.F.A.
- HUMPRIES, C. J., 1981. Biogeographical methods and the southern beeches (Fagaceae: *Nothofagus*). Págs. 177-207. *In*: Advances in cladistics: Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society (Funk V. A. and D. R. Brooks eds.). The New York Botanical Garden, New York.
- HUMPRIES C. J., P. Y. LADIGES, M. ROOS, & M. ZANDEE, 1988. Cladistic biogeography. Págs. 371-404. *In*: Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions (Myers A. A. and P. S. Giller, eds.). Chapman and Hall, London, New York.
- HUMPRIES, C. J. & L. R. PARENTI, 1986. Cladistic Biogeography. Clarendon Press, Oxford.
- JEANNEL, R., 1941. Coléoptères Carabiques, première partie. *Faune de France* 39: 1-571. Paul Lechevalier et fils, Paris.
- JEANNEL, R., 1942. La Genèse des faunes terrestres. *Eléments de Biogéographie*. Press Univ. France.
- JEANNEL, R., 1962. Les Trechides de la Paleantarctide occidentale. Págs. 1-655. *In* *Biologie de l'Amérique Aus-*

- tral, 1 (Delamare Deboutteville C. D. & E. Rapoport, eds.). CNRS et CNICT, Paris.
- JEANNEL, R., 1967. Biogeographie de l'Amérique Australe. Págs. 401-460. *In* Biologie de l'Amérique Austral, 2 (Delamare Deboutteville C. & E. Rapoport, eds.) CNRS et CNICT, Paris.
- KEAST, A., 1973. Contemporary Biotas and the Separation sequence of the Southern Continents. Págs. 309-343. *In*: Implications of Continental Drift to the Earth Sciences, 1 (Tarling, D. H. and S. K. Runcorn, eds). Academic Press, London - New York.
- KLUGE, A. G., 1988. Parsimony in vicariance biogeography: A quantitative method and a greater Antillean example. *Syst. Zool.* 37 (4): 315-328.
- KULZER, H., 1958. Monographie der sudamerikanischen Tribus Praocini (Col.). (16. Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Ent. Arb. Mus. Frey* 9: 1-105.
- KULZER, H., 1963. Revision der sudamerikanischen Gattung *Nyctelia* Latr. (Col. Tenebr.) (24. Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Ent. Arb. Mus. Frey* 14: 1-71.
- KUSCHEL, G., 1951. La subfamilia Aterpinae en América. *Rev. Chil. Ent.* 1: 205-245.
- KUSCHEL, G., 1964. Problems concerning an austral region. Págs. 443-449. *In*: Pacific Basin biogeography: A symposium, 1963 [1964] (Gressitt, J. L., C. H. Lindroth, F. R. Forsberg, C. A. Fleming, & E. G. Turbott, eds.). Bishop. Mus. Press, Honolulu, Hawaii.
- KUSCHEL, G., 1969. Biogeography and ecology of South American Coleoptera. Págs. 709-722. *In*: Biogeography and Ecology in South America, 2 (Fittkau E. J., J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, & H. Sioli, eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- MARTINEZ, A., 1959. Catálogo de los Scarabeidae argentinos (Coleoptera). *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. (Zool.)* 5 (1): 1- 126.
- MAURY, E. A., 1973. Los escorpiones de los sistemas serranos de la provincia de Buenos Aires. *Physis* 32 (85) sec. C: 351- 371.
- MAURY, E. A., 1979a. Escorpionofauna patagónica II. *Urophonius granulatus* Pocock 1898 (Bothriuridae). *Physis* 38 (94) sec. C: 57-68.
- MAURY, E. A., 1979b. Apuntes para una zoogeografía de la escorpiofauna argentina. *Acta Zool. Lilloana.* 35: 703-719.
- MAURY, E. A., 1982. El género *Timogenes* Simón, 1880 (Scorpiones, Bothriuridae). *Rev. Soc. Ent. Arg.* 41: 23-48.
- MAURY, E. A., 1987. Consideraciones sobre algunos Solífugos de Chile (Solífuga: Ammotrechidae: Daesiidae) *Rev. Soc. Ent. Arg.* 44: 419-432.
- MELVILLE, R., 1973. Continental drift and plant distribution. Págs. 439-446. *In*: Implications of Continental Drift to the Earth Sciences, 1. (Tarling, D. H. & S. K. Runcorn, eds), Academic Press, London New York.
- MONROS, F. & J. M. VIANA, 1947. Revisión sistemática de los Hispididae argentinos (Insecta, Coleop., Chrysomeloid.). *An. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 42: 125-324.
- MOORE, T., 1981. Aporte al conocimiento de los Buprestidos en Chile (Col. Buprestidae). *Rev. Chil. Ent.* 11: 37-68.
- MOORE, T., 1987. Aporte al conocimiento de los Buprestidos en Chile (Col. Buprestidae). Cuarta contribución. *Rev. Chil. Ent.* 15: 13-19.
- MORRONE, J. J., S. ROIG-JUÑENT Y J. V. CRISCI, 1993. Cladistic biogeography of terrestrial subantarctic beetles (Insecta, Coleoptera) from South America. En prensa en *National Geographic Research*.

- MÜLLER, P., 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm. A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- NELSON, G., 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on a Adanson's Familles de Plantes (1763-1764). Syst. Zool. 28: 1-21.
- NELSON, G., 1984. Cladistics and Biogeography. Págs. 273-293. In: Cladistics; Perspectives on the reconstruction of evolutionary history (Duncan T. & F. Stuessy eds.). Columbia University Press.
- NELSON, G. & N. PLATNICK, 1981. Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, New York.
- NOONAN, G., 1981. South American species of the subgenus *Anisotarsus* Chaudoir (genus *Notiobia* Perty: Carabidae: Coleoptera). Part I: Taxonomy and Natural History. Contr. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus. 44: 1-84.
- O'BRIEN, C., 1971. The biogeography of Chile through entomofaunal regions. Ent. News 82: 197-207.
- PAGE, R. D. M., 1988. Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. Syst. Zool. 37: 254-270.
- PAGE, R. D. M., 1989a. Comments on component-compatibility in historical biogeography. Cladistics 5: 167-182.
- PAGE, R. D. M., 1989b. COMPONENT user's manual. Release 1.5 Auckland, New Zealand. Publicado por el autor.
- PASCUAL, R. YE. ORTIZJAUREGUIZAR, 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. Jour. Human Evol. 19: 23-60.
- PEÑA, L. E., 1966. Ensayo preliminar para dividir Chile en regiones entomofaunísticas basadas especialmente en la familia Tenebrionidae (Col.). Rev. Univ. Católica Chile 40-41: 210-220.
- PEÑA, L. E., 1971. Revisión del género *Nycteridius* Eschscholtz 1829 (Coleoptera: Tenebrionidae). Bol. Mus. Hist. Nat. Chile 32: 129-158.
- PEÑA, L. E., 1973. El género *Auladera* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae). rev. Chil. Entom. 7: 47-50.
- PEÑA, L. E., 1974. Nuevas especies de Coleoptera del género *Myrmecodema* (Tenebrionidae). Rev. Chil. Entom. 8: 17-21.
- PEÑA, L. E., 1986. Revisión del género *Mitragenius* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae) con la descripción de tres nuevas especies. Rev. Chil. Entom. 14: 45-56.
- PEÑA, L. E. Y G. BARRIA-P, 1973. Revisión de la familia Cincindelidae (Coleoptera) en Chile. Rev. Chil. Entom. 7: 183-191.
- PHILIPSON, W. A. & M. N. PHILIPSON, 1988. A classification of the genus *Nothofagus*. Bot. Jour. Linn. Soc. 98: 27-36.
- PLATNICK, N. & G. NELSON, 1978. A method of analysis for historical biogeography. Syst. Zool. 27: 1-16.
- RAVEN, P. H. & D. I. AXELROD, 1975. History of the flora and fauna of Latin America. Am. Sci. 63: 420-429.
- RINGUELET, R., 1953. Geonemia de los escorpiones en la República Argentina y las divisiones basadas en su distribución. Rev. Mus. La Plata (N.S.) Zoología 6: 277-284.
- RINGUELET, R., 1955a. Ubicación zoogeográfica de las Islas Malvinas. Rev. Mus. La Plata (N.S.) Zoología 6: 419-464.
- RINGUELET, R., 1955b. Vinculaciones faunísticas de la zona boscosa del Nahuel Huapi y el dominio zoogeográfico Austral cordillerano. Notas Mus. La Plata, Zoología 18: 81-121.

- RODRIGUEZ, 1985. Aporte al conocimiento de los buprestidos de Chile (Coleoptera, Buprestidae). Segunda nota. Rev. Chil. Entom. 12: 111-139.
- ROIG ALSINA, A., 1982. Revisión del género *Caliadurgus* Pate en la Argentina (Hymenoptera Pompilidae). Rev. Soc. Entom. Arg. 41: 233-252.
- ROIG ALSINA, A., 1984. Contribución al conocimiento de los Pepsinae Sudamericanos. El género *Chirodamus* Haliday (Hymenoptera Pompilidae). Physis 42: 109-120.
- ROIG ALSINA, A., 1989a. La posición de los géneros hasta ahora incluidos en *Chirodamus* Holiday *sensu lato* y revisión de *Pompilocalus* gen. nov (Hymenoptera Pompilidae). Rev. Soc. Entom. Arg. 47 (3-4): 3-73.
- ROIG ALSINA, A., 1989b. A revision of the genus *Doringiella* (Hymenoptera, Anthophoridae, Nomadinae). Univ. Kansas Sci. Bull. 53 (10): 576-621.
- ROIG JUÑENT, S., 1990. Revisión sistemática y análisis cladístico y biogeográfico de los géneros *Cnemalobus* Guérin, 1838, *Cascellius* Curtis, 1839 y *Creobius* Guérin, 1838 (Coleoptera: Carabidae). Tesis doctoral 453. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata.
- ROIG JUÑENT, S., 1992a. Revisión del género *Barypus* Dejean, 1828 (Coleoptera, Carabidae; Broscini). Parte II. Rev. Soc. Entom. Arg. 50 (1-4): 89-117.
- ROIG JUÑENT, S., 1992b. Insectos de América del Sur Austral a través del enfoque de la Biogeografía Histórica. Multequina 1: 107-114.
- ROIG JUÑENT, S., 1992c. Revisión del género *Barypus* Dejean, 1828 (Coleoptera, Carabidae; Broscini). Parte III. Rev. Soc. Entom. Arg. 51 (1-4): 1-25.
- ROIG JUÑENT, S., 1993. *Cnemalobini*, una tribu de Carabidae (Coleoptera) endémica de América del Sur. Acta Entom. Chilena 18.
- ROIG JUÑENT, S., En prensa (a). Las especies argentinas de *Cnemalobus* Guérin-Ménéville 1838 (Coleoptera: Carabidae: Cnemalobini). Gayana vol. 57 (2).
- ROIG JUÑENT, S., En prensa (b). Las especies Chilenas de *Cnemalobus* Guérin-Ménéville 1838 (Coleoptera: Carabidae: Cnemalobini). Rev. Soc. Entom. Chil. vol. 20.
- ROIG JUÑENT, S. Y A. CICCCHINO, 1989. Revisión del género *Barypus* Dejean, 1828 (Coleoptera, Carabidae; Broscini). Parte I. Bol. Soc. Biol. Concepción (Chile) 60: 201-225.
- RONDEROS, R., 1987. Revisión del género *Pseudoscopas* Hebard (Orthoptera, Acrididae, Melanoplinae). Rev. Soc. Ent. Arg. 44: 251-276.
- ROSEN, D., 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Syst. Zool. 27 (2): 159-188.
- SCHIAPELLI, R. D. & B. S. GERSCHMAN DE PIKELIN, 1968. El género *Scotinoecus* Simón, 1892 (Araneae, Dipluridae, Hexathelinae). Physis 27 (75): 313-322.
- SCHWEIGER, H., 1957. Uber einige von der Skottsbergexpedition im Antarkto-Archipelago Gebiet aufgesammelte Koleopteren. Archiv. For Zoologi. Band 12 (1): 1-43.
- SIMPSON, G. G., 1964. Evolución y geografía: Historia de la fauna de América Latina. EUDEBA, Buenos Aires.
- SNELLING, R. R. & J. H. HUNT, 1975. The ants of Chile (Hymenoptera, Formicidae). Rev. Chil. Ent. 9: 63-129.
- SOLERVICENS, A. J., 1973. El género *Epiclines* en Chile (Coleoptera-Cleridae-Clerinae) An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso 6: 161-186.
- SOLERVICENS, A. J., 1986. Revisión taxonómica del género *Eurymetopum*

- Blanchard, 1844 (Coleoptera, Cleridae, Phyllobaeninae). Acta Ent. Chil. 13: 11-120.
- SOLERVICENS, A. J., 1987a. *Silviella*, nuevo género de Phyllobaeninae (Coleoptera, Cleridae) de la parte meridional de América del Sur. Acta Ent. Chil. 14: 25-40.
- SOLERVICENS, A. J., 1987b. Filogenia y biogeografía del género *Eurymetopum* Blanchard, 1844 (Coleoptera: Cleridae: Phyllobaeninae) Acta Ent. Chil. 14: 127-154.
- STRANEO, S. L., 1951. Sur la tribu des Metiini (Antarctiini *auct.*) (Coleoptera, Pterostichidae). Rev. Fr. Ent. 18 (2): 56-88.
- STRANEO, S. L., 1969. Sui carabidi del Chile, raccolti dal Dr. Holdgate della Royal Society expedition (1958-1959) e dal Prof. Kuschel. Ann. Soc. Ent. fr. (N. S.) 5 (4): 951-974.
- TOWNSEND, J. I., 1971. Entomology of the Aucklands and other islands south of New Zealand (Coleoptera: Carabidae: Broscini). Pac. Ins. Monogr. 27: 173-184
- WALLACE, A. R., 1876. The geographical distribution of animals, with a study of the relationships of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. Vols. I-II. Reprinted ed., Hafner Publishing Co., New York, 1962.
- WILEY, E., 1987. Methods in Vicariance Biogeography. Págs 283- 306. *In*: Systematics and Evolution: A matter of diversity (Hovenkamp, P. *et al.*, ed.). Utrecht University, Utrecht.
- WILEY, E., 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. Syst. Zool. 37 (3): 271-290.
- WYGODZINSKY, P. & S. COSCARON, 1989. Revision of the black fly genus *Gigantodax* (Diptera: Simuliidae). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. (189): 1-269.
- ZANDEE, M. & M. C. ROOS, 1987. Component-compatibility in historical biogeography. Cladistics 3: 305-332.

## APÉNDICE 1

### LISTA DE ESPECIES Y SUBESPECIES UTILIZADAS PARA LA DETERMINACIÓN DE LAS ÁREAS DE ENDEMIISMO.

#### **I Desierto de Coquimbo (COQ)**

1- <i>Cnemalobus convexus</i> Germain	(Carabidae)	Roig Juñent en prensa (b)
2- <i>Cnemalobus</i> . sp. nov. 1.		Roig Juñent en prensa (b)
3- <i>Cicindelidia trifasciata australis</i> Peña et Barria		Peña y Barria, 1973.
4- <i>Peryphus chilensis</i> Solier		Jeannel, 1962.
5- <i>Conognatha obenvergeri</i> Olave	(Buprestida)	Moore, 1981.
6- <i>Auladera crenicosta</i> Guérin	(Tenebrionidae)	Peña, 1973.
7- <i>Nycteridius rugiceps rugiceps</i> Curtis		Peña, 1971.
8- <i>Myrmecoderma michelbacheri</i> Freude		Peña, 1974.
9- <i>Epiclines puncticollis</i> Spinola	(Cleridae)	Solervicens, 1973.
10- <i>Eurymetopum penai</i> Solervicens		Solervicens, 1986.
11- <i>Elasmoderus lutescens</i> (Blanchard)	(Tristiridae)	Cigliano, 1989a.
12- <i>E. wagenknechti</i> (Liebermann)		Cigliano, 1989a.
13- <i>Sedna pirata</i> Muma	(Solifuga)	Maury, 1987.
14- <i>Amotrechelis goetschi</i> Roewer		Maury, 1987.
15- <i>Chileotrecha atacamensis</i> Maury		Maury, 1987.

#### **II Valle Central (VC)**

1- <i>Cnemalobus obscurus</i> Brullé	(Carabidae)	Roig Juñent en prensa (b)
2- <i>Cnemalobus</i> . sp. nov. 2		Roig Juñent en prensa (b)
3- <i>Barypus paralellus</i> (Guérin)		Roig-Juñent y Cicchino, 1989.
4- <i>B. bonvouloiri</i> Chaudoir		Roig-Juñent y Cicchino, 1989.
5- <i>Auladera andicola</i> Lacordaire	(Tenebrionidae)	Peña, 1973.
6- <i>Nycteridius laevigatus</i> Philippi		Peña, 1971.
7- <i>N. rugiceps australis</i> Peña		Peña, 1971.
8- <i>Myrmecodema nycteroides</i> Germain		Peña, 1974.
9- <i>Eurymetopum bispinosum</i> Solervicens	(Cleridae)	Solervicens, 1986.
10- <i>Atacamita biimpresa</i> Philippi y Philippi	(Buprestidae)	Rodríguez, 1985.
11- <i>Chrysobothris bothrideres bothrideres</i> Fairmaire y Germain		Moore, 1987.

- 12-*Molucachris cinerascens* (Philippi) (Tristiridae) Cigliano, 1989a.  
 13-*M. nigripes* Cigliano Cigliano, 1989a.  
 14-*Pogonomyrmex bispinosum* (Spinola) (Formicidae) Snelling y Hunt, 1975.  
 15-*Chirodamus luteifrons* Roig-Alsina (Pompilidae) Roig Alsina, 1984.

### III Maule (MAU)

- 1-*Cnemalobus germaini* Putzeys (Carabidae) Roig Juñent en prensa (b)  
 2-*Cnemalobus* sp. nov. 3 Roig Juñent en prensa (b)  
 3-*Ceroglossus chilensis chilensis* (Eschscholtz) Balazuc, 1957.  
 4-*C. chilensis temucensis*(Kraatz-Koschlau) Balazuc, 1957.  
 5-*C. darwini magellanicus* (Géhin) Balazuc, 1957.  
 6-*C. valdiviae subnitens* Kraatz-Kuschlau Balazuc, 1957.  
 7-*Cylindera chilensis* (Audouin y Brullé) Peña y Barria, 1973.  
 8-*Mastogenius sulcicollis* Philippi y Philippi (Bupestridae) Rodriguez, 1985.  
 9-*Pterobothris corrosus corrosus* Fairmaire y Germain Rodriguez, 1985.  
 10-*Conognatha viridiventrís sagittaria* (Fairmaire) Moore, 1987.  
 11-*Chrysobothris bothrideres pehuenche* Moore Moore, 1987.  
 12-*Trigonogenium angulosum ruginosum* (Fairmaire) Moore, 1987.  
 13-*Silviella pehuen* Solervicens Solervicens, 1987a.  
 14-*Elysiacris angusticollis* (Blanchard) (Tristiridae) Cigliano, 1989a.

### IV Selva Valdiviana (SVA)

- 1-*Creobius eudouxy* (Guérin) (Carabidae) Roig Juñent, 1990  
 2-*Ceroglossus valdiviae chiloensis* (Hope) Balazuc, 1957.  
 3-*C. darwini darwini* (Hope) Balazuc, 1957.  
 4-*C. speciosus* Gerstaecker Balazuc, 1957.  
 5-*C. chilensis solieri* (Roeschke) Balazuc, 1957.  
 6-*Cylindera gormazi* Reed Peña y Barria, 1973.  
 7-*Crossonychus viridis viridis* Dejean Straneo, 1969.  
 8-*Eurymetopum proteus* (Spinola) (Cleridae) Solervicens, 1986.  
 9-*Anthonomus berberidis* Clark (Curculionidae) Clark y Burke 1989.  
 10-*Palaephatus amplisaccus* Davis (Lepidoptera) Davis, 1986.  
 11-*P. fusciterminus* Davis Davis, 1986.  
 12-*Apophatus parvus* Davis Davis, 1986.  
 13-*Metaphatus ichnius* Davis Davis, 1986.  
 14-*Andesiana lamellata* Gentili Gentili, 1989.  
 15-*Anthichyonidris bidentatus* (Mayr) (Formicidae) Snelling y Hunt, 1975.