

INSECTOS DE AMÉRICA DEL SUR, SU ORIGEN A TRAVÉS DEL ENFOQUE DE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

SERGIO ROIG-JUÑENT

IADIZA, CC 507, 5500 Mendoza

INTRODUCCIÓN

Con la publicación del origen de las especies de Darwin (1859) y los posteriores aportes de Wallace (1876), se consideraba a los continentes boreales como grandes centros de origen de las biotas y a los australes como los receptores de esa biota primaria llevados al sur por el advenimiento de otros "más competitivos" (Fig. 1). Por ello los organismos que habitaban los continentes australes eran vistos como primitivos. De esta manera las áreas australes pasaron a ser centros de preservación de viejos relictos de la fauna y la flora. Esta idea se basaba en la distribución de los vertebrados, sin considerar la importancia de las relaciones mostradas por insectos y plantas.

Sin embargo otros biólogos, principalmente botánicos y entomólogos, apoyaban la idea de una biota austral. Los más prominentes en la botánica fueron Hooker y Skottsberg. Hooker (1853) pensaba que la flora de cada una de las áreas australes estaba más relacionada entre sí que con las floras de los continentes del norte y que la divergencia norte-sur entre las floras debía haber ocurrido antes de la fragmentación de la flora austral. Lamentablemente la unión de esta flora austral fue planteada por medio de puentes, idea que no era sustentada por las teorías geológicas del momento. Skottsberg (1960), basado en un amplio

conocimiento de campo, concebía a la Antártida como un gran centro de evolución terciario, del cual varias formas radiaron a los extremos australes de los continentes actuales.

Entre los zoólogos, Jeannel (1942, 1967) fue quizás uno de los más fuertes defensores de la idea de un origen común de toda la biota austral. Desde sus primeros trabajos sobre coleópteros proponía que el origen de muchos de los insectos australes debía haber ocurrido entre el Cretácico-Terciario, en un área austral común y que su actual distribución se debía a la deriva continental. Otros entomólogos que dieron gran importancia a estas relaciones transantárticas fueron Hennig (1960) y Brundin (1966).

Sin embargo, no toda la biota de América del Sur posee relación con la de otras áreas australes. En el Jurásico, antes de la fragmentación de Gondwana, desde Perú se prolongaba hacia el sur un golfo que ocupaba la actual posición de la cordillera de los Andes. Ya en el Jurásico superior el golfo se prolongaba sobre la Patagonia y se unía con el Océano Atlántico que recién comenzaba a formarse. De esta manera América del Sur quedaba separada en dos grandes unidades cuyas biotas poseían distintas afinidades (Fig. 2): una relacionada con África tropical, la biota Inabrésica o Brasílica y otra relacionada con los continentes australes, la Paleantártica o Patagónica.

Identificación de los elementos de la biota austral.

Resulta difícil distinguir el origen de los organismos pertenecientes a una biota (componentes) si sólo se toma en cuenta su distribución. En cierta manera puede deberse a que el área de contacto entre grupos patagónicos y brasílicos es amplia y está caracterizada por tierras abiertas que han facilitado su dispersión en el terciario (Kuschel, 1964).

Una forma sencilla para poder determinar el origen de un determinado grupo estaría dada por su historia evolutiva (filogenia), su patrón de distribución y el del grupo más estrechamente relacionado filogenéticamente (grupo hermano).

Componentes bióticos de América del Sur austral.

Con los datos mencionados anteriormente podemos reconocer en América del Sur austral cuatro componentes (Fig. 3): el brasílico, el austral, el erémico y el holártico.

Componente brasílico.- Los *taxa* (especies o grupos de especies) pertenecientes a este componente se caracterizan porque la búsqueda de grupos hermanos recae en otros *taxa* que poseen una distribución en América tropical. A su vez el grupo hermano de los sudamericanos se encuentra presente en las regiones tropicales de África.

Componente austral.- Los *taxa* pertenecientes a este componente se distinguen porque el grupo hermano está distribuido en las otras áreas australes (Australia, Tasmania, Nueva Zelanda, África del Sur, Nueva Caledonia, etc...). Este componente es el que posee la mayor diversidad de especies, presentando un alto grado de

endemismos. Los diversos esquemas biogeográficos de insectos se han basado en *taxa* de este componente para delimitar la región austral (Monrós, 1958; Kuschel, 1960; 1969; Kusnezov, 1963; Peña, 1966; Jeannel, 1967; O'Brien, 1971; Rapoport, 1971; Willink, 1991; Morrone *et al.* en prensa).

Componente erémico.- Los *taxa* pertenecientes a este componente se distinguen porque su grupo hermano está distribuido en los continentes boreales. Esta fauna, denominada erémica por Kuschel (1964), no tiene relación con la de África o Australia y se encuentra ausente en Nueva Zelanda. Es un grupo que está siempre restringido a las zonas xéricas (Kuschel, 1964) constituyendo un alto porcentaje de su flora y fauna.

Componente holártico.- Como en el componente erémico el grupo hermano es boreal. Sin embargo su edad de aparición en América del Sur es más reciente, siguiendo una dispersión semejante a la propuesta por Wallace. Para diferenciarlo del componente erémico es necesario considerar el grado de parentesco con sus grupos hermanos. Al constituir elementos recientes son subgrupos de un *taxon* de rango superior ampliamente distribuido en la región holártica. Por lo general están más estrechamente relacionados sólo con grupos de América del Norte.

***Cnemalobini* (Coleoptera), un ejemplo para América del Sur austral**

Utilizaremos como ejemplo a la tribu *Cnemalobini* (Coleoptera: Carabidae) endémica de América del Sur austral (Fig. 4).

Sus especies se distribuyen en la estepa patagónica, región pampeana de Argentina

y Uruguay, Monte, Espinal y Chaco, regiones montañosas del centro de Chile y bosques secos de *Nothofagus*.

Esta tribu se la consideró relacionada con diferentes tribus dentro de los Carabidae (Coleoptera), no quedando en claro sus afinidades filogenéticas.

Para esclarecer la relación de *Cnemalobini* con las restantes tribus de la familia es necesario buscar caracteres (morfológicos, histológicos, genéticos, etc.) evolutivos compartidos (sinapomorfias), para este caso se examinaron los caracteres de las estructuras genitales y de la morfología externa. Este análisis mostró que *Cnemalobini* comparte una serie de caracteres evolutivos en forma exclusiva con la tribu holártica *Zabrini* (Roig Juñent, en prensa), constituyendo de esta manera su grupo hermano.

El hecho de que *Cnemalobini* posea su grupo hermano en regiones boreales, combinado con el análisis de su patrón de distribución (endémica de América del Sur y sin representantes en las otras áreas australes) elimina la posibilidad de ser considerado un elemento brasílico o austral (como lo fue anteriormente).

Analizando su patrón evolutivo vemos que *Cnemalobini* y su grupo hermano (la tribu *Zabrini*) son *taxa* con gran cantidad de especies y que han evolucionado en forma separada. El hecho de que ambos grupos, el austral y el holártico tengan una separación antigua nos lleva a descartar la posibilidad de que *Cnemalobini* sea un componente que recientemente se ha dispersado de otro boreal, es decir que sea un elemento holártico.

De lo anterior se desprende que la tribu *Cnemalobini* constituye un componente erémico, caracterizado también por ocupar

las regiones xéricas de América del Sur austral.

Estos datos coinciden con lo propuesto para otros Carabidae, que se habrían distribuido en la región centro-oeste de la Pangea (en el Jurásico) y su separación en el Cretácico habría generado la actual distribución de grupos relacionados entre la región Holártica y la región austral de América del Sur.

DISCUSIÓN

Tres paradigmas en los últimos treinta años han sido importantes en el estudio de la biogeografía de los insectos:

-La aceptación de la teoría de la deriva continental como elemento para determinar la configuración pasada de la corteza terrestre. Su importancia se basa en el supuesto de que la vida sobre la Tierra ha evolucionado en conjunto con la evolución geográfica del planeta.

-La aceptación del cladismo (clados=rama) como método para reconocer las relaciones filogenéticas entre *taxa*. El uso de la metodología de la sistemática filogenética (Hennig, 1968) y su aplicación en la biogeografía (Hennig, 1960, Brundin, 1966, Rosen, 1978) han provisto una herramienta operacional más rigurosa y objetiva para analizar patrones de distribución. La biogeografía cladística asume una correspondencia entre las relaciones de parentesco de *taxa* y las relaciones entre las áreas por ellos ocupadas. 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 los diversos *taxa* que componen dicha biota.

-El concepto de la biogeografía de la vicariancia. Muchos de los esquemas biogeográficos se han basado en la comparación de la similitud total entre biotas del globo, proponiendo la hipótesis de dispersión para explicar esta similitud observada (Wallace, 1876; Simpson, 1964; Darlington, 1965). El concepto de vicariancia (Nelson y Platnick, 1980; 1981) difiere del de dispersión en el supuesto de que los organismos han ocupado siempre el área de distribución y que un evento (una barrera, física o biológica) los separó en subgrupos que evolucionaron independientemente. La dispersión y vicariancia no sólo se diferencian en lo mencionado anteriormente sino también en que la dispersión es aplicada para explicar la distribución geográfica de un grupo en particular. La vicariancia es aplicada en cambio para explicar la distribución de diferentes *taxa* simultáneamente. Esto se basa en que cuando los eventos que separan una biota, involucrando *taxa* cuyos poderes de vagilidad son disímiles, se hace improbable su explicación por dispersión.

CONCLUSIONES

Resulta de primordial interés el hallazgo de explicaciones de las distribuciones globales. La búsqueda de patrones, corroborados en su totalidad o en parte, por numerosos grupos de plantas y animales invita a una explicación general para la distribución en la zona austral. La fragmentación de Gondwana no es suficiente para explicar todos los patrones de distribución, necesitando otras hipótesis para determinados grupos. Es menester incorporar estas teorías, no como independientes sino como partes integrantes de un todo. Sin embargo esto no constituye la respuesta final.

Si bien en la actualidad el análisis de todos los componentes de cada biota no es completo, debería ser una premisa necesaria al comenzar un estudio biogeográfico histórico. Es imprescindible aplicar criterios de homología como los usados en estudios sistemáticos para establecer el origen de cada componente. Esta discriminación de los distintos orígenes que posee cada uno de los elementos de una biota en particular es fundamental en el momento de analizar los patrones biogeográficos.

Todos estos estudios podrían incrementar el conocimiento sobre el origen de diversos grupos de insectos en América del Sur austral, facilitando futuros análisis de procesos evolutivo como por ejemplo modos de especiación o patrones de coevolución.

AGRADECIMIENTOS

A Fidel Roig, Eduardo Martínez Carretero, Fidel Roig Juñent y Adriana Marvaldi por la lectura crítica del manuscrito. Este trabajo forma parte de un proyecto de la National Geographic Society (NGS 4662-91).

BIBLIOGRAFÍA

- 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 Heptagyiidae. Kungl. Sven. Vetensk. Handl. 11(1):1-472.
- DARLINGTON, P. J., JR. 1965. Biogeography of the southern end of the world. Distribution and history of the far southern life and land with assessment of continental drift. Harvard Univ. Press, Cambridge Mass., 236 pp.

- DARWIN, C. 1859. On the origin of species. John Murray, London; facsímil de la primer edición, Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusset.
- HALFFTER, G. 1974. Elements anciens de l'entomofaune neotropical: ses implications biogeographiques. *Quaest. entomol.* 10: 223-262
- HENNIG, W. 1960. Die dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches. *Problem. Beitr. ent.* 10: 221-329.
- HENNIG, W. 1960. Elementos de una sistemática filogenética. EUdeBA, Buenos Aires. 353 pp.
- HOOKER, J.D. 1853. *Florae Novae-Zelandie*. (Introductory Essay, págs 1-34). London.
- JEANNEL, R. 1942. La Genèse des faunes terrestres. *Eléments de Biogéographie*. Press Univ. France. 513 pp.
- JEANNEL, R. 1967. Biogéographie de l'Amérique Austral. Págs. 401-460. *In: Biologie de l'Amérique Australe*, 2 (Delamare Deboutteville C. & E. Rapoport, eds.) CNRS et CNICT, Paris.
- KUSCHEL, G. 1960. Terrestrial zoology in southern Chile. *Proc. R. Soc. London*, ser. B 152: 540-550.
- KUSCHEL, G. 1964. Problems concerning an austral region. Págs. 443-449. *In: Pacific Bassin biogeography. A Symposium, 1963 [1964]*. (Gressitt, J. L., C. H. Lindroth, F. R. Forsberg, C. A. Fleming, and 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, and H. Sioli, eds.). Dr. Junk Publishers, The Hague.
- KUSNEZOV, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas de Sudamérica. *Acta Zool. Lill.* 19: 25-286.
- MORRONE, J. J., S. ROIG-JUÑENT Y J. V. CRISCI. Cladistic biogeography of terrestrial subantarctic beetles (Insecta, Coleoptera) from South America. En prensa en *Research and Exploration (National Geographic)*.
- MONRÓS, F. 1958. Consideraciones sobre la fauna del sur de Chile y revisión de la tribus Stenomelini (Coleoptera, Chrysomelidae). *Acta Zool. Lill.* 15: 143-153.
- NELSON G. & N. I. PLATNICK. 1980. A vicariance approach to historical Biogeography. *BioScience* 30(5): 339-343.
- NELSON G. & N. I. PLATNICK. 1981. Systematics and Biogeography. *Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press New York, 567 pp.
- O'BRIEN, C. 1971. The Biogeography of Chile through entomofaunal regions. *Ent. News* 82: 197-207.
- PEÑA, L. E. 1966. A preliminary attempt to divide Chile into entomofaunal regions, based on the Tenebrionidae (Coleoptera). *Postilla* 97: 1-17
- RAPOPORT, E. H. 1971. The geographical distribution of neotropical and antarctic Collembola. *Pacific Insects Mon.* 25: 99-119.
- ROSEN, D. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27(2): 159-188.
- ROIG JUÑENT, S. Cnemalobini una tribu de Carabidae endémica de América del Sur austral. En prensa, *Acta Entomológica Chilena*, vol. 18.
- SIMPSON, G. 1964. Evolución y geografía. *Historia de la fauna de América Latina*. EUdeBA, Buenos Aires.
- SKOSTTSBERG, C. 1960. Remarks on the plant geography of the southern temperate zone. *Proc. R. Soc. London*, ser. B 152: 447-457.
- 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.

WILLINK, A. 1991. Contribución a la zoogeografía de insectos argentinos. Bol. Acad. Nac. Cienc. 59: 125-147.

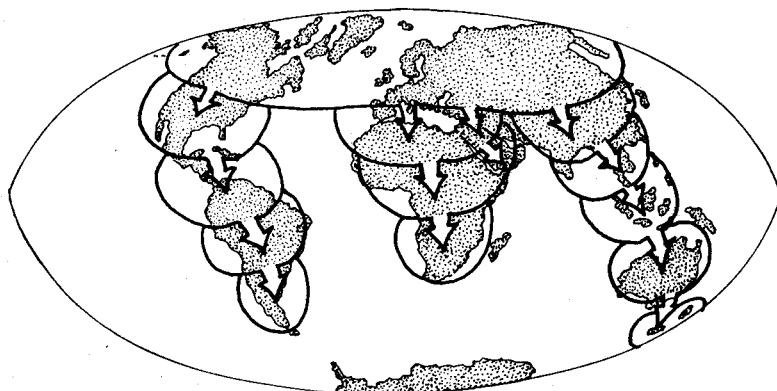


Figura 1. Concepción de Wallace sobre la distribución de los organismos

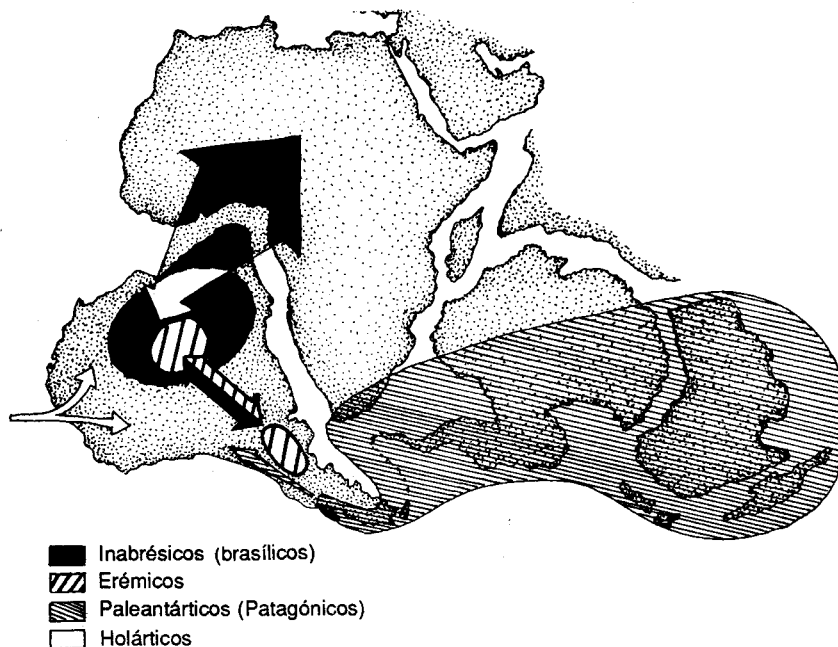


Figura 2. Afinidades de las biotas en América del Sur, según Halffer (1974)

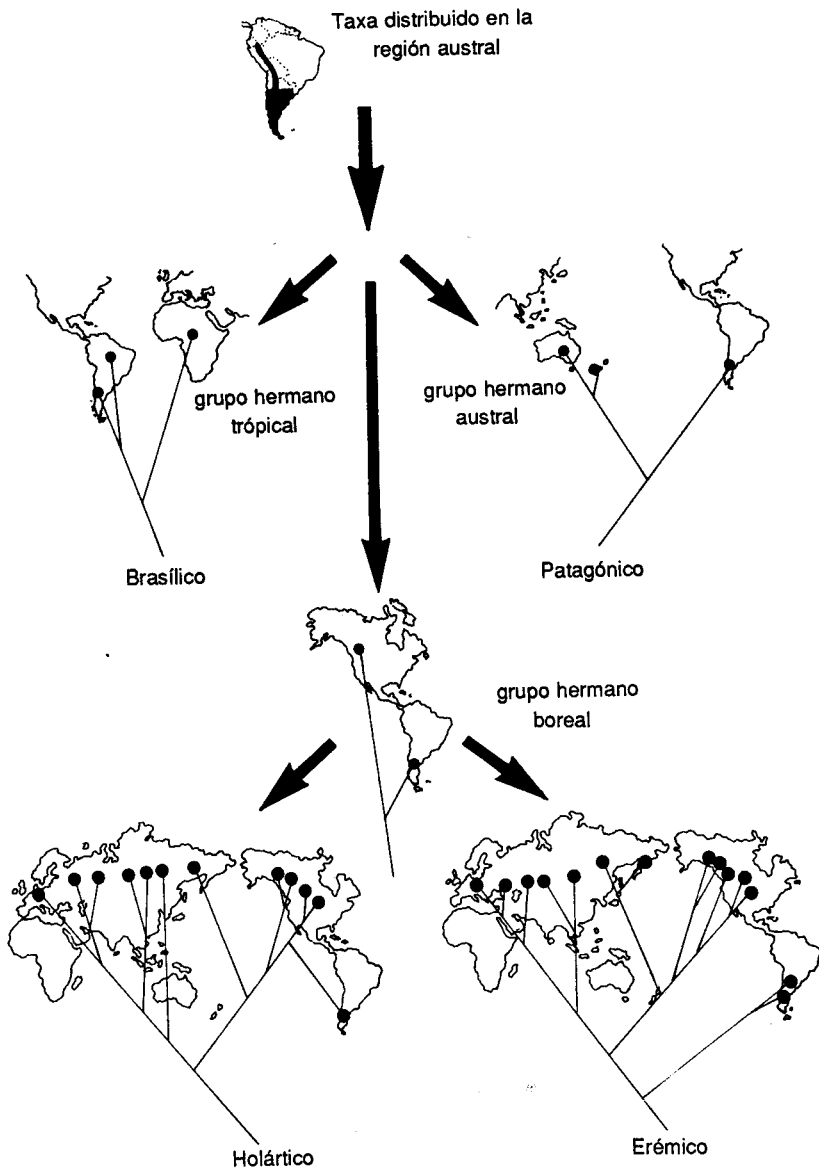


Figura 3. Relaciones filogenéticas entre los componentes bióticos de América del Sur austral

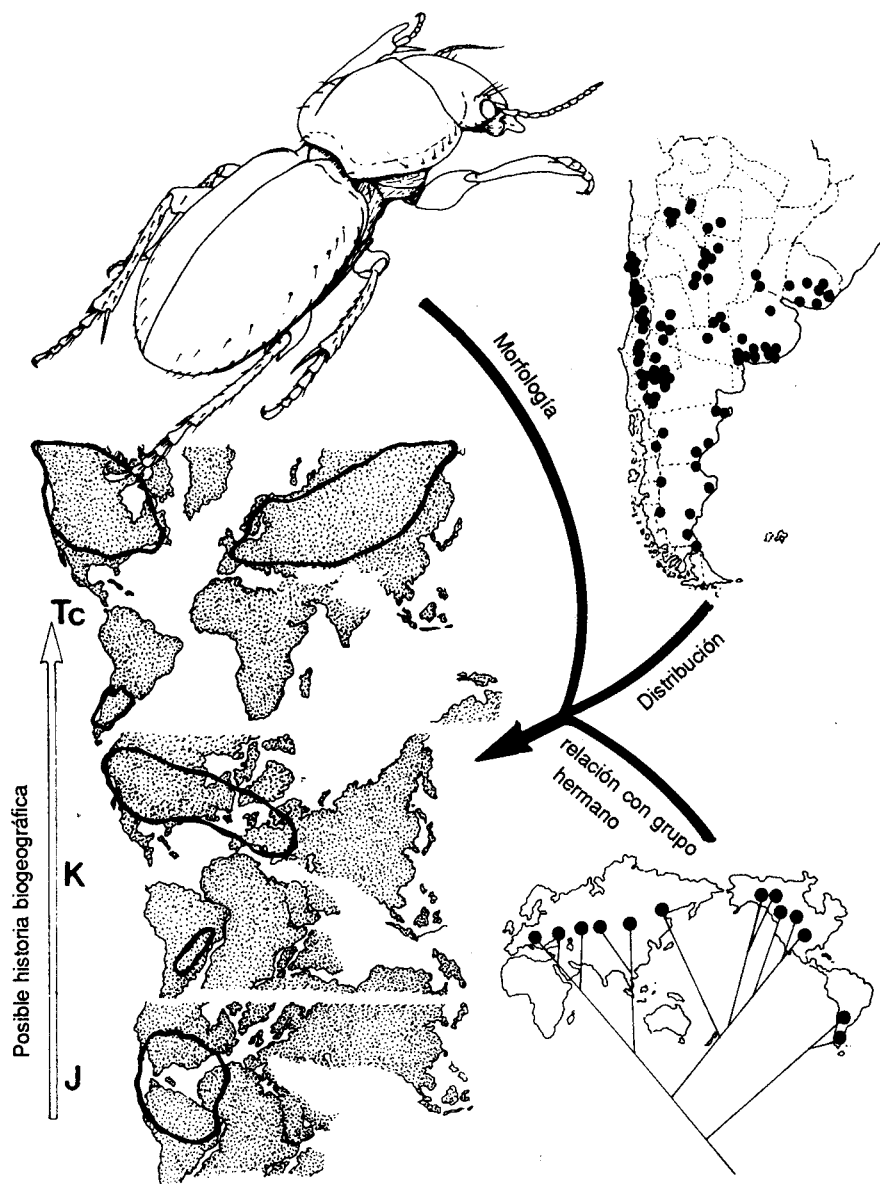


Figura 4. Historia biogeográfica probable de Cnemalobini