

ZOOGEOGRAFIA DE LAS ICHNEUMONIDAE LATINO-AMERICANAS (HYMENOPTERA)

por CHARLES PORTER *

SUMMARY

Zoogeography of the Latin American Ichneumonidae (Hymenoptera).— With about 60,000 species, of which some 20,000 inhabit Latin America, Ichneumonidae is the largest family in the Animal Kingdom. Ichneumonids parasitize principally the immature stages of other holometabolic insects, in particular Lepidoptera, and most species can use a wide range of hosts, which they select by micro-habitat and size rather than according to taxonomic position (species, genus, family or even order). Ichneumonids also are good fliers and even tropical species may tolerate surprisingly low temperatures. All these factors encourage their dispersal. On the other hand, ichneumonid wasps need a humid environment and keep mainly to forests, so that deserts, high mountains, and large expanses of water severely limit them.

Ichneumonids date from the Cretaceous and their modern Latin American fauna has been shaped by a series of Tertiary and Pleistocene geologic and palaeoclimatologic events. As to climate, they were significantly affected by the mid to late Tertiary trend toward cooler and drier weather and were more drastically influenced by the alternation of Pleistocene glacials and interglacials. Geologically, the ancient land connections between South America and Africa, on the one hand, and between South America and Australia via Antarctica, on the other, must have played and important role in determining their early radiation in Latin America, while somewhat more recent ichneumonid migrations have crossed the land bridges between South and Middle America and even the Bering bridge and, according to individual temperature preferences, have followed or been blocked by the Andean-Sierra Madre-Rocky Mountain orogeny, as it increased throughout the Tertiary.

The 355 ichneumonid genera in Latin America belong to 6 zoogeographic categories: (i) The Neotropic (174 more or less thermophile wet forest genera of South American origin but massively represented also in Middle America and with a significant eastern North American component); (ii) The Neantarctic (34 genera mostly restricted to the temperate *Nothofagus* forests of Chile); (iii) The Chaqueñan (3 xerophile genera centered in semiarid parts of Argentina); (iv) The Sonoran (8 xerophile genera which probably originated in semiarid regions of Mexico and the southwestern United States); (v) The Holarctic (32 genera which have invaded South America from circumpolar, North Hemisphere, temperate forests); and (vi) The Cosmopolitan (104 genera of diverse origins, varied ecologic tolerances, and almost world-wide distribution).

The major evolutionary centers for Latin American Ichneumonidae are in (i) southeast Brazilian subtropical and tropical wet forests, (ii) Andean subtropical and tropical Cloudforests, and (iii) in the Mesoamerican tropical, subtropical and warm-temperate wet forests. The Amazon Basin and West Indian faunas are comparatively depauperate. The humid, warm-temperate eastern United States also has a depauperate but surprisingly large Neotropic element composed of mostly endemic species belonging to genera centered in South America.

* Department of Biological Sciences — Fordham
University — Bronx, N.Y. 10458, U.S.A.

By far the greatest discontinuity to be observed in the Latin American ichneumonid fauna is that between the Neotropic geographical area (extreme southern U.S. to central Argentina) and the Neartctic Region (central and southern Chile plus adjoining southwest Argentina). Within the Neotropic zone, most genera show immense distributions, so that the Middle American fauna appears to be a massive and complex extension of the South American. Since Ichneumonidae do not cross water gaps easily, this suggests that all through the Tertiary there were frequent terrestrial connections between South America and Middle-North America. Evidence derived from ichneumonid distribution, therefore, does not support the commonly held belief that South America and Middle-North America were isolated from one another by a substantial water gap which remained open all through the Tertiary until only about 5.6 million years ago in the Pliocene.

INTRODUCCION

Las Ichneumonidae constituyen, tal vez, la familia más grande del Reino Animal, con aproximadamente 60.000 especies, de las cuales alrededor de 20.000 se hallan en América Latina (Townes, 1966:1).

Hasta hace poco, era casi imposible identificar la mayoría de los icneumónidos, ya que no existía una literatura taxonómica adecuada. Felizmente, las últimas décadas han visto aparecer una serie de trabajos de H. K. Townes (1966, 1969 a,b,c, 1971) en los que se dan claves de los géneros del mundo, más catálogos de las especies de todas las regiones biogeográficas, menos la Palaearctica Occidental. Al nivel específico, las Ichneumonidae todavía son poco conocidas y sobre todo en América Latina, donde sólo 10% de las especies están descritas, pero gracias a la obra de Townes contamos ahora con una base sistemática, que nos permite comparar las faunas de distintas regiones geográficas y llegar a conclusiones acerca del origen y las vías de dispersión de cada fauna.

Las Ichneumonidae son parasitoides de otros artrópodos y atacan principalmente las larvas o pupas de insectos holometabólicos, siendo sus huéspedes preferidos los estados inmaduros de Lepidoptera, aunque hay muchas especies que parasitan Coleoptera y Diptera y algunas que atacan arañas. Ciertas especies están restringidas a un solo género o especie de huésped. Por ejemplo, 3 de las especies neárticas de *Megarhyssa* (*macrurus*, *greenei*, y *atrata*) parasitan exclusivamente las larvas xilófagas del sirícido, *Tremex columba*. Sin embar-

go, la mayoría de los icneumónidos son tróficamente flexibles y una especie determinada muchas veces puede utilizar muchos géneros, familias, o aún varios órdenes distintos de huéspedes. *Itopectis conquisitor*, que se extiende desde Canadá hasta Ecuador, ha sido criada de 38 géneros distintos de Lepidoptera (incluyendo familias tan diversas como Citheroniidae, Geometridae, Hesperidae, Noctuidae, Papilionidae, Pieridae, y Psychidae) y además de un coleóptero de la Familia Cerambycidae y, evidentemente como hiperparasitoide, de varios géneros de Ichneumonidae y Braconidae (Townes, 1960: 291-292). De este modo, icneumónidos simpátridos del mismo género suelen diferenciarse ecológicamente no según los taxa de huéspedes preferidos, sino más bien según los nichos espaciales o micro-ambientes en que cada uno busca sus víctimas. En las selvas subtropicales del Norte Argentino, por ejemplo, tenemos dos especies muy grandes y bastante similares del Grupo *Caeruleus* del género *Coccygomimus*, *C. caeruleus* y *C. tomyris*, las que vuelan al mismo tiempo en los mismos lugares pero que evitan la competencia directa porque *caeruleus* parasita pupas de Lepidoptera escondidas en la hojarasca (Noctuidae), mientras que *tomyris* elige pupas colgadas de las ramas de árboles y arbustos (Psychidae, Papilionidae).

Esta plasticidad en selección de huéspedes favorece la amplia dispersión geográfica de las Ichneumonidae. Un icneumónido casualmente introducido a un nuevo ambiente lejos del lugar de origen, probablemente encontrará allí huéspedes adecuados. *Coccygomimus puniceipes* en el Continente Americano se halla des-

de Tejas hasta el norte de Chile y allí parasita varios lepidópteros, como *Platynota* sp. (Olethreutidae) y *Pectinophora gossypiella* (Gelechiidae). En una época no determinada, pero probablemente por acción del hombre, *puncipes* llegó a las islas Hawaii, donde ha sido criado "de las pupas de muchas especies de mariposas, tanto endémicas como introducidas", incluyendo *Omiodes accepta* y *O. blackburnii*, especies endémicas de Pyralidae (Williams, 1931: 266). De la misma manera, especies nativas de Ichneumonidae fácilmente pueden aprovecharse de huéspedes introducidos de otras regiones del mundo, siendo un caso muy interesante el de *Itopectis niobe*, especie estrictamente sudamericana que en la Argentina, cerca de Buenos Aires, ataca con frecuencia a *Rhyacionia buoliana* (Lepidoptera, Olethreutidae) una plaga europea de pinos importados de Europa (Porter, 1970 b: 99).

Más allá de su plasticidad trófica, muchos otros factores favorecen la amplia distribución geográfica de las Ichneumonidae. Estas avispas, en el estado adulto, son insectos activos capaces de volar largas distancias, mientras que, por otra parte, en el estado larval o pupal los ichneumónidos están íntimamente ligados con algún huésped que a menudo vive en o sobre una planta determinada, de modo que con frecuencia llegan de un continente a otro con plantas transportadas por el hombre y probablemente a veces también, en islas flotantes arrastradas por las corrientes oceánicas (Darlington, 1957: 15). Las Ichneumonidae, además, se adaptan a una amplia gama de condiciones ambientales. La familia se halla en todos los continentes, menos la Antártida, y está representada en la mayoría de las islas oceánicas. Tanto las zonas templadas como las tropicales cuentan con grandes faunas endémicas de Ichneumonidae. Al nivel específico, muchos ichneumónidos tienen vastas distribuciones latitudinales y altitudinales, demostrando así su tolerancia a factores ecológicos variados y en especial a notables extremos térmicos. *Pachysomoides stupidus* se extiende desde Carolina del Norte en los Estados Unidos hasta Brasil (Townes, 1962: 401), o sea que incluye

poblaciones adaptadas a regiones donde nunca hiela y otras que aguantan inviernos de tres o cuatro meses con heladas casi todas las noches. *Coccygomimus golbachi* en el Norte Argentino se halla desde el nivel del mar hasta 2.600 m y habita provincias bióticas tan diversas como la Selva Subtropical Húmeda, el Chaco, el Desierto Subandino, y la Prepuna.

No obstante la gran flexibilidad adaptativa de esta familia, existen por lo menos dos factores limitantes que crean barreras más o menos infranqueables para la dispersión de muchas especies de Ichneumonidae. En primer término, como lo explica Townes (1971: 240-241), "los ichneumónidos adultos tienen que tomar agua por lo menos una vez al día", normalmente en la forma de rocío condensado sobre las hojas de plantas. Por eso, la familia en general está restringida a regiones con rocío o lluvia frecuente. Eso quiere decir que las Ichneumonidae son insectos principalmente de bosques o selvas y que zonas semiáridas y áridas son muy desfavorables para ellos. Por ejemplo, durante los últimos años, el autor ha coleccionado en la Selva Misionera del Nordeste Argentino, donde llueve 1.500-2000 mm por año, un total de 119 especies de la Tribu Mesostenini, mientras que durante los 12 años pasados se ha obtenido en el Desierto Subandino del Noroeste, con 80-250 mm de lluvia por año, sólo 32 especies de esta tribu. En segundo término, si Ichneumonidae cruzan con dificultad zonas áridas, el efecto sobre ellos de grandes extensiones de agua es aún mayor. El sur de Florida en los Estados Unidos está separado por 150 km de agua de la isla de Cuba y ambas regiones gozan de un clima subtropical húmedo y benigno. No obstante, de las 39 especies de la Tribu Mesostenini actualmente conocidas de Florida, sólo 5 se hallan también en Cuba (Porter, 1975: 252).

Para poder interpretar la distribución de un grupo de organismos, tenemos que saber no sólo algo de su ecología y de las barreras naturales que actualmente impiden su distribución geográfica, sino también tenemos que recurrir a la evidencia palaeontológica, palaeoclimatológica, y geológica.

Los fósiles más antiguos de Ichneumonidae datan del Cretácico y los géneros modernos de esta familia parecen haber evolucionado durante el Cretácico Superior y el Terciario junto con otros grupos avanzados de insectos holometábolos, y especialmente con el Orden Lepidoptera, cuya diversificación ha coincidido con el origen y la radiación explosiva de las plantas angiospermas de que se alimentan.

Durante estos noventa o cien millones de años, el clima de América Latina ha sufrido muchos cambios. En el Cretácico y hasta más o menos la época Oligocena del Terciario gran parte del Hemisferio Occidental evidentemente experimentaba un clima húmedo de tipo subtropical o tropical. Las zonas subtropicales evidentemente estaban desplazadas más hacia el norte y el sur con respecto a la posición que ahora ocupan. Según Raven (1963: 165), "antes del Oligoceno la Geoflora Neotropical-Terciaria latifolia y perennifolia se extendía desde el sur de Alaska y, posiblemente Nueva Escocia, hasta la Patagonia". En la segunda mitad del Terciario, sin embargo, el clima empezó a tornarse paulatinamente más seco y en Norteamérica, por ejemplo, la Geoflora Madro-Terciaria, un conjunto florístico micrófilo y esclerófilo, "antes del fin del Oligoceno probablemente ya había ocupado gran parte del suroeste de los Estados Unidos y el norte de Méjico" (Axelrod, 1958: 434). La sequía se acentuaba hacia el Plioceno y al mismo tiempo las temperaturas en muchas partes empezaban a bajar, dando comienzo a las glaciaciones que llegaron a su máxima extensión en el Pleistoceno. Durante el Pleistoceno hubo cuatro máximas glaciales muy frías separadas por épocas interglaciales más calurosas. En muchos lugares, las máximas glaciales coincidieron con períodos de precipitación relativamente elevada y las mínimas con épocas áridas o semiáridas. Así fue en Norteamérica y en ciertas partes de Sudamérica también. Por ejemplo, según Bartlett y Barghoorn (1973: 205) "las temperaturas anuales promedio en los Andes superiores tendrían que haber sido 8 grados C. más frías que las de hoy durante la parte más

severa de la última glaciación... y períodos glaciales en los Andes fueron tiempos de precipitación aumentada". En otras regiones de Sudamérica, sin embargo, el clima se volvió más seco durante las máximas glaciales y, según Bigarella y Andrade (1965: 449) gran parte del este de Brasil fue semiárida durante las glaciaciones pleistocénicas, mientras que en la presente época interglacial la mitad austral de esta región recibe 1.500-4.000 mm de lluvia por año y es ocupada por selvas pluviales exuberantes.

Obviamente, los cambios climáticos de la última mitad del Terciario y, sobre todo, del Pleistoceno han sido el factor predominante en la evolución del inmenso conjunto de 20.000 especies de Ichneumonidae que ahora encontramos en América Latina. Podemos sospechar que los fines del Cretácico y la primera parte del Terciario, con sus condiciones más uniformes y benignas que las actuales y con su selvática Geoflora Neotropical-terciaria que se extendía desde Canadá hasta Patagonia, fue un período de amplia dispersión para los antecesores de la ichneumofauna actual mas a la vez un período de relativamente poca especiación debido a la escasez de barreras naturales entre poblaciones. En cambio, la creciente aridez post-oligocénica y las glaciaciones pleistocénicas causaron la casi infinita fragmentación de los ambientes selváticos preferidos por Ichneumonidae. Durante los períodos secos, las selvas estuvieron restringidas a refugios húmedos aislados y en los períodos lluviosos se extendieron mucho pero nunca alcanzaron de nuevo una distribución tan amplia como la que tuvieron en el Terciario. Los efectos de la alternancia de épocas frías y calurosas también tienen que haber sido importantes aunque no tan uniformemente dramáticos, como los de la sequía. Las Ichneumonidae, e inclusive los géneros tropicales, aguantan bien temperaturas relativamente bajas, como lo demuestra la impresionante fauna neotropical que ahora existe en la Provincia Argentina de Misiones donde caen algunas heladas todos los inviernos y a veces nieva. En las regiones montañosas, sin embargo, el frío de las máximas glaciales tiene que

haber creado muchas barreras infranqueables. En los Andes, por ejemplo, la nieve aumentada y la expansión de los glaciares, seguramente hicieron inhabitables todo el altiplano, muchos de los valles interandinos, y, tal vez, las laderas orientales y occidentales de la cordillera por encima de los 1.500 o 2.000 m. Por esta causa, la fauna selvática actual de la Costa Pacífica de Colombia y Ecuador es parcialmente distinta al nivel específico, si no genérico, de la que existe en las selvas amazónicas occidentales de dichos países y en los Andes del Perú *Trachysphyrus* y otros géneros adaptados al frío de las grandes alturas tienen algunas especies endémicas en la parte occidental de la puna y prepuna, que coexisten allí con otras especies taxonómicamente muy vecinas, cuya distribución ahora abarca principalmente el altiplano central pero las cuales evidentemente son descendientes de poblaciones que fueron desplazadas hacia el este durante la última máxima glacial. De este modo, los cambios climáticos del Pleistoceno y de la última parte del Terciario, impuestos sobre la vasta extensión y variada topografía de América Latina, crearon condiciones favorables para la especiación geográfica y promovieron el origen de una fauna de Ichneumonidae que es mucho más grande y más diversificada, que la de cualquier otra región del mundo.

Junto con los acontecimientos climáticos mencionados arriba, la geología y geografía de América Latina también experimentaron muchos cambios.

Durante el Terciario, las montañas del oeste de América alcanzaron su altura y extensión actual. Raven (1963: 156-165) afirma que los Andes llegaron a su máxima elevación durante la última parte del Plioceno y principios del Pleistoceno, mientras que "la semejanza entre las floras eocénicas de los dos lados de los Andes en Chile y Patagonia demuestra que la cordillera entonces todavía no existía" en aquella región (1963: 165). Sin embargo, la orogenia parece haber empezado en algunas partes durante el Cretácico o principios del Terciario, ya que Raven y Axelrod (1975:

422-423) hablan de "un período de levantamiento general hacia el fin del Cretácico" con el cual "el norte de América Central y los Andes septentrionales empezaron a acercarse a su configuración moderna" y Hershkovitz (1973: 346) cree que ciertos mamíferos se aprovecharon de la vía de dispersión que "durante el Terciario" ofrecieron los Andes nacies para llegar, por un lado, "hasta el sur de Patagonia" y, por otro, hasta "las montañas costeras de Brasil". De todos modos, las Montañas Rocosas de Norteamérica, las Sierras Madre de Mesoamérica, y los Andes de Sudamérica han desempeñado un gran papel en la evolución de la ichneumonofauna latino-americana. Han constituido una barrera física. Su interacción con el clima fluctuante repetidas veces ha creado y deshecho glaciares, desiertos y selvas, contribuyendo así a la contracción o la ampliación de las áreas geográficas de muchas especies. Además, a medida que iban elevándose, estas cordilleras han servido como una vía cada vez más adecuada para la dispersión a través de los trópicos de especies adaptadas a climas templados o fríos y de este modo grupos holárticos, como la Subfamilia Diplazontinae (Dasch, 1964: 1) han penetrado en Sudamérica hasta Tierra del Fuego y géneros Neantárticos como *Dotocryptus* (Porter, 1971: 217-219) han podido subir hasta Ecuador.

Uno de los resultados de la orogenia del Terciario fue el establecimiento de una conexión terrestre entre Sudamérica y América Central a través del Istmo de Panamá. Según Raven y Axelrod (1975: 422-423), el puente terrestre fue cerrado "hace 5,7 millones de años" o sea en el Plioceno y antes del Plioceno el intercambio de plantas y animales entre América Central y Sudamérica "tendría que haberse realizado a través de islas volcánicas, cuyo número aumentaba durante el Terciario". Halffter (1974: 240), sin embargo, cree que el primer verdadero puente terrestre fue establecido entre Centro y Sudamérica "en el Paleoceno" pero que dicho contacto estuvo roto desde el Eoceno hasta el Plioceno, cuando apareció el puente centro-americano y por lo tanto las posibilidades de intercambios faunísticos

pre-pliocénicos entre Norte y Sudamérica". Hershkovitz (1972: 342-343) también, citando al geólogo Nygren (1950:1998) y basándose también en sus propios estudios sobre mamíferos neotropicales recientes, considera que las distancias entre las islas del Archipiélago Centroamericano eran mínimas (o bien no existían) durante gran parte del Terciario, de modo que animales terrestres pudieron haberse desplazado con facilidad por toda esta zona desde el Cretácico Superior hasta mediados del Eoceno, durante parte del Oligoceno, y desde el Mioceno hasta el presente. Aunque las opiniones de Hershkovitz y de Halffter son menos tradicionales, podemos insistir en que la distribución de los Ichneumonidae neotropicales las apoya plenamente. La fauna mesoamericana de Ichneumonidae al nivel genérico es una extensión masiva de la sudamericana. Mesoamérica tiene miles de especies endémicas pero muy pocos géneros nativos. Es más, la diversidad ecológica de las Ichneumonidae neotropicales mesoamericanas (en selvas y bosques húmedos desde el nivel del mar hasta 2.000 o 3.000 m de altura y por ende en climas tropicales hasta templados) indica una larga historia en el subcontinente. Si América Central y Sudamérica hubiesen estado separadas por barreras acuáticas sustanciales durante casi todo el Terciario, probablemente habrían evolucionado entre las Ichneumonidae dos faunas neotropicales distintas, una sudamericana y la otra mesoamericana, y hoy en día, después de sólo 5 ó 6 millones de años de contacto, todavía estaríamos viendo géneros obviamente sudamericanos en el proceso de emigrar hacia el norte y elementos centroamericanos desplazándose hacia el sur. Ya que no detectamos ninguna gran disyunción de este tipo, es más razonable suponer que el contacto entre las faunas neotropicales meso y sudamericanas haya quedado establecido desde principios del Terciario, facilitando así el intercambio libre entre las dos y su evolución como una sola unidad.

Otra conexión terrestre intercontinental de posible importancia en el origen y la evolu-

ción de la fauna latino-americana de Ichneumonidae es el Puente Bering que, según muchos autores (Ross, 1973, Darlington, 1957), ha unido el noroeste de Norteamérica con el noreste de Asia en forma más o menos ininterrumpida desde principios del Terciario. Este puente ha desempeñado un gran papel en la dispersión de la fauna holártica, algunos de cuyos elementos, como ya hemos referido, han llegado también a Sudamérica siguiendo las Montañas Rocosas, las Sierras Madre, y los Andes. Es posible además, que el Puente Bering, durante períodos climáticamente más benignos del Terciario, cuando la Geoflora Neotropical-Terciaria se extendía hasta Alaska, haya facilitado la entrada en América de un número de géneros paleotropicales. Estos habrían alcanzado al principio una distribución amplia en toda América y luego, con la aridez de la última mitad del Terciario y las glaciaciones pleistocénicas, se habrían retirado hacia el sur, abandonando las partes templadas de ambos hemisferios y convirtiéndose en elementos pantropicales. Entre Ichneumonidae, podemos mencionar a *Baltazaria*, *Epelaspis*, *Lusius*, *Platymystax* y *Xanthopimpla* como posibles ejemplos de este tipo de distribución.

Además de los relativamente bien documentados puentes intercontinentales terciarios mencionados arriba, tenemos que citar finalmente a dos posibles viejas conexiones terrestres, que podrían haber influido en el origen de los elementos más antiguos de la fauna latino-americana de Ichneumonidae.

Según Halffter (1974: 235), "después de mediados del Jurásico hasta el fin del Cretácico y, muy posiblemente hasta más tarde, existía cierta conexión que ha permitido el intercambio faunístico entre Sudamérica, la Antártida, Nueva Zelanda y Australia". Raven y Axelrod (1975: 422) afirman que la relación persistió hasta la primera parte del Oligoceno. Esta conexión podría explicar la distribución actual de numerosos animales y plantas del sur de Sudamérica (principal pero no exclusivamente restringidos a Chile y la Argentina), cuyos parientes más cercanos se

hallan en la Región Australiana, tales como los árboles del género *Nothofagus*, e insectos como la Subfamilia Neopetaliinae (Odonata, Aeshnidae), la Familia Eustheniidae (Plecoptera), la Familia Peloridiidae (Hemiptera), el género *Archichauliodes* (Megaloptera, Corydalidae), la subfamilia Migadopinae (Coleoptera, Carabidae), la Subfamilia Hyptiogastrinae (Hymenoptera, Gasteruptiidae), y la Familia Thynnidae (Hymenoptera). En cuanto a Ichneumonidae, sin embargo, se puede mencionar pocos ejemplos de posibles relaciones paleoantárticas, siendo los casos de *Labium* y *Labena* los más interesantes en este sentido. Esto se debe, tal vez, en parte al estado muy deficiente de nuestros conocimientos de la fauna Australiana y en parte al hecho de que las Ichneumonidae parecen ser una familia relativamente moderna, en cuya evolución los principales acontecimientos ocurrieron quizás en tiempos posteriores a la separación definitiva de Australia, la Antártida y el sur de Sudamérica.

Finalmente, la segunda de las posibles antiguas conexiones terrestres a que hemos de referirnos es la relación entre Sudamérica y África. Según Raven y Axelrod (1975), estos dos continentes estuvieron unidos en un supercontinente, la "Gondwana Occidental", hasta más o menos hace 90 millones de años, cuando empezaron a separarse mediante deriva continental. La deriva, al principio, iba muy lentamente, de modo que a fines del Cretácico todavía hubo entre Sudamérica y África no más que 600 km de océano con numerosas islas. Para muchos grupos de plantas y animales, dicho supercontinente "constituyó un centro de evolución de la misma magnitud que el centro formado actualmente por Eurasia más América del Norte" (Raven y Axelrod, 1975: 427). Después del Cretácico, la separación entre Sudamérica y África producida por deriva continental permitió la evolución independiente, a partir de un solo origen, de dos grandes faunas y floras tropicales, un conjunto neotropical aislado en Sudamérica y otro palaeotropical, relativamente uniforme, que se ha extendido

a través de los actualmente asociados continentes africano y asiático. Tratándose de acontecimientos geológicos tan remotos, es difícil, como en el caso de la conexión Sudamérica-Antártida-Australia, opinar qué papel la vieja unión de África y Sudamérica podría haber desempeñado en la evolución de una familia moderna como las Ichneumonidae, cuyos fósiles más antiguos datan justo del Cretácico. Sin embargo, hay grupos de Ichneumonidae sumamente grandes y diversificados, como las Tribus Mesostenini y Joppini, cuyas faunas neotropicales y palaeotropicales son relativamente semejantes, aunque muy pocos de los géneros palaeotropicales actualmente están representados en América Latina y ninguno de los géneros neotropicales ha sobrepasado los límites de América. Esta impresionante disyunción entre las faunas tropicales del nuevo y viejo mundo impuesta a un parentesco nítido pero obviamente lejano, hace pensar que la separación de dichas faunas podría datar del Cretácico y deberse al fenómeno de deriva continental entre Sudamérica y África, aunque es quizás igualmente posible que los antecesores de ambas faunas habitaran todo el mundo durante la climáticamente benigna primera mitad del Terciario, para luego desaparecer casi por completo del Holártico con las glaciaciones pleistocénicas.

COMPOSICION ZOOGEOGRAFICA ACTUAL DE LA FAUNA LATINOAMERICANA DE ICHNEUMONIDAE.

Reconocemos actualmente 355 géneros entre las aproximadamente 20.000 especies de Ichneumonidae latinoamericanas. Considerados desde el punto de vista zoogeográfico, estos géneros pueden ser divididos en seis categorías: la Neotropical, la Neantártica, la Chaqueña, la Sonorense, la Holártica, y la Cosmopolita.

I. GENEROS NEOTROPICALES

1. Generalidades

Denominamos neotropicales a aquellos 174 géneros, cuyos centros de abundancia y

diversidad están en las partes subtropicales y tropicales húmedas de América y principalmente de Sudamérica. La mayoría tiene una distribución geográfica muy amplia, pero ninguno se extiende fuera del Hemisferio Occidental.

El grueso del complejo neotropical consiste en 116 géneros uniformemente distribuidos desde México o América Central hasta Brasil o el Norte Argentino e incluye los icneumonídeos más conspicuos de las selvas húmedas, tales como *Zonopimpla*, *Epirhyssa*, *Apechoneura*, *Cryptanura*, *Polycyrtus*, *Diapetimorpha*, *Lyneon*, *Nonnus*, *Joppa*, y *Carinodes*. Algunos de estos géneros cuentan con más que cien especies y *Polycyrtus*, con un total estimado de alrededor de quinientas especies, es uno de los géneros más grandes de insectos. También, es llamativo que 56 de estos 116 géneros de amplia área geográfica llegan hasta los Estados Unidos, donde 45 alcanzan la costa atlántica del país.

En cuanto a los géneros de menor área geográfica, 45 están restringidos a Sudamérica al sur del ecuador y 13 al norte de la Neotropis en México, América Central, Venezuela, y la costa pacífica de Colombia, Ecuador y Perú.

Los datos arriba proporcionados demuestran que las partes selváticas de Sudamérica constituyen el centro principal de evolución para los Ichneumonidae neotropicales pero que la mayor parte de esta fauna indudablemente vieja se extiende muy hacia el norte, de modo que Mesoamérica también tiene una fauna neotropical, que por su riqueza y variedad de especies endémicas ha de ser bastante antigua.

Una de las características más llamativas de la fauna neotropical es que falta casi por completo en la Región Neantártica del sur de Sudamérica, o sea en la Argentina por debajo de 35 grados de latitud y en Chile al sur de la provincia de Tarapacá. Sólo siete géneros neotropicales, *Calliephialtes*, *Zonopimpla*, *Hemicallidiotes*, *Deleboea*, *Coelorhacis*, *Carinodes*, y *Diacantharius* pueden ser citados de esta región en base de la literatura y de las colecciones examinadas por el autor. Las selvas sub-

tropicales del Norte Argentino, en contraste, tienen 114 géneros neotropicales, de modo que es drásticamente fuerte la disyunción faunística entre la Argentina septentrional y la región austral del mismo país. En realidad, los icneumonídeos de las selvas argentinas son mucho más parecidos a los del sudeste de Norteamérica que a los de la zona Neantártica, ya que 37 de los géneros neotropicales representados en el norte de la Argentina también alcanzan por lo menos Georgia o Florida en los Estados Unidos.

Esta asombrosa discontinuidad puede ser explicada parcialmente por el clima y la geografía actuales del sur de Sudamérica. Al norte de la Región Neantártica, el Desierto Costero de Perú y de las provincias septentrionales de Chile impide la extensión hacia el sur de elementos neotropicales. Al este, los Andes constituyen al intercambio de Ichneumonidae una barrera casi infranqueable, salvo en el sur debajo de 35 o 40 grados, donde son mucho menos altos, pero aquí el frío y seco Desierto Patagónico excluye la entrada desde el nordeste de especies neotropicales. De esta forma, podemos entender fácilmente, por qué muy poco de la fauna neotropical actual está representado en la Neantártida. Es más difícil explicar, sin embargo, por qué numerosos géneros neotropicales no hayan sobrevivido en la Neantártica desde los tiempos Terciarios, cuando el clima era más benigno y las selvas subtropicales Neotropical-Terciarias llegaron a esta región (Raven, 1963: 165). Ya que 40 de dichos géneros persistieron en el este de los Estados Unidos con sus inviernos rigurosos, tenemos que preguntarnos, por qué un número semejante no perduró en los bosques templados y húmedos de la Neantártida. Halffter (1974: 236) opina que, "las diferencias que uno encuentra, después del Mesozoico, entre la fauna patagónica y la guayano-brasileña indican no sólo sus diferentes afinidades: palaeantárticas y con Africa respectivamente, sino también sugieren la existencia de una barrera que haya impedido el libre intercambio faunístico... Sin esa barrera, actualmente climática y en el pasado tal vez climático-geográfica, la fusión de los dos grandes grupos

antiguos de la fauna 'neotropical' hubiera sido más completa". Indudablemente, si pudiésemos comprobar la existencia desde el Terciario hasta los tiempos modernos de una barrera entre la Región Neantártica y el resto de Sudamérica, esto explicaría la composición actual de la fauna neantártica. Sin embargo, muchos autores insisten en que por lo menos la primera mitad del Terciario ofrecía condiciones más o menos adecuadas para la penetración profunda en la zona patagónica de animales y plantas neotropicales selváticos. Según Patterson y Pascual, por ejemplo, (1973: 251) "los mamíferos del sur de Patagonia hasta el Mioceno, sugieren un clima suficientemente benigno como para permitir que animales ahora principalmente tropicales, como erethizontidos, echimyidos, dasyproctidos, osos hormigueros, y monos florecieran allí. Los Mollusca de Patagonia están de acuerdo con este punto de vista." Sin embargo, Solbrig (1976: 36-37) proporciona datos tendientes a demostrar que la flora de "las latitudes intermedias" del sur de Sudamérica consistía, a comienzos del Terciario, no sólo de selvas pluviales, sino en parte también de "bosques caducifolios o semicaducifolios con ciertas adaptaciones xerofíticas". Este tipo de ambiente habría constituido, sin embargo, no más que una barrera parcial a la dispersión de Ichneumonidae neotropicales, muchos de cuyos géneros están bien representados actualmente en zonas semiáridas, como el Chaco. La evidencia dada arriba nos obliga, pues, a considerar la posibilidad de que abundantes icneumonídeos neotropicales podrían haber llegado a la Neantártida durante el Terciario para ser exterminados luego por las glaciaciones del Pleistoceno. Seguramente, el efecto de dichas glaciaciones tiene que haber sido más severo en la región austral montañosa, que en cualquier otra parte de Sudamérica. Según Solbrig (1976: 41), "durante el último acontecimiento glacial, el 'Würm', que parece haber sido la glaciación más drástica en América del Sur, el hielo se extendió en Patagonia desde la costa pacífica hasta más o menos 100 km o más al este de la cordillera de montañas altas, y el clima patagónico fue el de una estepa ártica con inviernos

sumamente fríos. Durante aquellos períodos, todos los elementos subtropicales existentes allí desaparecieron y fueron reemplazados por la flora, adaptada al frío y de origen andino, cuyos descendientes constituyen la flora patagónica de hoy." Además, podemos observar un fenómeno semejante en Norteamérica, donde 45 géneros neotropicales de Ichneumonidae están en el este y sudeste de Estados Unidos, mientras que sólo 7 se hallan en California y otros estados montañosos de la costa pacífica. En ambos casos, la sequía y la orogenia de la última mitad del Terciario y las múltiples crisis climáticas del Pleistoceno parecen haber diezmado una fauna originalmente diversificada de géneros neotropicales.

2. Principales Centros de Evolución de la Fauna Neotropical de Ichneumonidae.

Aunque podemos encontrar desde México hasta Brasil, en cualquier lugar más bajo que 2.000 m con un poco de bosque o selva húmeda, una buena cantidad de Ichneumonidae neotropicales, hay tres áreas geográficas que por el número y variedad de géneros y especies que las habitan, se destacan como centros que seguramente han desempeñado papeles especialmente importantes en la evolución de la fauna neotropical. Estos centros son (1) el Sudeste de Brasil, (2) la Zona Andina Tropical y Subtropical, y (3) la Región Mesoamericana. Si analizamos casi cualquier género neotropical de amplia distribución, vemos que las especies están concentradas en esas tres zonas. Por ejemplo, el género *Epirhyssa* (Porter, 1977) se extiende desde el sur de Arizona y Cuba hasta el Norte Argentino y el sudeste de Brasil y tiene 38 especies, de las cuales 13 (12 endémicas) se hallan en la Región Brasileña Sudoriental, 9 (8 endémicas) al borde de la Cuenca Amazónica en las bajas precordilleras andinas desde Colombia hasta Bolivia, y 10 (9 endémicas) en la Región Mesoamericana (Mapas 1, 2). Conviene, entonces, examinar más detalladamente los factores ecológicos y físicos que podrían haber determinado la trascendencia de estas tres

áreas como centros de evolución para las Ichneumonidae neotropicales.

a. La Región Brasileña.

Abarca esta zona los distritos biogeográficos denominados por Cabrera y Willink (1973: fig. 2, p. 34) Provincia Paranense y Provincia Atlántica e incluye así mucho del sur de Brasil entre 28 y 20 grados de latitud, el este de Paraguay, Misiones y el este de Corrientes en la Argentina, y una angosta faja que se extiende hacia el norte por la costa atlántica de Brasil donde termina en el estado de Paraíba. Gran parte de esta área actualmente contiene selvas pluviales exuberantes pero la zona está completamente rodeada de comunidades más o menos xerófilas: la Pampa y el Espinal hacia el sur y suroeste, el Chaco en el oeste, y el Cerrado y la Caatinga hacia el noroeste y norte. Durante parte del Terciario y en períodos más húmedos del Pleistoceno, estas selvas probablemente estuvieron conectadas con la Selva Amazónica y, al sur de la Cuenca del Amazonas, directamente con las selvas de las laderas orientales de los Andes, pero el aislamiento que observamos hoy ha sido suficientemente largo y completo, como ya hemos visto en el caso de *Epirhyssa*, para permitir la evolución aquí de muchas especies endémicas. En realidad, esta región posiblemente tenga más especies de Ichneumonidae que cualquier otra parte de la América Latina. Podemos explicar la especiación masiva que ha ocurrido aquí, porque grandes, complejos y muy antiguos (pre-cámbricos) sistemas de montañas ocupan gran parte del área y porque las glaciaciones pleistocénicas produjeron en esta región un clima semiárido, restringiendo "condiciones tropicales y húmedas... a áreas más pequeñas donde la topografía era favorable para la lluvia" y que "sirvieron de refugios para flora y fauna" (Bigarella y Andrade, 1965: 449). Tales refugios, numerosos pero bien esparcidos en esta zona montañosa, permitieron la acumulación de diferencias genéticas entre las poblaciones aisladas de es-

pecies selváticas y, cuando las selvas se extendieron de nuevo y los contactos entre dichas poblaciones fueron reestablecidos, el aislamiento reproductivo en muchos casos fue confirmado. Aun en la época actual, cuando las selvas de la Región Brasileña son relativamente amplias, existen intercaladas entre ellas islas o fajas de comunidades más xerófilas. Según Cabrera y Willink (1973: 61), por ejemplo, "en muchas zonas de la Provincia Paranense, la selva deja lugar a sabanas de gramíneas con arbustos y arbolitos aislados" y "ocupa las partes más elevadas de las sierras del sudeste de Brasil... una flora riquísima... en familias arbustivas y herbáceas" que contiene muchos elementos endémicos "e incluso géneros comunes con el Dominio Andino-Patagónico." Para dar una idea concreta del tamaño de la fauna de esta región, agregamos algunos datos acerca de la gran Tribu Mesostenini. Conocemos actualmente 54 géneros neotropicales de Mesostenini (Tabla 1) y 41 de ellos han sido coleccionados en la Región Brasileña, de los cuales 5 parecen ser endémicos (*Trihopsis*, *Bicryptella*, *Golbachia*, *Trachyglutus*, y *Trypha*). Por lo que hace al nivel específico, sólo podemos hablar de la parte argentina de esta región (Corrientes y Misiones), donde en los últimos 12 años el autor y otros investigadores asociados al Instituto Miguel Lillo han obtenido 111 especies de Mesostenini neotropicales, de las cuales 85 no han sido registradas de otras partes de la Argentina. En cambio, la Selva Tucumano-Boliviana ubicada sobre las laderas orientales de los Andes de las provincias de Salta, Jujuy y Tucumán, que es la segunda región argentina más rica en Mesostenini, sólo tiene 67 especies neotropicales (21 posiblemente endémicas). De este modo, podemos apreciar, que los factores climáticos y geológicos que influyeron en la evolución de la fauna de la Región Brasileña han operado muy efectivamente al nivel específico, mientras que, a pesar de las múltiples disyunciones extrínsecas e intrínsecas impuestas por los períodos glaciales e interglaciales y otras causas, la continuidad entre las selvas del sudeste brasileño y las de

otras partes de América Latina nunca estuvo interrumpida por tiempo suficiente para permitir el origen de grandes complejos de géneros endémicos en ésta o en las otras regiones.

b. La Región Andina.

La Región Andina se extiende desde Catamarca y Tucumán en la Argentina hasta Ecuador, Colombia y Venezuela, y ocupa las laderas orientales de los Andes (y muchos valles interandinos) desde aproximadamente los 150 hasta los 2.000 m (Argentina) o aun los 3.500 metros (Colombia y Ecuador). La vegetación consiste en varios tipos de bosques y selvas muy húmedas: la selva pluvial amazónica modificada que ocupa el pie de la montaña y las precordilleras bajas en Bolivia, Perú, Ecuador y Colombia; las altas y frescas selvas nubladas con helechos arborescentes, conspicuas bromelias y orquídeas epífitas, y grandes árboles de las familias Myrtaceae y Lauraceae; y los bosques muy altos y fríos de *Podocarpus*, *Alnus* o *Polylepis*. Las barreras naturales, que actualmente impiden el intercambio de la fauna neotropical andina con la de otras regiones selváticas son menos fuertes y completas que las que determinan el aislamiento de la Región Brasileña. En el sudeste, y sobre todo en la Argentina, el Chaco semiárido forma un límite muy riguroso para la dispersión de Ichneumonidae andinos, pero en Bolivia al norte de Santa Cruz y en Perú, Ecuador y parte de Colombia, la Región Andina colinda hacia el este con la Cuenca del Amazonas y aquí muchas de las especies andinas penetran libremente en la Selva Amazónica, aunque para Ichneumonidae, como veremos más adelante, esta selva baja y pantanosa no es un ambiente ideal. Hacia el oeste, las altas cumbres andinas son totalmente infranqueables en Bolivia y Perú, pero en Ecuador y especialmente Colombia y Venezuela, los Andes son más bajos y la vegetación exuberante asciende hasta 3.500 m, de modo que aquí podría existir cierto intercambio entre Ichneumonidae de las selvas andinas orientales y de las selvas mesoamericanas del lado pacífico.

Otra vía de dispersión entre las selvas andinas y amazónicas y la selva mesoamericana es ofrecida por las zonas bajas de la costa del norte de Colombia y Venezuela pero el clima aquí es seco y la vegetación xerófila, de modo que el intercambio actual de icneumonidos por esta ruta tiene que ser reducido, aunque probablemente era mayor durante períodos pluviales del Pleistoceno.

La fauna andina es inmensa y comparable en variedad a la brasileña. De los 54 géneros neotropicales de Mesostenini (Tabla 1), 47 han sido citados de la Región Andina y seis (*Cyclaulus*, *Biconus*, *Diplohimas*, *Monothela*, *Cryptopteryx*, y *Acorystus*) parecen ser endémicos. Como ya hemos explicado, al comparar los Mesostenini de la Selva Misionera y la Selva Tucumano-Boliviana en la Argentina, la parte más austral de esta zona probablemente tiene menos especies neotropicales que la Región Brasileña. Respecto a las selvas andinas de latitudes tropicales, el número de especies seguramente es mayor aunque carecemos todavía de datos concretos acumulados por programas de recolección de largo plazo. Sin embargo, para dar un concepto de la posible magnitud de esta fauna, agregamos que el autor durante la semana del 9-15 de julio de 1974 coleccionó en la selva pluvial a 600 m cerca de Tingo María, Perú, 59 especies de Mesostenini neotropicales pertenecientes a 18 géneros (*Tricentrum*, *Cyclaulus*, *Baryceros*, *Cryptanura*, *Harpura*, *Acorystus*, *Bicristella*, *Polycyrtus*, *Glodianus*, *Diapetimorpha*, *Debilos*, *Latosculum*, *Lymeon*, *Rhinium*, *Trechorychus*, *Messatoporus*, *Dignonocryptus*, y *Agonocryptus*). Seguramente, una estadía de muchas semanas habría aumentado varias veces esta cifra.

c. La Región Mesoamericana.

La Región Mesoamericana incluye gran parte de México y América Central, además de las costas pacíficas y caribe y las laderas occidentales de los Andes en Colombia, Ecuador, y Venezuela. La fauna neotropical de esta zona

normalmente no asciende a mucho más que 2.000 m, salvo en las partes tropicales de Centroamérica y el norte de Sudamérica, donde puede alcanzar más que 3.000 m. La vegetación varía desde selvas pluviales hasta desiertos, pero la mayoría de las Ichneumonidae neotropicales mesoamericanas lógicamente están concentradas en las selvas lluviosas bajas y en las selvas nubladas, más o menos altas, ambas de las cuales se parecen muchísimo a las de Sudamérica salvo que, especialmente al norte de Guatemala, empezamos a encontrar en las selvas nubladas muchos géneros de árboles holárticos o neárticos, tales como *Acer*, *Carya*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Pinus*, *Quercus*, y *Taxodium*, aunque los icneumonídeos que vuelan bajo estos árboles norteamericanos pertenecen casi exclusivamente a géneros neotropicales. Las barreras naturales que ahora definen la Región Mesoamericana son: hacia el norte el creciente frío de los inviernos y la aridez del suroeste de los Estados Unidos y, hacia el sur, como ya hemos mencionado, la Cordillera de los Andes y las zonas áridas de la costa caribe de Colombia y Venezuela. Intrínsecamente, la región es dominada por sistemas de montañas escarpadas, de modo que las zonas selváticas en el interior están muy esparcidas entre desiertos o bosques fríos de montaña, aunque se extienden en forma más continua por las llanuras costeras occidental y oriental. El efecto de las glaciaciones pleistocénicas sobre esta topografía variada y alta tiene que haber sido el factor principal en la evolución de los icneumonídeos mesoamericanos modernos.

Las Ichneumonidae neotropicales de esta región constituyen una fauna muy grande, aunque menos diversificada que la andina o la brasileña, y que al nivel genérico demuestra una continuidad casi total con la andina. Como ya hemos notado, solo 13 géneros de Ichneumonidae neotropicales están limitados a la Región Mesoamericana y sólo 4 de estos han sido citados exclusivamente de México y/o América Central (*Chiloplatys*, *Neleothismus*, *Corsuncus* y *Abzaria*). En la época actual, las especies y

los géneros centroamericanos tropicales se extienden libremente a través del Istmo de Panamá para ocupar toda la parte de Sudamérica al oeste de los Andes y al norte del Desierto Costero, que empieza en el sur de Ecuador.

Durante períodos pluviales del Pleistoceno y en el Terciario, sin embargo, las vías de contacto tienen que haber penetrado aún más profundamente en Sudamérica. Por ejemplo, en julio de 1975, el autor capturó en Samne cerca de Trujillo, Perú, varios ejemplares de *Eurydacus*, género antes conocido sólo de México. Samne está en el Desierto Costero a 1.500 m de altura pero tiene algunas quebradas muy húmedas en que persisten numerosos animales y plantas selváticos, que probablemente datan de un tiempo cuando llovía más y cuando las selvas nubladas occidentales de Ecuador se prolongaron hasta Perú.

En cuanto a los Mesostenini neotropicales de esta región, podemos citar 32 géneros (Tabla 1), de los cuales sólo *Chamula* (Louisiana y México hasta Venezuela) tal vez sea endémico. Las selvas tropicales de América Central y del noroeste de Sudamérica naturalmente tienen la representación más grande. Por ejemplo, durante agosto de 1963, el autor coleccionó cerca de Turrialba, Costa Rica, en selva pluvial a más o menos 1200 m, 16 géneros neotropicales de Mesostenini (*Whymperia*, *Lamprocryptidea*, *Baryceros*, *Cryptanura*, *Polycyrtus*, *Lamprocryptus*, *Glodianus*, *Diapetiomorpha*, *Loxopus*, *Mallochia*, *Lymeon*, *Rhinium*, *Melanocryptus*, *Messatoporus*, *Cestrus*, y *Digonocryptus*), un conjunto bien semejante al citado arriba de Tingo María, Perú. Al norte de 20 grados de latitud en México esta fauna empieza a disminuir pero aún en los estados fronterizos de Tamaulipas y Nuevo León los Mesostenini todavía son casi totalmente neotropicales y en lugares protegidos y húmedos pueden ser muy abundantes y variados. Por ejemplo, durante cuatro días en junio de 1974, el autor encontró en la Quebrada de Cola de Caballo cerca de Monterrey (Nuevo León) 15 especies y 9 géneros de Mesostenini neotropicales (*Glodianus*, *Lymeon*, *Rhinium*, *Toe-*

chorychus, *Cryptanura*, *Bicristella*, *Polycyrtus*, *Messatoporus*, y *Cestrus*). Cola de Caballo es una quebrada muy profunda y húmeda con bosques de *Acer*, *Carya*, *Juglans*, *Pinus*, *Platanus*, *Quercus*, y *Taxodium* y otros árboles principalmente holárticos o neárticos. En el Terciario, ambientes de este tipo han de haberse extendido uniformemente por todo el nordeste de México y el sudeste de Estados Unidos y podemos suponer que la fauna mesoamericana de Ichneumonidae los acompañó. En la época actual, sin embargo, los matorrales y desierto del norte de México y del suroeste de los Estados Unidos excluyen gran parte de las Ichneumonidae neotropicales.

3. Centros Secundarios de la Fauna Neotropical

a. La Cuenca Amazónica

La Cuenca Amazónica ha sido proclamada por muchos autores como el centro más importante de evolución para casi toda la fauna y flora neotropicales. No obstante, estas selvas bajas y pantanosas son relativamente pobres en Ichneumonidae y, en realidad, su fauna, casi exclusivamente neotropical, se deriva de las regiones andinas y brasileñas y contiene pocos endemismos. Por ejemplo, el género *Epirhyssa* con 13 especies brasileñas (12 endémicas) y 9 especies andinas (8 endémicas) cuenta con 8 especies amazónicas, de las cuales sólo 4 parecen ser endémicas (Porter, 1977). Del mismo modo, la Tribu Mesostenini que está representada por 41 géneros (5 endémicos) en la Región Brasileña y por 47 (6 endémicos) en la Región Andina tiene 23 géneros en la Cuenca Amazónica, de los cuales solamente *Polyphrix* parece endémico (Tabla 1).

Varios factores parecen explicar la pobreza de la fauna amazónica. (1) La topografía de la Cuenca es poco variada y la Región posee un clima tropical muy húmedo, que probablemente no varió mucho aún durante los

períodos más fríos del Pleistoceno. Por eso, han surgido en la Cuenca menos barreras naturales tendientes a promover la especiación geográfica que en otras partes de América Latina. (2) Como lo explica Hershkovitz (1972: 395-397), "el fenómeno más dramático de la Cuenca Amazónica es sus inundaciones anuales"... cuando... "mucho de la región tiene el aspecto de una vasta laguna con numerosísimas islas arboladas más o menos inundadas". Desde luego, que éste es un ambiente totalmente inepito para los muy numerosos icneumónidos que parasitan pupas de Lepidoptera escondidas en la hojarasca. (3) Aunque llueve mucho en el Amazonas, quizás no hay aquí suficiente agua disponible en la forma adecuada para satisfacer las necesidades de las Ichneumonidae. Townes (1971: 240-241) nos informa, que los icneumónidos adultos tienen que tomar agua todos los días y que su fuente principal es el rocío que se condensa sobre la vegetación forestal. "En algunas partes bajas de las zonas tropicales", explica Townes, "hay abundante lluvia y humedad alta pero, ya que las temperaturas no bajan mucho durante la noche, raras veces se forma rocío. A menos que la lluvia sea muy frecuente, icneumónidos no son especialmente abundantes en estos climas porque hay muchos días seguidos sin que se forme sobre el follaje agua para tomar."

De todos modos, la fauna amazónica de Ichneumonidae está empobrecida y se deriva de otras regiones adyacentes ecológicamente más favorables y geológicamente más antiguas y estables. Los datos proporcionados por la Familia Ichneumonidae están de acuerdo con la evidencia de otros organismos tan diversos como plantas angiospermas y mamíferos (Hershkovitz, 1973: 395-401) en el sentido de que confirman la naturaleza centripeta y secundaria de la fauna y flora amazónicas. En realidad, la Cuenca del Amazonas probablemente ha constituido una barrera a la dispersión de Ichneumonidae y de este modo fue un factor importante en la evolución del gran conjunto de especies endémicas que habita la Región Brasileña.

b. El Este de Norteamérica.

El este de los Estados Unidos en general posee un clima templado con inviernos rigurosos y tiene una flora mayormente compuesta de bosques húmedos caducifolios o, en algunas partes, de bosques aciculifolios. Sólo hacia el sur, en Georgia, Florida y en la llanura costera del Golfo de México, encontramos climas relativamente cálidos y algunos bosques perennifolios subtropicales. La fauna y flora de esta región son principalmente holárticas pero con una mezcla sorprendentemente fuerte de elementos neotropicales, muchos de los cuales se extienden hasta más o menos 40 grados de latitud. Por ejemplo, según Slater (1974: 153) 33% de los géneros de Hemiptera (Heteroptera) que se hallan en en estado de Connecticut son de afinidades neotropicales. Con respecto a los Ichneumonidae, existe una situación semejante. Como se puede apreciar de la lista dada a continuación, existen 45 géneros neotropicales en el este de los Estados Unidos, de los cuales 40 (designados con asterisco) alcanzan por lo menos la latitud de Maryland:

<i>Calliephialtes*</i>	<i>Diradops*</i>
<i>Acrotaphus*</i>	<i>Mniões*</i>
<i>Campothreptus*</i>	<i>Isomeris*</i>
<i>Grotea*</i>	<i>Nanium*</i>
<i>Cormobius*</i>	<i>Physotarsus</i>
<i>Oxytaenia*</i>	<i>Cymodusopsis*</i>
<i>Camera</i>	<i>Campoctonus*</i>
<i>Baryceros*</i>	<i>Microcharops*</i>
<i>Cryptanura*</i>	<i>Xiphosomella*</i>
<i>Polycyrtus*</i>	<i>Eiphosoma*</i>
<i>Diapetimorpha*</i>	<i>Neleothymus</i>
<i>Lymeon*</i>	<i>Stethantyx*</i>
<i>Mallochia*</i>	<i>Thyreodon*</i>
<i>Acerastes*</i>	<i>Leurus*</i>
<i>Polycyrtidea</i>	<i>Neogreeneia*</i>
<i>Pachysomoides*</i>	<i>Neogreeneia*</i>
<i>Messatoporus*</i>	<i>Ophiopterus*</i>
<i>Agonocryptus*</i>	<i>Ophonellus*</i>
<i>Toxophoroides*</i>	<i>Lobaegis*</i>
<i>Sphelodon*</i>	<i>Plagiotrypes*</i>

*Carinodes**Limonethe***Trogomorpha***Hemihoplís***Ambloplísus***Tricyphus**

Analizando más detalladamente los géneros que componen esta lista, podemos llegar a una serie de conclusiones importantes acerca del elemento neotropical, que habita el este de los Estados Unidos.

(1) No se trata de una fauna joven o marginal. Como ya hemos observado, de los 45 géneros, 40 penetran profundamente hacia el norte, floreciendo en lugares con inviernos largos y helados, caracterizados por abundante nieve. Esto pareciera significar un largo proceso de adaptación, ya que se trata de géneros cuyos actuales centros de diversidad están en regiones subtropicales y tropicales y que casi seguramente se originaron en zonas del mismo tipo.

(2) Ninguno de estos géneros es endémico del este de los Estados Unidos y todos tienen una distribución muy amplia. *Neleothymus* se extiende solo hasta Nicaragua pero los demás alcanzan el norte de la Argentina y/o el sur de Brasil. Obviamente, muchos de los mismos géneros neotropicales euriplásticos han podido adaptarse a condiciones con inviernos relativamente fríos en las partes extratropicales de ambos hemisferios del Nuevo Mundo.

(3) A pesar de su variedad genérica, el elemento norteamericano-oriental al nivel específico, es bastante pobre. Algunos de los géneros tienen una sola especie y *Diapetimorpha*, con 8 especies, es el más grande. En cambio, muchos de los mismos géneros cuentan con inmensas faunas meso y sudamericanas. *Polycyrtus*, por ejemplo, con una especie en el este de los Estados Unidos, tiene probablemente más que 500 en la región comprendida entre México y la Argentina.

(4) La mayoría de las especies de géneros neotropicales que se encuentran en el este de los Estados Unidos parece ser endémica.

En el estado de Florida hay 21 especies de Mesostenini neotropicales (Porter, 1975). *Lyneon bicinctus* está exclusivamente en el sur de Florida y en Cuba. *Pachysomoides fulvus* se halla en todos los Estados Unidos, en Cuba, y en México. *Pachysomoides stupidus* se extiende desde Carolina del Norte hasta Brasil. *Acerastes pertinax* se encuentra desde Maryland hasta Brasil. *Diapetimorpha macula* ha sido citada desde Maryland hasta el estado mejicano de Veracruz. *Baryceros texanus*, *Mallochia agenioides*, *Diapetimorpha introita*, *Lyneon cinctiventris*, *L. orbum*, *Polycyrtus neglectus*, y *Agonocryptus discoidealoides* habitan gran parte del este de los Estados Unidos y alcanzan en forma más o menos disyuntiva el Río Grande en el Extremo sur de Tejas o bien penetran en los estados fronterizos de México. *Baryceros audax*, *Mallochia laevis*, *Polycyrtus floridana*, *Diapetimorpha brunnea*, *D. picta*, *D. rufigaster*, *Cryptanura banchiformis* y *Messatoporus compressicornis* están restringidos al este o sudeste de los Estados Unidos y, finalmente, *Messatoporus rufiventris* se encuentra en todos los Estados Unidos y el sur de Canadá. Podemos apreciar, entonces, que este complejo demuestra muy pocas relaciones con la fauna de las Antillas o con la de las partes tropicales de Mesoamérica o Sudamérica. La mayoría de sus especies o están restringidas a los bosques húmedos del este de Norteamérica (8 especies) o están compartidas sólo con el norte de México (7 especies), donde aparecen también algunos bosques templados con muchos árboles idénticos o semejantes a los del sudeste de los Estados Unidos (Graham, 1973: 301-314).

De este modo, hemos visto que la fauna neotropical del este de los Estados Unidos al nivel genérico demuestra una continuidad total con la de las partes más tropicales de América, mientras que sus especies mayormente son diferentes de las que se hallan en Meso o Sudamérica. El origen y la evolución de esta fauna pueden ser atribuidos a acontecimientos climáticos

del Terciario y del Pleistoceno, según el siguiente esquema:

(1) Hasta el Oligoceno, probablemente, existía junto con la Geoflora Neotropical-Terciaria un gran complejo norteamericano de Ichneumonidae neotropicales distribuido por todo el continente al sur de 40 grados y adaptado a un clima subtropical y relativamente húmedo. El intercambio entre esta fauna y las de Meso y Sudamérica evidentemente era más o menos libre, ya que América al norte de Panamá tiene poquísimos géneros endémicos de Ichneumonidae neotropicales.

(2) Después del Oligoceno, el clima del oeste de Norteamérica se puso más frío y seco y también en aquella región hubo gran actividad orogénica. Debido a esos cambios climáticos y geológicos, muchas plantas y animales adaptados a condiciones subtropicales y aún templadas, e incluyendo casi todo el elemento neotropical, desaparecieron del oeste de los Estados Unidos. Como ya hemos dicho, solo siete géneros de Ichneumonidae neotropicales (*Calliophialtes*, *Anastelgis*, *Scambus* (*Erythroscambus*), *Grotea*, *Pachysomoides*, *Messatoporus*, y *Toxophoroides*) están actualmente en California y los otros estados de la costa pacífica. Evidentemente, gran parte de esta fauna fue empujada hacia el sur en México y en realidad la orogenia creó vías de dispersión tan altas que permitieron durante el Mioceno Intermedio la llegada a Chiapas en el sur de México de toda una serie de árboles templados, como *Abies*, *Picea*, *Alnus*, *Celtis*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Myrica*, *Populus*, y *Ulmus* (Graham, 1973: 301). Mientras tanto, el clima del este de Norteamérica se mantuvo relativamente benigno y la Geoflora Neotropical-Terciaria, con sus ichneumonídeos neotropicales, persistió allí.

(3) Con el Pleistoceno, el frío realmente drástico de los períodos glaciales empujó hacia el sur también la fauna neotropical del este de Norteamérica. Parte de dicha fauna pudo refugiarse en el sudeste pero aquí la mayoría de

sus especies tienen que haber sido exterminadas por el frío ya que aún a la latitud de Florida central el clima se tornó templado durante las glaciaciones más severas (Udvardy, 1969: 322; Spencer and Stegmaier, 1973: 10). Otra parte de la fauna neotropical norteamericana del este pudo seguir la llanura costera del Golfo y entrar en México. En este país, durante las épocas más frías, tal vez no pudo pasar más al sur que el centro del estado de Veracruz (20 grados de latitud) donde la llanura costera es muy angosta, debido a una barrera transversal de altas montañas que casi alcanza el Golfo.

(4) Durante los períodos interglaciales, cuando el clima subtropical retornó al norte de México y al sudeste de los Estados Unidos, los icneumonídeos neotropicales refugiados en esas zonas nuevamente pudieron ampliar sus áreas geográficas. En el este de Norteamérica, la mayoría del elemento neotropical, ahora muy diezmado y ya plenamente adaptado a climas templados, se extendió casi hasta el sur de Canadá, de acuerdo con la expansión del Bosque Templado Caducifolio. La dispersión hacia el oeste y suroeste, sin embargo, fue impedida por las comunidades xerófilas (matorrales, estepas arbustivas, praderas y sabanas) que después de las glaciaciones llegaron a ocupar la parte central de Norteamérica y el nordeste de México, ya que en muchas regiones como éstas, templadas y subtropicales, las épocas interglaciales también fueron épocas de sequía. De este modo, los icneumonídeos neotropicales que actualmente habitan el este de los Estados Unidos forman un conjunto que ha evolucionado aparte del resto de la fauna neotropical por lo menos desde el comienzo del Pleistoceno y que, a partir de distintos refugios glaciales, ha producido algunas especies propias. Como lo afirman varios autores (Graham, 1973: 310; Martin, 1957: 87), la relación que observamos entre los bosques húmedos de montaña del norte de México y los bosques húmedos del sudeste de los Estados Unidos, tiene que datar del Terciario y no

de uno de los períodos interglaciales pleistocénicos. En los interglaciales, la llanura costera del sur de Texas y de México adyacente siempre estuvo invadida por vegetación semiárida. Así, gran parte de la fauna neotropical original del este de Norteamérica, que se había refugiado durante las glaciaciones en el norte de México, no pudo extenderse hacia el nordeste en los interglaciales para restablecer contacto con sus parientes septentrionales, cuya dispersión hacia el suroeste generalmente terminó cerca de Houston, Texas, en el límite occidental de los límites occidentales de los bosques de pinos y robles. En cambio, este conjunto adaptado a climas subtropicales o templados, encontró, con el retroceso de los glaciares, nuevos ambientes favorables entre 1.000 y 2.000 m de altura en las quebradas húmedas de la Sierra Madre y en gran parte desapareció de la llanura costera del Golfo de México que durante los interglaciales estuvo invadida por elementos más bien tropicales provenientes del sur.

Por las causas analizadas arriba, entonces, la fauna neotropical norteamericana hoy en día no solo se halla en los bosques caducifolios de los Estados Unidos, sino reaparece parcialmente, y muy mezclada con elementos verdaderamente tropicales, en los bosques altos de la Sierra Madre del nordeste de México. Varios autores, como Graham (1973: 306-307), han notado la gran semejanza entre los árboles de los dos tipos de bosques, dando extensas listas de especies y pares de especies íntimamente relacionadas cuyas distribuciones, actualmente disyuntas, abarcan ambas zonas (por ej. *Carpinus caroliniana*, *Carya ovata*, *Cornus florida*, *Fagus grandifolia*, *Hamamelis virginiana*, *Taxodium mucronatum*-*T. distichum*, *Acer skutchii*-*A. saccharum*, *Liquidambar macrophylla*-*L. styraciflua*, etc.). Lo mismo ocurre con los ichneumonídeos, entre los cuales podemos citar, por ejemplo, de Cola de Caballo en Nuevo León, México, poblaciones disyuntas de algunas especies también muy típicas del este de los Es-

tados Unidos, como *Theronia septentrionalis*, *Polycyrtus neglectus* y *Lyneon orbis*. Cuando tengamos mayor información acerca de los icneumonídeos mejicanos, probablemente encontraremos que existen en la Sierra Madre Oriental muchísimas especies neotropicales de claras afinidades con la fauna del este de los Estados Unidos, y no con la fauna mesoamericana tropical, ya que durante las máximas glaciales, México ofreció mejores condiciones para la supervivencia de elementos neotropicales norteamericanos que el sudeste de los Estados Unidos.

De esta manera, ciertas partes de la Sierra Madre Oriental en los estados mejicanos de Nuevo León y Tamaulipas contienen una fauna y flora sumamente compleja. Hay muchos elementos neotropicales como, por ejemplo, las bromelias y orquídeas epífitas, numerosos icneumonídeos (*Zonopimpla*, *Epirhyssa*, *Acrotaphus*, *Grotea*, *Xorides* (*Periceros*), *Glodianus*, *Rhinium*, *Toechorchus*, *Cryptanura*, *Bicristella*, *Polycyrtus*, *Messatoporus*, *Cestrus*, *Nonnus*, *Thyreodon*, *Oedicephalus*, *Cryptojoppa*, *Joppocryptus*, *Microsage*, *Joppa*, *Eurydacus*, *Carinodes*, *Trogomorpha*, *Dilopharius*, *Diacantharius*, *Ambloplisus*, *Macrojoppa*), abejas de los géneros *Eulaema* y *Euplusia*, y Odonata (Zygoptera) del género *Mecistogaster*. Pero entre estos géneros neotropicales hay especies no sólo de afinidades tropicales sino también, como ya hemos observado, poblaciones disjuntas de especies de otro modo restringidas al este de los Estados Unidos. Además, junto con el elemento neotropical, encontramos diversos animales y plantas de origen holártico o neártico, como los árboles arriba mencionados e insectos como los himenópteros *Tremex columba* (Siricidae), *Megarhyssa macrurus* y *Gnamptopelta obsidianator* (Ichneumonidae), y *Vespula squamosa* (Vespidae) o los lepidópteros *Papilio palamedes* y *P. glaucus*. Las quebradas húmedas de la Sierra Madre Oriental del Norte de México, entonces, parecen preservar la mejor muestra superviviente de la que antes del Pleistoceno fuera la Geo-

flora Neotropical Terciaria y su fauna acompañante.

4. El Origen de la Fauna Neotropical de Ichneumonidae

A grandes rasgos, los factores que han determinado la dispersión intrínseca de la fauna neotropical de Ichneumonidae quedan relativamente claros, como lo hemos expuesto arriba. El origen de este conjunto, sin embargo, es más difícil de precisar, ya que data de tiempos muy remotos. Tratándose de un inmenso complejo de 174 géneros, todos restringidos al Nuevo Mundo y la mayoría a Meso y Sudamérica, es evidente que las Ichneumonidae Neotropicales han seguido una larga historia evolutiva aislados de sus parientes más cercanos, que habitan actualmente la Región Paleotropical. Aunque está muy bien representado en Mesoamérica, el elemento neotropical es aún más diversificado en Sudamérica y podemos considerar dicho continente como el primer centro de su evolución, de modo que el problema de su origen estriba en determinar las relaciones que el continente sudamericano haya tenido con el resto del mundo y, sobre todo, sus períodos de aislamiento relativo. Como ya hemos señalado, al referirnos a la obra de Raven y Axelrod (1975), se cree que Sudamérica formaba originalmente con África un supercontinente, cuya división en dos unidades discretas por deriva continental finalizó en el Cretácico hace más o menos 90 millones de años. Esto permitió en Sudamérica la evolución de una fauna tropical distinta a la del Viejo Mundo, y muchos de los géneros neotropicales más característicos probablemente se originaron en aquella época (p. ej. los inmensos complejos de Mesostenini y Joppini). Al mismo tiempo, Sudamérica se ponía en contacto cada vez más estrecho con Meso y Norteamérica y, de acuerdo con autores como Hershkovitz (1973), el intercambio de animales y plantas entre ambos continentes empezó a ser más o menos fácil en muchas épocas a partir del Cretácico Superior. De este modo, la vieja

fauna gondwaniana occidental amplió su área geográfica para incluir gran parte de Norteamérica. Simultáneamente, el Puente Bering permitió en Norteamérica, bajo el clima benigno de la primera mitad del Terciario, la entrada de ciertos elementos palaeotropicales adaptados a climas templados o subtropicales. Estos se extendieron hacia el sur y entraron también en Sudamérica. Igualmente, durante la misma época, algunos géneros de origen sudamericano podrían haber pasado a Asia. Con la sequía y orogenia del Mioceno, el Puente Bering ya no pudo servir más como vía de intercambio entre las faunas subtropicales de América y Asia, de modo que en la época actual, unos 26 millones de años más tarde, los géneros americanos de origen palaeotropical mayormente son distintos de sus parientes asiáticos. A esta categoría podrían pertenecer algunos pares de géneros neopalaeotropicales íntimamente relacionados, como *Epirhyssa-Sychnostigma* o *Zonopimpla-Camptotypus*. De todos modos, entonces, aunque es muchas veces difícil o imposible distinguir los dos elementos, podemos sugerir que la fauna neotropical consiste en un complejo gondwaniano-occidental, que data del Cretácico Superior, y otro palaeotropical-antiguo, cuya evolución independiente empezó a partir del Mioceno. Debido a que la plena integración de esta fauna ocurrió sólo después del Mioceno, cuando el Puente Bering ya estuvo cerrado definitivamente al intercambio de flora y fauna subtropicales, ninguno de sus géneros modernos ha llegado al Viejo Mundo pero la mayoría se han extendido en forma masiva por Sudamérica y Mesoamérica y muchos todavía quedan en el este de Norteamérica como testimonio del clima subtropical húmedo que caracterizó a esa región hasta fines del Terciario.

II. GENEROS NEANTARTICOS

Denominamos Neantárticos a aquellos 33 géneros, cuyos centros de abundancia y diversidad están principal si no exclusivamente en las partes templadas del sur de Sudamérica y,

sobre todo, en el centro y sur de Chile y el suroeste de la Argentina.

De este grupo Neantártico, los siguientes 24 géneros están restringidos a las provincias biogeográficas llamadas subantártica y chilena por Cabrera y Willink (1973: 34, fig. 2):

<i>Clasis</i>	<i>Dochmidium</i>	<i>Tetrambon</i>
<i>Ecphysis</i>	<i>Caenopelte</i>	<i>Pedinopa</i>
<i>Pedunculus</i>	<i>Nothischnus</i>	<i>Catapygma</i>
<i>Acidnus</i>	<i>Periplasma</i>	<i>Lepidura</i>
<i>Teluncus</i>	<i>Notostilbops</i>	<i>Latilumbus</i>
<i>Bilira</i>	<i>Cacomisthus</i>	<i>Tatogaster</i>
<i>Meringops</i>	<i>Stipomoles</i>	
<i>Rhabdosis</i>	<i>Petilium</i>	
<i>Surculus</i>	<i>Scolomus</i>	

La fauna así constituida habita en primer término los bosques templados y húmedos de *Nothofagus* que cubren gran parte de Chile al sur del paralelo 35 más una angosta faja de la Argentina adyacente por debajo de 38 grados. Sin embargo, muchos de sus elementos se extienden también en forma más o menos disyuntiva hacia el norte por las regiones semiáridas de Chile central, donde uno los encuentra hasta aproximadamente 30 grados de latitud en quebradas con agua permanente y otros micro-ambientes húmedos.

Los 8 géneros neantárticos restantes, con una sola excepción, también están representados en Chile, pero además alcanzan otras partes de Sudamérica y, en algunos casos, otros continentes.

Anacis, con 4 especies en la zona de *Nothofagus*, también tiene una en la Selva Tucumano-Boliviana del Noroeste Argentino y otra en los altos Andes de Ecuador. Aunque Townes (1969: 177) incluye en *Anacis* a *Cryptus exul* de Tasmania (Turner, 1919: 558), el examen reciente de dos paratipos (macho y hembra) de *exul*, gentilmente prestados por el Dr. Michael Fitton del Museo de Londres, me ha convencido que dicha especie no pertenece a *Anacis*, sino a *Trachysphyrus* o a un nuevo género vecino a *Trachysphyrus*.

Cecidopimpla está representado en Chile, Argentina, y también en las selvas subtropicales del sur de Brasil.

Los cuatro géneros *Macrogrotea*, *Dotocryptus*, *Allophophion*, y *Thymebatis* se caracterizan zoogeográficamente por tener un grupo de especies endémicas en la Región Chilena, una o más especies en los Andes centrales y septentrionales hasta Perú o Ecuador, una o más especies sobre la periferia austral de los trópicos en Bolivia y Paraguay, y también alguna representación en las selvas de la región montañosa del sur de Brasil. Aunque tal vez mejor representados en bosques templados y selvas nubladas, todos estos géneros en menor o mayor grado también han invadido ambientes semiáridos, tales como el Desierto Subandino de la Argentina, la Prepuna, la Puna, y aún el Desierto Costero del Perú. Como ejemplo de esta categoría, podemos aducir el género *Dotocryptus* (Mapa 3), con *D. bellicosus* en la Región Chilena desde Santiago hasta Isla Navarino, *D. pedisequus* en la misma zona desde Santiago hasta Neuquén en la Argentina, *D. boreas* en la selva nublada de los Andes de Ecuador, *D. zephyrus* en el Desierto Subandino, Chaco Serrano, y Selva Tucumano-Boliviana del Norte Argentino, y con *D. eoeus* en la Selva Paranaense de Paraguay y Santa Catarina en el sur de Brasil (Porter, 1971).

Labium, que tiene más que 30 especies en la parte templada de Australia, también está representada en Nueva Guinea y en las montañas del sur de Brasil. La especie brasileña, coleccionada por Townes en 1966 y nuevamente por este autor en 1969, habita las selvas frescas y muy lluviosas de la Provincia Atlántica (Cabrera y Willink: 34, fig. 2) de los estados de Rio de Janeiro (Parque Nacional Serra dos Orgaos) y Sao Paulo (Serra da Bocaina).

Labena, también sólo parcialmente neartártica, es un género muy grande con grupos de especies endémicas en casi todas partes de América Latina desde la Selva Amazónica hasta los bosques de *Nothofagus*. Tiene un grupo de especies chilenas bien distintas de las del resto

de Sudamérica, con las que obviamente han estado fuera de contacto por mucho tiempo. Además de su gran representación latinoamericana, *Labena* cuenta con dos especies ampliamente distribuidas hasta el paralelo 40 o 42 en Norteamérica, y con 5 ó 6 especies australianas. La vasta dispersión de *Labena* en el Nuevo Mundo indudablemente se debe a su capacidad de adaptarse no sólo a climas con inviernos fríos sino también a ambientes áridos como el Chaco Seco y el Desierto Subandino.

En cuanto al origen de esta fauna neartártica, al hacer mención anteriormente de la notable escasez en Chile de elementos verdaderamente neotropicales, ya hemos citado los factores climáticos, geográficos, y geológicos (creciente aridez y frío hacia el fin del Terciario, glaciaciones pleistocénicas, Desierto Costero del norte de Chile y del Perú, los Andes y el Desierto Patagónico) que desde el Mioceno y, sobre todo, durante el Pleistoceno, han impedido el intercambio de Ichneumonidae entre la Región Chilena y el resto de Sudamérica. Ya que la mayoría de las especies de los 33 géneros neartárticos están adaptadas a condiciones templadas o realmente frías y a menudo muy húmedas, podemos suponer que este complejo representa la vieja fauna templada del sur de Sudamérica y muy posiblemente también de la Antártida, la cual, aún bajo el clima benigno de la primera parte del Terciario, cuando había una transición más o menos suave entre los bosques templados del sur y las selvas de latitudes entonces subtropicales y tropicales, permaneció estrechamente ligada a la zona de *Nothofagus* y, por eso, no tuvo mucho éxito en extenderse hacia el norte. Desde el Mioceno en adelante, el clima se tornó más fresco y, junto con la desaparición de elementos neotropicales de Chile, la fauna neartártica pudo avanzar hacia el norte, alcanzando durante los períodos más frescos del Pleistoceno la Provincia de Coquimbo, donde el Desierto Costero la detuvo. Migración al este y nordeste, sin embargo, fue mucho más difícil, a medida que los Andes iban elevándose y la creciente aridez daba origen al Desierto Patagónico. No obstante, antes del frío pleistocénico más intenso (o

aún durante interglaciales), géneros con cierta capacidad de adaptarse a condiciones semiáridas, como *Anacis*, *Cecidopimpla*, *Macrogrotea*, *Dotocryptus*, *Alophophion*, y *Thymebatis*, pudieron extenderse hacia el nordeste y los últimos 4 llegaron por la vía altoandina hasta Perú y Ecuador. Con la más drástica revolución climática del Pleistoceno, esta fauna neantártica septentrional quedó aislada definitivamente de la fauna chilena y, durante las máximas glaciales, sus elementos andinos fueron desplazados desde los altos Andes para ocupar en Ecuador y Perú las laderas occidentales y orientales más bajas y hacia el sur las llanuras de la Argentina y Bolivia por debajo de la Cuenca del Amazonas, llegando también hasta las montañas del sur de Brasil. Los interglaciales, en cambio, permitieron la vuelta de dichos géneros al altiplano andino pero fragmentaron sus poblaciones extra-andinas, determinando la evolución de especies distintas en la parte más alta del sur de Brasil y en otros refugios. Por otro lado, *Labena*, con su gran flexibilidad ecológica que evidentemente le permitió invadir muy temprano toda la Región Antártica (Sur de Sudamérica, la Antártida, Australia), probablemente entró en la Región Neotropical antes del Mioceno y en la Neártica antes del Pleistoceno. (La ausencia de *Labena* o géneros relacionados en África hace menos probable un origen Gondwaniano-Occidental con dispersión subsiguiente por la Antártida). *Labium* hacia fines del Cretácico o en la primera parte del Terciario posiblemente, se extendió por la Antártida desde Australia hasta Sudamérica, donde sobrevivió el Pleistoceno únicamente en el sur de Brasil. En cambio, los otros 24 géneros neantárticos no pudieron cruzar el incipiente Desierto Patagónico o aprovecharse del corredor de clima fresco pero árido proporcionado por los Andes australes y quedaron estrictamente limitados a la Región Chilena.

Aunque las ideas expuestas arriba acerca del origen y las vías de dispersión de los icneumonídeos neantárticos son hipotéticas e incompletas, tenemos que concluir este tema dan-

do énfasis al hecho concreto de que la fauna de la Región Chilena es asombrosamente distinta a la del resto del Nuevo Mundo. Comparte con otras regiones del hemisferio una buena serie de géneros cosmopolitas, algunos géneros holárticos, y sólo 7 géneros neotropicales, pero se caracteriza especialmente por el ya mencionado núcleo de 25 géneros endémicos y, según nuestros conocimientos actuales, no directamente relacionados con los de ninguna otra provincia biogeográfica del mundo, a menos que sea en algunos casos con los de la fauna australiana. Por eso, estamos plenamente de acuerdo con Cabrera y Willink (1973: 97) en que "hay numerosas razones para separar esta parte del continente americano de la Región Neotropical, lo mismo que se hace en fitogeografía, en especial si se tiene en cuenta que, entre los invertebrados, hay numerosos ejemplos que corroboran una antigua conexión a través de la Antártida".

III. GENEROS CHAQUEÑOS

Bajo la categoría de "chaqueños", incluimos una serie de géneros xerófilos y semi-xerófilos muy comparables en distribución geográfica y en ecología al Elemento Sonorense, pero de origen sudamericano en vez de norteamericano occidental. Según Solbrig (1976: 36), "a comienzos del Terciario, aparentemente no existían en Sudamérica grandes cadenas de montañas. Por ese motivo, las corrientes atmosféricas probablemente estaban más cercanas al esquema ideal de circulación que hoy en día, o sea que había corrientes húmedas en los trópicos y en las latitudes australes intermedias, pero corrientes relativamente secas en latitudes subtropicales. Quisiera sugerir, por lo tanto, que al principio del Terciario, Sudamérica no estaba cubierta uniformemente por selvas pluviales, sino que en las latitudes subtropicales crecía una flora tropical (ya que las temperaturas eran altas) adaptada a un clima con una estación seca bien definida. No fue aquella una flora semidesértica sino,

más verosimilmente, un bosque caducifolio o semicaducifolio con ciertas adaptaciones xerófitas. Quisiera, además, proponer la hipótesis de que dicha flora persistió, con grandes modificaciones, hasta la época actual, constituyéndose en la que denominamos hoy la flora del Dominio Chaqueño... Quisiera conjeturar también, que *Prosopis* y *Acacia* y otras leguminosas mimosoideas formaban parte de aquella flora, como también algunos géneros de anacardiáceas y zigofiláceas o de su estirpe ancestral. Esta idea parece tener su justificación en el hecho de que dichos elementos florísticos son muy conspicuos en el Dominio Chaqueño moderno."

Junto con la flora "proto-chaqueña", es lícito suponer que evolucionara toda una fauna relativamente xerófila la que, durante episodios secos de la última mitad del Terciario y en el Pleistoceno, pudo extenderse hacia el norte, del mismo modo que llegaban simultáneamente a Sudamérica algunos géneros sonorenses. Entre Hymenoptera, podemos mencionar como representantes de la Fauna Chaqueña, a ciertos Aculeata tales como los esfécidos de la Tribu Bembicini y del Grupo *Thomae* del género *Prionyx* (Sphecini), además de las abejas *Caupolicana*, *Diadasia* y *Centris*. El Grupo *Thomae* de *Prionyx*, por ejemplo, cuenta con 8 especies en las regiones semiáridas chaqueñas y andinas de Sudamérica (6 endémicas y 2 que se extienden también hasta los Estados Unidos), además de 4 especies exclusivamente norte y/o mesoamericanas y mejor representadas en la parte occidental del continente.

Las Ichneumonidae, siendo mayormente higrófilas y selváticas, forman al nivel genérico un componente ínfimo de la Fauna Chaqueña. En realidad, sólo 3 géneros parecen ser endémicos de la región (*Picrocryptoides* con 1 especie en la Argentina central y otra en Chile, *Catadacus* con 1 especie en el Desierto Subandino Argentino y *Chlorophion* con 1 especie en el mismo desierto). Sin embargo, hay géneros evidentemente de origen neotropical u holártico, que tienen grandes centros chaqueños de diversificación específica. *Trachysphyrus*, cuyos

antecesoros lejanos probablemente entraron durante el Mioceno en Sudamérica arribando allí a través de los Andes, está representado en el Dominio Chaqueño por aproximadamente 55 especies, de modo que esta zona pudiera ser su centro evolutivo sudamericano más importante y, tal vez, uno de los centros más antiguos. Más específicamente, el Grupo *Doddi* (Mapa 4), un conjunto xerófilo cuyas especies parasitan larvas de Lepidoptera que viven en cactáceas, cuenta con 20 miembros, de los que 18 están restringidos a la Argentina con 16 en el Dominio Chaqueño, 1 en la Selva Tucumano-Boliviana y 1 en los Bosques Montanos de Alisos. Notablemente, los representantes extra-argentinos del grupo, *T. eremnus* del Desierto de Coquimbo en Chile y una especie nueva del Desierto Costero del Perú, también se hallan en áreas de vegetación de tipo más o menos chaqueño, y apoyan la tesis de Solbrig (1976: 36-37), de que el "Proto-Chaco" ocupaba durante todo el Terciario un área fluctuante en la parte sur-central de Sudamérica, extendiéndose en el Oligoceno y el Mioceno hasta la costa pacífica, cuando el clima de la parte subtropical de Sudamérica se tornó más árido, pero antes de que los Andes, a aquella latitud todavía relativamente bajos, hubieran alcanzado la altura de una barrera infranqueable para insectos como *Trachysphyrus*.

IV. GENEROS SONORENSES

El grupo Sonorense o Madro-Terciario incluye géneros más característicos de las partes semiáridas y desérticas del norte de México y del suroeste de los Estados Unidos. El origen y la dispersión de la Fauna Sonorense están ligados a la Geoflora Madro-Terciaria, el conjunto florístico micrófilo y esclerófilo que llegó a ocupar el suroeste de Norteamérica en la última mitad del Terciario, a medida que el clima se ponía más seco y las Montañas Rocosas y las Sierras Madre alcanzaban su altura y extensión modernas. Como lo explica Evans en su análisis de los Pompilinae me-

soamericanos (1966: 12), "a semejanza de la mayoría de los demás Hymenoptera y muchos otros insectos, los pompilinos que pertenecen a esta fauna están en general adaptados a condiciones áridas y calurosas (pero no necesariamente libres de heladas). Estas avispas pueden representar los descendientes de estirpes que habitaban Norteamérica en la primera parte del Terciario, y que han podido sobrevivir la competencia con los agresivos inmigrantes megaceicos (Holártico-Palaeotropicales) por su adaptación a los desiertos y semidesiertos del suroeste de Norteamérica. No todos los representantes de esta fauna son desertícolas; algunos penetran un poco en las montañas... y otros en áreas húmedas (p. ej. ciertos *Sericopompilus* y *Psorthaspis*)."

Las Ichneumonidae sonorenses presentan un cuadro aproximadamente de acuerdo con el expuesto por Evans para las Pompilinae. Sin embargo, sólo 8 de los 274 géneros mesoamericanos de Ichneumonidae pertenecen a esta categoría, mientras que en la misma región 14 de los 39 géneros de Pompilinae son sonorenses. Además, *Psorthaspis*, que alcanza Colombia, es el único pompilino sonorense citado de Sudamérica, mientras que, entre los icneumónidos sonorenses, *Lanugo* llega hasta el Perú y *Compsocryptus* y *Joppidium* hasta la Argentina. Estas diferencias se deben a que los pompilinos son Hymenoptera Aculeata bien esclerotizados, que se adaptan fácilmente a desiertos, mientras que los Ichneumonidae, frágiles y sedientos, tienen poquísimos géneros capaces de aguantar aridez extrema, aunque muchos adaptados a selvas y bosques caducifolios. De este modo, los relativamente pocos Ichneumonidae sonorenses tuvieron más oportunidades que los pompilinos rigurosamente xerófilos, de extenderse a Sudamérica durante la última mitad del Terciario y en los interglaciales pleistocénicos, cuando las condiciones en el sur de América Central se pusieron más secas pero de ninguna manera plenamente áridas (Michener, 1954: 8).

Damos a continuación una lista de los géneros sonorenses representados en la fauna latino-americana, indicando la distribución

geográfica de cada uno y, cuando conocidas, sus preferencias ambientales:

Amydraulax. —Suroeste de Estados Unidos, norte de México.

Joppidium. —Este de Estados Unidos, hasta Ecuador; Argentina, Brasil, Semidesiertos; matorrales, bosques, y selvas caducifolios; selvas húmedas subtropicales.

Lanugo. —Este de Estados Unidos hasta el Perú. Desiertos; semidesiertos; matorrales, bosques, y selvas caducifolios; selvas nubladas.

Compsocryptus. —Sur de Florida y Cuba; mitad occidental de Estados Unidos; México, Guatemala, Perú, Argentina, Paraguay y sur de Brasil. Semidesiertos; matorrales, bosques, y selvas caducifolios; selvas subtropicales húmedas.

Loxodocus. —Este de Estados Unidos hasta México.

Agathilla. —Este de Estados Unidos, Arizona, México.

Boethoneura. —Suroeste de Estados Unidos, norte de México.

Agathophiona. —México.

Como se puede apreciar de los datos arriba proporcionados, la mayoría de los géneros sonorenses de amplia área geográfica, están distribuidos disyuntivamente. *Agathilla* tiene una especie mejicana, otra en Arizona, y otra aislada en el este de Estados Unidos. *Joppidium* está más o menos uniformemente representado desde el sur de Estados Unidos hasta Ecuador, con la gran mayoría de sus especies en el Suroeste de Norteamérica, y luego reaparece en el norte de la Argentina y el sur de Brasil con un grupo de especies no fuertemente diferenciadas de sus parientes mesoamericanos. Finalmente, *Compsocryptus* (Mapa 5) tiene *C. fasciipennis* en el sur de Florida y Cuba; 15 especies en el oeste de los Estados Unidos y México hasta Guatemala; *C. fuscofasciatus* restringido a la mitad septentrional del Desierto Costero del Perú; y *C. melanostigma* ampliamente distribuido por la prepuna, desierto subandino, selva tucumano-boliviana, selva chacoña, chaco serrano, chaco seco, chaco hú-

medo, y selva misionera del norte Argentino y de Paraguay y Brasil adyacentes.

Debido a que aún las especies más lejanas de *Compsocryptus* y *Joppidium* parecen estrechamente relacionadas con sus parientes mexicanos, podemos suponer que las disyunciones arriba citadas no sean de gran antigüedad. La creciente aridez de la última mitad del Terciario no sólo dio origen a la biota sonorense sino probablemente permitió, al igual que las épocas más secas del Pleistoceno, la migración a otras partes de América de algunos elementos sonorense no estrictamente desertícolas. Los verdaderos desiertos ampliaron entonces sus áreas y, más importante, hubo gran expansión de matorrales, bosques, y selvas caducifolios. Luego, la fragmentación de dichos ambientes relativamente secos durante los períodos lluviosos del Pleistoceno (que favorecieron a las selvas) indudablemente causó el cuadro disyuntivo de especies sonorenses que observamos actualmente en Sudamérica.

Es interesante, que algunas especies de *Joppidium* y *Compsocryptus* llegan a entrar en las selvas húmedas. *C. melanostigma* ha sido citado en la Argentina de la Selva Tucumano-Boliviana y la Selva Misionera. Sin embargo, muchas (pero no todas) de estas citas son de ecotonos entre selva y chaco o de áreas selváticas de sucesión secundaria, donde la vegetación ha sido considerablemente alterada por el hombre. Esto demuestra lo precario del equilibrio actual entre selva y chaco. Casi todas las selvas modernas están rodeadas de ambientes más secos, cuya biota agresiva tiende a invadir las con la menor perturbación ecológica.

Finalmente, las relaciones taxonómicas del complejo sonorense de Ichneumonidae parecen ser mayormente cosmopolitas y holárticas. *Agathilla* es un derivado del género cosmopolita *Exetastes* y *Loxodocus* del igualmente cosmopolita *Lissonota*. *Joppidium*, *Compsocryptus* y *Lanugo*, por su parte, pertenecen al Grupo *Trachysphyrus* de la Tribu Mesostenini, un conjunto también casi cosmopolita pero concentrado en la Región Holártica y en las partes extra-tropicales de Sudamérica.

V. GENEROS HOLARTICOS

El complejo holártico consiste en géneros con grandes centros en los bosques húmedos caducifolios y aciculifolios de las zonas templadas y frías de Norteamérica y Eurasia. La existencia en forma casi ininterrumpida del Puente Bering entre Alaska y Siberia desde principios del Terciario, ha determinado la gran uniformidad de esta fauna, la mayoría de cuyos géneros son de distribución plenamente circumpolar. Fuera de la zona templada del Hemisferio del Norte, muchos géneros holárticos han llegado a los trópicos y subtrópicos del Nuevo y Viejo Mundo, donde viven principal pero no exclusivamente en regiones montañosas o templadas. El grupo holártico en América Latina incluye 32 géneros (9 alcanzan la Región Neantártica), cuya nómima y distribución geográfica damos a continuación:

Liotryphon: ——Eurasia, Norteamérica, México.

Iseropus: ——Eurasia, Norteamérica, Andes de Ecuador.

Tromatobia: ——África, Eurasia, Norteamérica, Mesoamérica, todas las partes de Sudamérica, incluyendo la Región Neantártica y también las selvas tropicales.

Polysphincta: ——Eurasia, Norteamérica, Mesoamérica, todas las partes de Sudamérica, incluyendo la Región Neantártica y las selvas tropicales.

Megarhyssa: ——Palaeotropical, Eurasia, Norteamérica, bosques montanos húmedos en el norte de México.

Hercus: ——Eurasia, Norteamérica, Mesoamérica y Sudamérica hasta por lo menos Perú.

Atopotrophos: ——China, Japón, Norteamérica, México, Sur de Sudamérica.

Monoblastus: ——Eurasia, Norteamérica, México, Venezuela.

Mastrus: ——Eurasia, Norteamérica, Argentina.

Ethelurgus: ---Eurasia, Norteamérica, Argentina.

Stilpnus: ---Eurasia, Norteamérica, Argentina, Chile.

Trychosis: ---Oriental, Eurasia, Norteamérica, México.

Trachysphyrus: ---Casi cosmopolita pero mejor representado en la Región Holártica y en las partes extra-tropicales de Sudamérica. *Cryptus exul* Turner de Tasmania, como ya hemos mencionado, probablemente pertenece a este género.

Acroricnus: ---Eurasia, Norteamérica, Cuba, República Dominicana, Haití, Puerto Rico.

Neorhacodes: ---Europa, Norteamérica, Perú.

Glypta: ---Oriental, Eurasia, Norteamérica, México.

Nemeritis: ---Europa, Oeste de Norteamérica, Chile.

Enytus: ---Eurasia, Norteamérica, Argentina.

Apolophus: ---Europa, Norteamérica, Región Andina de Sudamérica desde Colombia hasta la Argentina.

Synosis: ---Europa, Norteamérica, Brasil, Argentina.

Arotes: ---Eurasia, Norteamérica, México, Guatemala.

Apoclina: ---Islas Filipinas, Eurasia, Norteamérica, Andes de Ecuador, Chile.

Cylloceria: ---Eurasia, Norteamérica, Andes del Perú y del Noroeste de la Argentina.

Helictes: ---Eurasia, Norteamérica, México, Andes de Sudamérica, incluyendo Chile.

Neurateles: ---Regiones holárticas y neotropicales.

Syrphoctonus: ---Oriental, Eurasia, Norteamérica, México, Andes de Sudamérica hasta la Región Chilena.

Promethes: ---Oriental, Eurasia, Norteamérica, México, Argentina.

Melanichneumon: ---Oriental, Eurasia, Norteamérica, México.

Vulgichneumon: ---Africa del Sur, Madagascar, Eurasia, Norteamérica, Andes de Ecuador.

Rubicundiella: ---Norteamérica, México.

Barichneumon: ---Oriental, Eurasia, Norteamérica, México.

Patroclus: ---Eurasia, Norteamérica, México, Venezuela, Argentina.

El análisis de la lista dada arriba revela varios tipos de distribución entre los géneros holárticos que han penetrado al sur de los Estados Unidos.

Tromatobia y *Polysphincta*, con especies en casi toda la región desde las selvas lluviosas tropicales hasta los bosques templados de *Nothofagus*, obviamente han tenido una larga historia en América Latina y probablemente llegaron a Sudamérica varias veces, una invasión Terciaria dando origen a sus especies tropicales y otra pleistocénica a su fauna andina y templada. *Tromatobia hübrichi*, por ejemplo, pertenece al Grupo holártico de *Oculatoria* y se extiende desde Bolivia y Perú hasta la Argentina, principalmente en la Región Andina hasta más que 3.000 m pero llegando al nivel del mar en las partes relativamente templadas del norte y centro de la Argentina y en el Desierto Costero del norte de Chile y del Perú. *T. lineiger*, también del Grupo *Oculatoria*, está en la Cuenca del Río de La Plata de la Argentina y Uruguay. *T. sponsa*, una especie fuertemente diferenciada de las demás, habita Chile central. Por otra parte, hay especies, como *T. koehleri*, que están ampliamente distribuidas en la Selva Paranense (S. Misionera) del nordeste Argentino y del sur de Brasil e igualmente las que habitan zonas tropicales y subtropicales del nordeste de Sudamérica, como *T. argiopes* citada de Caracas, Venezuela y *T. tricolor* de "Colombia" (Mapa 6). *Polysphincta* presenta un cuadro semejante. *P. thoracica* está en las selvas húmedas tropi-

cales cerca de Orizaba, México. Sudamérica posee una *Polysphincta* no descripta en los bosques chilenos de *Nothofagus* desde Talca hasta Aisén, otra en la Selva Tucumano-Boliviana del noroeste argentino, otra en el borde austral de la Cuenca del Amazonas cerca de Santa Cruz, Bolivia, y otra en el Perú sobre el límite occidental de la Cuenca del Amazonas (Mapa 7).

En su distribución sudamericana (Mapa 8), el inmenso género *Trachysphyrus* es algo parecido a *Tromatobia* y *Polysphincta* pero con la excepción de *T. diatraeae* (una cita de Guayana y otra de Surinam, pero está presente también en el sur de Brasil y el Desierto Costero del Perú) evita las selvas verdaderamente tropicales y demuestra infinitamente más adaptación a ambientes realmente secos y/o fríos, como la Puna y Prepuna, el Desierto Subandino de la Argentina, el Desierto Patagónico, etc. y, de este modo, en Sudamérica ha pasado en gran parte a integrar la Fauna Chaqueña. Como ya hemos explicado en nuestra monografía del género (Porter, 1967: 19-20), *Trachysphyrus* tiene tres grandes centros en Sudamérica: la mitad septentrional de la Argentina, la Región Chilena, y los Andes de Perú y Bolivia. Según datos actuales, que nos permiten agregar numerosas especies todavía no descriptas, hay alrededor de 65 especies en la Puna, Prepuna, Desierto Subandino y Región Chaqueño-Pampeana de la Argentina (con menos penetración en las Selvas Tucumano-Boliviana y Misionera adyacentes); aproximadamente 15 especies habitan la Selva Paranaense y otros ambientes del sur de Brasil y del Paraguay y de la Argentina adyacentes; hay dos o tres especies de afinidades paranaenses o chaqueñas que hemos coleccionado recientemente cerca de Santa Cruz, Bolivia sobre el límite austral de la Cuenca del Amazonas (*T. xanthomerus* y una o dos especies relacionadas con *T. probles*); dos en los Andes del Ecuador; y por lo menos cinco hasta ahora citadas del muy poco estudiado Desierto Patagónico. En Mesoamérica, especies del Grupo holártico *Albitarsis* llegan por las montañas hasta el

oeste de Panamá, mientras que una especie septentrional del Grupo sudamericano *Planosae* alcanza México desde su centro en los Estados Unidos, pero ningún *Trachysphyrus* ha sido coleccionado todavía en el este de Panamá o en Colombia y, de todos modos, las especies mesoamericanas del Grupo *Albitarsis* son bastante diferentes de las sudamericanas (Townes, 1969, los clasifica en géneros distintos dentro de la misma subtribu) y *planosae* parece haber invadido Norteamérica hace relativamente poco tiempo, porque tiene parientes muy cercanos (tal vez subespecies) que están concentrados en Argentina y Brasil.

Los datos arriba expuestos corresponden obviamente a un género cuya zoogeografía moderna es el producto de las glaciaciones pleistocénicas y en 1967, opinamos que *Trachysphyrus* podría haber entrado en Sudamérica desde el norte al fin del Terciario o a principios del Pleistoceno con la orogenia y frío de aquella época (Porter, 1967: 19). Sin embargo, la notable diferenciación de *Trachysphyrus* en Sudamérica pareciera sugerir, si no exigir, una historia bastante más larga en el continente. Con respecto a aquella posibilidad, podemos citar al artículo reciente de Graham (1973: 301-314) en que se confirma que árboles septentrionales como *Abies*, *Picea*, *Alnus*, *Celtis*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Myrica*, *Populus* y *Ulmus* habían llegado hasta el sur de México en el Mioceno Intermedio. Aunque no hay evidencia para esos árboles en Sudamérica durante el mismo período, su presencia en el sur de México indica que en el Mioceno Intermedio hubo migración hacia el sur de numerosos elementos holárticos con la cual insectos alados como *Trachysphyrus* podrían haber alcanzado Sudamérica. Otra posibilidad, por supuesto, es que *Trachysphyrus* (s. str., las especies sudamericanas más *planosae*) sería realmente un elemento Neartártico. *Cryptus exul* de Tasmania, como ya hemos mencionado, parece ser un *Trachysphyrus* del tipo sudamericano. Según este modelo, *Trachysphyrus* evolucionó en el extremo sur

de Sudamérica, la Antártida y Australia durante la última parte del Cretácico y la primera mitad del Terciario y la fauna sudamericana se dispersó hacia el norte en el Mioceno por la naciente vía andina, más o menos según el cuadro ya propuesto para el género *Dotocryptus*, siendo la última etapa de esta dispersión la llegada de *T. planosae* a Norteamérica durante el Pleistoceno. De este modo, el gran parecido entre los "*Trachysphyrus*" holárticos y las especies australes se debería a evolución paralela entre dos líneas distintas descendientes de un antecesor común relativamente lejano. Cuando sepamos más de la escandalosamente poco estudiada ichneumonofauna australiana, probablemente tendremos una base más segura para ayudarnos a elegir entre las teorías de origen septentrional o austral de *Trachysphyrus*.

De penetración más reciente en Sudamérica son los 12 géneros cuya distribución en el continente está restringida a los Andes y regiones inmediatamente adyacentes. *Stilpnus*, *Apolophus*, *Helictes* y *Syrphoctonus*, que alcanzan la Región Chilena, probablemente llegaron primero, seguidos de *Hercus*, *Mastrus*, *Ethelurgus*, *Neorhacodes*, *Enytys*, *Cylloceria*, *Promethes*, y *Patroclus*, cuyos límites australes están en Bolivia o en el noroeste argentino. El área de estos últimos coincide aproximadamente con la distribución sudamericana del árbol holártico *Alnus* y muchos de ellos viven frecuente pero no exclusivamente en bosques montanos dominados por *Alnus*. *Alnus* aparece por primera vez en Sudamérica en el Plioceno Superior o la primera parte del Pleistoceno (Graham 1973: 311) y es posible que los icneumonídeos holárticos andinos pero extrachilenos tuvieron una historia semejante a la de *Alnus*, mientras que el elemento holártico representado en Chile podría haber alcanzado dicha zona más temprano en el Plioceno o Mioceno.

De todos modos, no se ha resuelto todavía la cuestión de cuándo y dónde existía una vía de acceso entre los Andes de Perú y Bolivia y la Región Chilena. En la época actual, queda abierto entre las dos áreas sólo el corre-

dor alto de semidesiertos y estepas que constituyen las comunidades prepuneña y puneña, ya que por debajo de 2.000 m en Perú a la latitud de Lima y 3.000 m en el extremo norte de Chile, el Desierto Costero presenta una barrera casi infranqueable. En cuanto a los icneumonídeos prepuneños y puneños modernos, numerosas especies propias de las laderas occidentales de los Andes peruanos y algunas representadas también en los Andes centrales llegan hasta ambientes semejantes en Tarapacá, la provincia más septentrional de Chile. Por ejemplo, por encima de 3.000 m en Tarapacá, encontramos las siguientes siete especies de *Trachysphyrus* enumeradas abajo con sus respectivas distribuciones geográficas.

1. *T. weyrauchi*. ---Lima hasta Tarapacá.
2. *T. violaceipennis*. ---Zona de Trujillo (Perú) hasta Tarapacá.
3. *T. lasius*. ---Andes del noroeste Argentino hasta Tarapacá.
4. *T. metallicus*. ---Laderas occidentales de los Andes desde el sur de Ecuador hasta Tarapacá.
5. *T. carrascoi*. ---Laderas occidentales de los Andes, desde Lima hasta Tarapacá.
6. *T. phaedimus*. ---Tarapacá.
7. *T. venustus*. ---Altos Andes del noroeste Argentino, Bolivia, y sur del Perú hasta Tarapacá.
8. *T. escomeli*. ---Arequipa (Perú) hasta Tarapacá.

Como podemos apreciar de la lista dada arriba, las especies modernas de *Trachysphyrus* y otros géneros altoandinos generalmente ocupan áreas geográficas bastante grandes y uniformes en el norte de Chile, Perú, y/o Bolivia, y el noroeste de la Argentina. Algunas, como *weyrauchi*, *carrascoi* y *metallicus* (Mapa 9) están restringidas a las laderas andinas occidentales y probablemente son descendientes de poblaciones que estuvieron aisladas aquí durante las máximas glaciales, mientras que otras, como *lasius* y *venustus* (Mapa 10), que alcan-

zan Bolivia y la Argentina, podrían haber tenido su origen en poblaciones que se refugiaron durante los períodos más fríos del Pleistoceno en las laderas andinas orientales. La icneumono-fauna altoandina de Tarapacá, por lo tanto, demuestra pocos endemismos, viene mayormente del norte y del este, y su composición es el resultado de fenómenos climáticos pleistocénicos. Más al sur de Tarapacá, este cuadro cambia abruptamente. Aunque la puna y la prepuna se extienden a través de las provincias desérticas de Antofagasta y Atacama, teóricamente proporcionando a los icneumónidos altoandinos tarapaqueños una vía abierta para migración hacia el sur, ninguna de aquellas especies ha sido coleccionada en Antofagasta y Atacama y, cuando llegamos al ambiente más húmedo de Coquimbo, hallamos una fauna compuesta en parte de los mismos géneros pero totalmente distinta al nivel específico. Por ejemplo, *Trachysphyrus* en las partes menos áridas de Atacama y en Coquimbo tiene las siguientes siete especies que citamos a continuación, indicando sus áreas geográficas y parientes más cercanos dentro del género:

1. *T. borsani*. —Coquimbo a Magallanes en Chile, Mendoza a Río Negro en la Argentina. Tiene varios parientes en la Región Chilena y una, *T. townesorum*, en los Andes Peruanos.
2. *T. metriurus*. —Coquimbo a Magallanes en Chile, Río Negro en la Argentina. Tiene numerosos parientes en la Región Chilena, otros más lejanos en el centro y norte de la Argentina, y otro en los Andes peruanos.
3. *T. tetracanthus*. —Coquimbo a Magallanes en Chile, Neuquén en la Argentina. Perteneció a un grupo restringido a la Región Chilena.
4. *T. viduus*. —Coquimbo a Malleco en Chile, Neuquén en la Argentina. Perteneció a un grupo endémico de la Región Chilena pero relacionado con el Grupo *Violaceipennis* (incl.

weyrauchi) que habita el oeste del Perú.

5. *T. cribricollis*. —Atacama a Aisén en Chile, Neuquén en la Argentina. Perteneció a un grupo representado también en los altos Andes del noroeste Argentino, y Antofagasta y Tarapacá en Chile.
6. *T. irinus*. —Atacama a Malleco en Chile. Perteneció a un grupo endémico casi exclusivamente de la Región Chilena y probablemente relacionado a *T. escomeli* del norte de Chile y sur del Perú y al Grupo *Metallicus* de los Andes de Perú, Bolivia, y del norte de Chile.
7. *T. nigricornis*. —Coquimbo a Malleco en Chile, Neuquén en la Argentina. Perteneció a un grupo con especies también en los Andes peruanos y bolivianos y en toda la Argentina.

Los *Trachysphyrus* de Coquimbo, entonces, con la excepción marginal de *T. borsani* (una cita de Mendoza en la Argentina), son endémicos de la Región Chilena, aunque con parientes más o menos cercanos en la Argentina y los Andes de Bolivia y Perú. Todos impresionan por su muy amplia distribución geográfica dentro de Chile (desde Atacama a Coquimbo y, en tres casos, hasta Magallanes), la que demuestra su capacidad de adaptarse a ambientes tan distintos como los matorrales semiáridos de Coquimbo y los bosques húmedos de *Nothofagus* del centro y sur de Chile. Ninguna, sin embargo, llega a gran altura, siendo todas las citas para lugares a menos de 2.500 m, lo que, tal vez, explica su ausencia al norte de Atacama, donde la única ruta "verde" a través del Desierto Costero está en la Puna por encima de 3.000 m. Por otra parte, es más difícil explicar, por qué las especies altoandinas de Tarapacá no han llegado por la puna hasta Coquimbo para luego ocupar las partes más bajas pero templadas del centro y sur de Chile (como lo han hecho, al otro lado de los Andes, *T. kinbergi* y *T. desantis* que viven a más de

3.000 m en las latitudes tropicales de Perú y Bolivia pero que alcanzan el nivel del mar en partes subtropicales y templadas del norte y centro de la Argentina). Evidentemente, la provincia chilena de Antofagasta constituye una barrera biogeográfica de primera importancia y, en realidad, podemos considerarla el límite definitivo entre la Región Neotropical y la Región Chilena o Neartárica. Ya que Antofagasta, por debajo de 3.000 m, está ocupada por el desierto más seco de América, donde, con excepción del Río Loa, faltan valles fértiles como los que esporádicamente atraviesan el desierto peruano y tarapaqueño, podemos entender porqué las faunas y floras costeras y subandinas son tan diferentes al norte y al sur de esta provincia. Muchas especies de Hymenoptera del Desierto Costero se hallan hoy disyuntivamente en todos los valles fértiles desde Lima o aún más al norte hasta Tarapacá (p. ej. *Itopectis phoenogaster*, *Coccygomimus punicipes*, *Cyclaulus eremia*, *Pachodynerus peruensis*, *Polistes weyrauchorum* y *Sphex peruanus*). Del mismo modo, numerosas especies chilenas más bien propicias de los bosques de *Nothofagus*, como los *Trachysphyrus* arriba mencionados, se hallan disyuntivamente en quebradas y valles húmedos de Coquimbo y Atacama. Durante las máximas glaciales, con su lluvia aumentada en la parte andina de Sudamérica, ambas series de especies pudieron tener distribuciones más uniformes, pero no cruzaron la llanura costera y precordillera, que parecen haber permanecido muy secas durante todo el Pleistoceno. Una barrera igualmente eficaz, cuya naturaleza todavía desconocemos, parece haber existido también por mucho tiempo en la parte alta de la provincia, donde vive una sola especie de *Trachysphyrus*, *T. hyperbas*, evidentemente endémica de Antofagasta pero con parientes cercanos en Tarapacá y la Argentina (*T. lasius* y *T. days*), así como en la Región Chilena (*T. cribricollis*) (Mapa 11). De este modo, las relaciones entre las faunas de Tarapacá y Perú y Bolivia, por un lado, y, por otro lado, entre Atacama y Coquimbo y las provincias más australes de Chi-

le, probablemente se originaron en acontecimientos climáticos y geológicos pleistocénicos, ya que ambos conjuntos constituyen unidades dentro de las cuales las diferencias son principalmente subespecíficas, mientras que las diferencias específicas o subgenéricas entre las faunas de Tarapacá y de Atacama-Coquimbo sugieren una separación más larga, tal vez desde el Mioceno o Plioceno.

Así, hemos podido distinguir por lo menos tres etapas relativamente antiguas en la penetración de Sudamérica por Ichneumonidae holárticos: una migración en la primera parte del Terciario por géneros como *Polysphincta* y *Tromatobia*, actualmente representados en diversos ambientes del continente desde la Selva Amazónica hasta los bosques de *Nothofagus*, otra en el Mioceno y/o Plioceno de elementos ahora principal o exclusivamente andinos y chilenos (*Trachysphyrus* y luego *Stilpnus*, *Apolphus*, *Helictes* y *Syrphoctonus*), y la tercera al final del Plioceno o en la primera parte del Pleistoceno, efectuada por géneros que ocupan la Zona Andina solo hasta Perú, Bolivia, o el noroeste Argentino (*Hercus*, *Cylloceria*, *Promethes*, etc.). Evidentemente el proceso ha seguido hasta los últimos tiempos, ya que tenemos *Iseropus*, *Monoblastus*, *Apoelima* y *Vulgichneumon* que alcanzan no más que el norte de Sudamérica (Colombia, Ecuador, Venezuela) y que podrían haber llegado allí con la penúltima glaciación pleistocénica, mientras que los 8 géneros holárticos que no rebasan Mesoamérica (*Liotryphon*, *Megarhyssa*, *Trychosis*, *Glypta*, *Arotes*, *Melanichneumon*, *Rubicundiella*, y *Barichneumon*) habrían sido empujados hacia el sur por la más reciente y más fuerte máxima glacial, hace sólo 10.000 o 15.000 años.

VI. GENEROS COSMOPOLITAS

Integran este inmenso complejo 104 de los géneros representados en América Latina, cuya distribución mundial comprende todos o, por lo menos, varios de los continentes tanto del Hemisferio Occidental como del Oriental.

Los géneros cosmopolitas más típicos, en realidad, se extienden por el mundo entero, teniendo cada uno determinados grupos de especies adaptados a climas tropicales y otros grupos de especies adaptados a condiciones templadas o frías, asimismo con representación aún en áreas biogeográficamente algo marginales, como la Región Australiana y la Neantártica. A esta categoría pertenecen alrededor de 15 géneros, tales como *Netelia*, *Lissonota*, *Venturia*, *Campoletis*, *Dusona*, *Diadegma*, *Hyposoter*, *Pristomerus*, *Ophion*, *Enicospilus*, *Cidaphus*, *Mesochorus*, *Diplazon*, *Phaeogenes*, y *Platylabus*. Casi todos tienen abundantes especies (*Enicospilus* cuenta con más de 1.000), las que a menudo demuestran poca diferenciación fenotípica, siendo por lo tanto difíciles de separar taxonómicamente; esto sugiere que son elementos relativamente modernos, agresivos y dotados con poderes excepcionales de dispersión.

En contraste, la serie cosmopolita también incluye géneros muchas veces pequeños y disyuntivamente distribuidos, los que parecerían ser antiguos, estando quizás en vías de extinción. Algunos de estos se hallan esparcidos por diversos lugares del mundo, tanto tropicales como templados. *Neliopisthus* está representado en las Regiones Neotropical y Holártica y en Madagascar. *Dreisbachia* está en Ecuador y Perú, en toda la Región Holártica, y también habita el Dominio Indo-Australiano hasta Nueva Guinea. *Hylophasma* ocupa toda la Región Neotropical y reaparece en la Neártica y la Palaearctica Oriental. Otros géneros cosmopolitas, sin embargo, ofrecen un cuadro zoogeográfico completo o parcialmente pantropical, como si se hubiesen desplazado por gran parte del mundo en una época climáticamente benigna, para luego desaparecer durante el Pleistoceno o la última mitad del Terciario, de las latitudes más septentrionales y australes, sobreviviendo sólo en los trópicos y subtrópicos. De estos últimos, podemos citar a *Xanthopimpla* (plenamente pantropical), *Epelaspis* (Neotropical y Etiópico), *Platymystax* (plenamente pantropical), *Baltazaria* (Neotropical y Oriental), y *Lusius* (plenamente pantropical).

Entre los dos extremos señalados arriba, existen muchísimos géneros cuya distribución es casi mundial, salvo que faltan en una o dos de las principales regiones biogeográficas, especialmente en la Neantártica y/o la Australiana. Por ejemplo, 24 géneros (*Zaglyptus*, *Theronia*, *Phytodietus*, *Brachycyrtus*, *Xorides*, *Chirotica*, *Ateleute*, *Campoplex*, *Charops*, *Xanthocampoplex*, *Trathala*, *Temelucha*, *Probleus*, *Stictopisthus*, *Tricetes*, *Metopius*, *Exochus*, *Anomalon*, *Trichomma*, *Trichionotus*, *Therion*, *Orthocentrus*, *Stenomacrus* e *Ichneumon*) han sido coleccionados en las Regiones Neotropical, Holártica, Etiópica, Oriental, y Australiana pero están ausentes de la Neantártica; 7 géneros (*Clistopyga*, *Coccygomimus*, *Syzeuctus*, *Exetastes*, *Homotropus*, *Parania* y *Diphyus*) faltan sólo en Australia; y 16 géneros (*Zatypota*, *Itopectis*, *Encrateola*, *Aclastus*, *Atractodes*, *Ischnus*, *Listrognathus*, *Lathrolestes*, *Proclitus*, *Plectiscidea*, *Aperileptus*, *Blapticus*, *Symplecis*, *Eusterinx*, *Megastylus* y *Cratichneumon*) hasta la fecha no han sido citados de Australia o de la parte Neantártica de Sudamérica pero están ampliamente distribuidos en las demás zonas biogeográficas del mundo.

En cuanto a las áreas geográficas ocupadas en América Latina por el elemento cosmopolita, 103 de los 104 géneros (la única excepción es *Listrognathus* que alcanza sólo el norte de México) llegan hasta Sudamérica, donde en su mayoría están representados por numerosas especies en diversas partes del continente. Muchos están adaptados a una amplia gama de ambientes naturales, incluyendo selvas húmedas, bosques y matorrales caducifolios, semi-desiertos y pampas, praderas y estepas, desde el nivel del mar hasta más de 4.000 m. De este modo, no son pocos los grandes géneros cosmopolitas que en América Latina han evolucionado en grupos de especies o subgéneros propiamente neotropicales (o aún neantárticos), los cuales a menudo coexisten con otros grupos de origen nítidamente extrínseco.

Ejemplifica este último caso el gran género *Coccygomimus* (Porter, 1970), que incluye en Sudamérica 36 especies, de las cuales 24 pertenecen a grupos endémicos y 12 a gru-

pos de origen holártico. Como representante de la serie neotropical, podemos citar el Grupo *Caeruleus* (Mapa 12), que contiene 7 especies. *C. ichneumoniformis* está restringido a Mesoamérica entre México y Panamá. *C. caeruleus* ocupa una vasta distribución entre el extremo sur de Tejas y las partes neotropicales de la Argentina. Las otras 5 especies del grupo son exclusivamente sudamericanas. *C. platysma* y *C. brithys* se hallan en Colombia, Ecuador, y Perú. *C. pepsoides* se extiende desde Ecuador hasta Bolivia y la muy relacionada *C. flavipennis*, de Colombia al noroeste Argentino. *C. tomyris* está representado por dos razas geográficas, una occidental que habita el noroeste Argentino y el sur de Bolivia y otra oriental, cuya distribución abarca el este y nordeste Argentino y el sur de Brasil desde Buenos Aires hasta más o menos Río de Janeiro. El Grupo *Caeruleus*, por ende, está concentrado entre Perú y Colombia y es típico del Elemento Neotropical Andino, ya que la mayoría de sus especies se hallan en bosques y selvas húmedas entre 1.000-3.000 m de altura sobre las laderas orientales de los Andes, y su dispersión ha sido a partir de dicho centro evolutivo, tanto hacia el norte por las montañas mesoamericanas, como hacia el sudeste para alcanzar las cordilleras costeras de Brasil. En contraste, el Grupo de *Coccygomimus aequalis* (Mapa 13) es un elemento holártico, cuyos miembros latinoamericanos son principalmente altoandinos, desertícolas, o habitantes de bosques subtropicales y templados. *C. puniceipes* se halla en zonas húmedas a muy áridas entre el nivel del mar y 2.300 m, desde Texas y México hasta el Desierto Costero del norte de Chile (Tarapacá), siendo en Sudamérica una especie principalmente característica de las laderas occidentales de los Andes y de la llanura costera pacífica. *C. variipes* está en el páramo de Colombia. *C. sparsus* habita la prepuña y puna (3.000 m o más) en Ecuador, Perú, y Bolivia. *C. oropha* es especie del altiplano, conocida de lugares entre 3.500 y 4.125 m en los Andes del Perú, del norte de Chile, y del noroeste Argentino. *C. alnorum* vive en los Bosques Montanos de alisos a 2.000 m en el noroeste Argentino.

C. rufipes se encuentra en selvas húmedas subtropicales y selvas de galería desde el sur de Brasil hasta Buenos Aires. *C. fuscipes*, sin embargo, ocupa principalmente la Región Neantártica desde Coquimbo hasta Tierra del Fuego, encontrándose en bosques de *Nothofagus* y otros ambientes típicamente chilenos, pero también cruza el Desierto Patagónico y la Pampa para alcanzar, hacia el nordeste, las cercanías de Buenos Aires. El Grupo *Aequalis*, por lo tanto, tiene una distribución en Sudamérica que, a grandes rasgos, puede compararse con cualquier otro elemento holártico, tal como la Subfamilia Diplazontinae o el género *Trachysphyrus*. De este modo, los diversos cuadros zoogeográficos representados en América Latina por diferentes grupos de especies de *Coccygomimus* y de muchos otros géneros cosmopolitas semejantes, demuestran claramente que dichos elementos de distribución mundial han tenido una larga historia en Meso y Sudamérica, caracterizada por varias invasiones distintas (probablemente en diferentes épocas del Terciario) y por una amplia adaptación a casi todos los principales tipos de habitats latinoamericanos.

Como ya hemos indicado, numerosos géneros cosmopolitas están presentes no sólo en la Región Neotropical sino también (y con especies endémicas) en la Neantártica. En realidad, el complejo cosmopolita es el segundo grupo más importante de la icneumonofauna Neantártica, donde consta de los siguientes 29 géneros, que enumeramos, con sus distribuciones geográficas mundiales, en la lista que sigue:

1. *Netelia* ——— mundial
2. *Lissonota* ——— mundial
3. *Venturia* ——— mundial
4. *Campoletis* ——— mundial
5. *Dusona* ——— mundial
6. *Diadegma* ——— mundial
7. *Hyposoter* ——— mundial
8. *Pristomerus* ——— mundial
9. *Ophion* ——— mundial
10. *Enicospilus* ——— mundial

11. *Cidaphus* ---- mundial
12. *Mesochorus* ---- mundial
13. *Habronyx* ---- mundial
14. *Diplazon* ---- mundial
15. *Phaeogenes* ---- mundial
16. *Pterocormus* ---- mundial
17. *Platylabus* ---- mundial
18. *Clistopyga* ---- ausente en Australia
19. *Coccygomimus* ---- "
20. *Syzeuctus* ---- "
21. *Exetastes* ---- "
22. *Parania* ---- "
23. *Homotropus* ---- "
24. *Diphyus* ---- "
25. *Hoplismenus* ---- falta en Australia y Africa.
26. *Setanta* ---- falta en Australia y Africa.
27. *Ctenichneumon* ---- falta en Australia y Africa.
28. *Colpotrochia* ---- falta en Africa.

Sólo el componente endémico, con 33 géneros (25 restringidos a la zona) está mejor representado en la Región Neantártica, que

el cosmopolita, mientras que el elemento Holártico incluye 9 géneros, el Neotropical sólo 7 y el Chaqueño 1. Podemos atribuir la abundancia de géneros cosmopolitas en la Región Neantártica, a la alta capacidad adaptativa que los caracteriza. Todos los que entran en esta parte del mundo incluyen no sólo grupos de especies selváticas, sino también otros grupos que habitan bosques templados caducifolios y aún bosques fríos aciculifolios, además de varios tipos de desiertos. De este modo, sobrevivieron en el suroeste de Sudamérica durante la creciente aridez y enfriamiento térmico de los tiempos post-oligocénicos, y aún durante las crisis climáticas pleistocénicas o más bien, como tiene que haber sido muchas veces el caso, se aprovecharon de intervalos menos drásticos durante aquellas revoluciones climáticas para extender sus distribuciones hasta la Región Neantártica, siguiendo desde el norte la ruta andina o subandina.

Finalmente, con respecto al origen del elemento biogeográfico cosmopolita sólo

podemos decir que, obviamente, fue un proceso múltiple, cuyos detalles son difíciles de desenredar. Muchos de los géneros con distribuciones verdaderamente mundiales (p. ej. *Netelia*, *Lissonota*, *Dusona*, *Diadegma*, *Hyposoter*, *Pristomerus*, *Ophion*, *Mesochorus* etc.) probablemente se originaron o iniciaron su diversificación moderna, a mediados del Terciario y en alguna parte del supercontinente eurasiático-norteamericano. Fueron desde el principio elementos parcialmente subtropicales o templado-cálidos con ciertas preadaptaciones a condiciones más frías, que les permitieron no solo aguantar los sucesos climáticos de los últimos 40 millones de años, sino también evolucionar nuevos grupos de especies bien ajustados fisiológica y etológicamente a climas con inviernos largos y helados. Esta fauna moderna y agresiva, que podemos denominar siguiendo a Evans (1966: 6), la Megageica, está mejor representada en las Regiones Neártica y Palaearctica (casi siempre conectadas por el Puente Bering) y también en la Oriental y la Etiópica, que están íntimamente relacionadas entre sí y separadas de la Región Palaearctica sólo por barreras climáticas (menos rigurosas antes del Pleistoceno). A partir de este gran centro de evolución, muchos géneros megageicos se dispersaron hacia el sur, en el Hemisferio Oriental a través del Archipiélago Indo-Australiano hasta Nueva Guinea o Australia y en el Hemisferio Occidental por las montañas de Mesamérica hasta por lo menos los Andes de Sudamérica. Por otra parte, gran número de los géneros cosmopolitas más termófilos y más disyuntivamente distribuidos tienen que pertenecer a la ya mencionada categoría "Gondwaniano-Occidental" de Raven y Axelrod (1975), habiendo transcurrido su radiación evolutiva principal en el supercontinente sudamericano-africano, antes de que aquel fuera partido por la deriva continental hace aproximadamente 90 millones de años. Entre estos últimos, podríamos, tal vez, incluir géneros como *Theronia*, *Xanthopimpla*, *Brachycyrtus*, *Xorides*, *Chirotica*, *Xanthocampoplex* y *Metopius*, algunos de los cuales están totalmente restringidos a regiones cálidas, mientras que otros por lo menos

incluyen grandes grupos de especies así limitados. Los géneros cosmopolitas teóricamente gondwaniano-occidentales también se destacan por la fuerte diferenciación morfológica de sus especies (muchos están divididos por los taxónomos en subgéneros bien marcados y son zoogeográficamente notables por su ausencia en la Región Neantártica, quizás el resultado de preferencias térmicas algo más cálidas, que las de los elementos megageicos. Podemos conjeturar, que los principales acontecimientos en la dispersión de este complejo tendrían que haber ocurrido en el Cretácico y la primera mitad del Terciario, siendo el Oligoceno hasta el Pleistoceno para estos géneros, en gran parte, un período de contracción de áreas geográficas hacia las regiones tropicales, aunque en ciertos casos p. ej. *Xorides*) nacieron en aquella época nuevos subgéneros plenamente adaptados a ambientes templados o aún árticos. No es fácil, en realidad, distinguir entre las dos grandes categorías cosmopolitas —la Megageica y la Gondwaniano-Occidental— y existen también seguramente géneros de distribución mundial que se originaron fuera de estos centros, por ejemplo en Australia o Sudamérica post-cretácicas. El análisis del elemento cosmopolita latino-americano, sin embargo, como el de los demás elementos biogeográficos reconocibles entre los Ichneumonidae de la región, reafirma plenamente que las faunas meso y sudamericanas constituyen una sola unidad, obviamente el producto de múltiples invasiones a través de América Central y que, por lo tanto, Meso y Sudamérica tienen que haber estado conectadas, por sustanciales puentes terrestres, no sólo en el Plioceno sino también repetidas veces durante todo el Terciario.

CONCLUSIONES

La Familia Ichneumonidae está representada en América Latina por unas 20.000 especies, siendo probablemente la familia del Reino Animal más numerosa de esta (o de cualquier otra) región del mundo. Aunque sólo el 10% de las especies latino-americanas han sido

descriptas, conocemos bastante bien los géneros y en base a dicha evidencia podemos llegar a las siguientes conclusiones, teorías e hipótesis acerca del origen y la dispersión geográfica de esta inmensa serie de avispas parasíticas.

1. Hay varios factores que propician la amplia dispersión geográfica de las Ichneumonidae. Ellos son insectos activos de vuelo rápido, sostenido y fuerte. Cada especie normalmente elige huéspedes entre varios géneros (o muchas veces aún familias u órdenes), siendo más importantes para el icneumónido el microambiente y tamaño del huésped que su posición filética. Ichneumonidae suelen ser tolerantes de temperaturas bastante bajas, y las áreas geográficas aún de géneros "tropicales" incluyen usualmente zonas donde hiela por lo menos esporádicamente en invierno.

Por otra parte, las Ichneumonidae pierden agua fácilmente y tienen que beber todos los días. Debido a eso, viven principalmente en selvas y bosques y evitan desiertos. Zonas áridas, altas cadenas de montañas y grandes extensiones de agua constituyen barreras importantes a su distribución.

2. La familia data del Cretácico y su evolución está íntimamente ligada con la de sus huéspedes preferidos, los Lepidoptera, y con la de las plantas agiospermas.

3. Los principales acontecimientos paleoclimáticos y geológicos, que determinaron la evolución y dispersión geográfica de la fauna latino-americana de Ichneumonidae fueron:

- a. La creciente aridez y enfriamiento térmico de la última mitad del Terciario, después del largo período de clima húmedo y subtropical que caracterizó al Mesozoico y a la primera parte del Terciario.

- b. Las glaciaciones y períodos interglaciales del Pleistoceno, con su alternancia de climas frescos y húmedos con climas más calurosos y secos.

- c. La orogenia que paulatinamente, a partir del Cretácico o fines del Terciario, iba creando los Andes de Sudamérica, las Sierras Madre de Mesoamérica y las Montañas Rocosas del Oeste de Norteamérica.

d. El establecimiento de una conexión terrestre entre Sud y Mesoamérica a través del Istmo de Panamá. Según evidencia proporcionada por las Ichneumonidae, dicho puente tiene que haber existido, quizás en forma interrumpida, durante casi todo el Terciario.

e. La existencia del Puente Bering entre Alaska y Siberia en forma más o menos interrumpida desde principios del Terciario.

f. La presencia de conexiones terrestres, desde el Jurásico y hasta mediados del Eoceno, entre Sudamérica y Antártida así como entre Australia y Antártida. Antártida durante esta época todavía tenía una biota bien desarrollada, por lo menos en la zona costera.

g. La antigua fusión de Sudamérica y Africa en un solo supercontinente, que empezó a partirse en dos, mediante deriva continental, hace unos 90 millones de años.

4. La fauna latino-americana de Ichneumonidae comprende 355 géneros que pertenecen a seis categorías zoogeográficas: (i) La Neotropical (174 géneros); (ii) La Neantártica (34 géneros); (iii) La Chaqueña (3 géneros); (iv) La Sonorense (8 géneros); (v) La Holártica (32 géneros); y (vi) La Cosmopolita (104 géneros).

5. La fauna Neotropical actual se extiende principalmente desde el sur de Brasil y norte de la Argentina hasta México.

Los géneros Neotropicales en su mayoría están muy ampliamente distribuidos. De los 174, 116 se hallan desde Brasil o la Argentina hasta América Central o México.

Al nivel principalmente específico, se puede distinguir tres grandes centros de evolución de las Ichneumonidae Neotropicales: (1) El Sudeste de Brasil; (2) La Zona Andina Oriental desde Colombia hasta la Argentina; y (3) Las montañas de Mesoamérica. Los centros más importantes son el brasileño y el andino.

La Cuenca del Amazonas alberga una fauna relativamente pobre y constituye hoy en día una barrera parcial entre los centros brasileño y andino.

La Región Neantártica tiene sólo 7 géneros Neotropicales.

En cambio, el este de Estados Unidos hasta Maryland o New Jersey, es habitado por 45 géneros Neotropicales de origen sudamericano, de los cuales 44 llegan hasta Argentina o el sur de Brasil. Este hecho sugiere que, antes del Pleistoceno y, sobre todo, durante la primera mitad del Terciario, Norteamérica debiera haber tenido una fauna muy diversificada de Ichneumonidae neotropicales (ahora diezmada por las glaciaciones pleistocénicas).

6. El origen próximo de la fauna neotropical es sudamericano. Su origen más remoto sería por lo menos doble. Hay un complejo "gondwaniano-occidental" que data del Cretácico Superior, cuando Sudamérica y Africa todavía formaban un solo continente, y otro complejo "palaeotropical antiguo" formado por viejos elementos palaeotropicales, que cruzaron el Puente Bering durante la climáticamente benigna primera parte del Terciario, pero cuya evolución independiente empezó a partir del Mioceno, cuando el enfriamiento del clima puso fin a la migración de elementos subtropicales entre Alaska y Siberia.

7. Los géneros Neantárticos están restringidos al sur de Sudamérica, y están mejor representados en los bosques templados de *Nothofagus* del centro y sur de Chile, y del suroeste Argentino (25 géneros endémicos de esta Región Neantártica).

Este conjunto evidentemente representa la vieja fauna del sur de Sudamérica y, tal vez, de la Antártida. Algunos géneros posiblemente están relacionados con la fauna Australiana, pero la mayoría son únicos y hacen de la fauna Neantártica una de las más fuertemente diferenciadas icneumonofaunas de todo el mundo.

En base a Ichneumonidae y otros insectos (sin hablar de la flora) la zona centro-sur chilena merece ser considerada una región biogeográfica plenamente distinta de la neotropical.

8. La Fauna Chaqueña se originó, a partir de viejos antecesores neotropicales, en los bosques o selvas por lo menos algo xerofíticos que, aún a comienzos del Terciario, estaban

presentes entre 25 y 35 grados de latitud austral en la Argentina y áreas adyacentes.

Sólo tres géneros de Ichneumonidae pertenecen a esta categoría, pero entre insectos mejor adaptados a condiciones semiáridas (p. ej. Hymenoptera Aculeata), encontramos abundantes elementos Chaqueños.

Durante la sequía de la última mitad del Terciario y en episodios pleistocénicos xerotérmicos, algunos géneros chaqueños rebasaron por mucho los límites de sus áreas originales, para llegar inclusive hasta los Estados Unidos de Norteamérica.

9. La Fauna Sonorense es la contraparte meso y norteamericana de la Fauna Chaqueña. Se originó en el oeste de Estados Unidos y norte de México como respuesta adaptativa a la creciente aridez de la última mitad del Terciario.

Algunos géneros sonorenses se aprovecharon de episodios climáticos xerotérmicos para extenderse hasta la Argentina, hasta el este de los Estados Unidos, y aún hasta Cuba y otras islas del Mar Caribe.

Como la Chaqueña, esta fauna incluye pocos icneumonidos higrófilos (sólo 8 géneros) pero muchos Hymenoptera superiores y otros animales xerófilos.

10. La Fauna Holártica consiste en elementos principalmente adaptados a los climas con inviernos largos y helados característicos de los bosques húmedos caducifolios y aciculifolios de Norteamérica y Eurasia.

Los 32 géneros Holárticos representados en América Latina aparentemente llegaron a la región en por lo menos tres invasiones distintas: (1) Una a comienzos del Terciario, cuyos representantes se hallan actualmente en casi toda Sudamérica, desde selvas tropicales hasta los altos Andes y la Región Neantártica; (2) Otra en el Mioceno y Plioceno, cuyos miembros ahora ocupan principalmente las zonas andinas y chilenas; y (3) otra más a principios del Plioceno, también actualmente restringida a los Andes, pero extendiéndose sólo hasta Perú, Bolivia y el noroeste Argentino y evitando la zona chilena.

Las montañas del oeste de América y, en especial, los Andes, han desempeñado un papel fundamental en la dispersión de estos géneros septentrionales, proporcionándoles un corredor de clima fresco a través de las latitudes tropicales.

11. La Fauna Cosmopolita está integrada por géneros de amplia distribución que se hallan por lo menos en varios de los continentes tanto del Hemisferio Occidental como del Oriental.

Tiene, por un lado, géneros inmensos y abundantes distribuidos efectivamente por todo el mundo y otros más pequeños, de distribución disyuntiva, y, verosímilmente, muy viejos.

Incluimos aquí el elemento pantropical al que pertenecen sólo 5 géneros de Ichneumonidae.

En América Latina, los géneros cosmopolitas típicos se caracterizan por estar representados por distintos grupos de especies en casi todas las provincias biogeográficas desde selvas pluviales hasta la puna alto-andina.

En la Región Neantártica encontramos bien representados a 28 géneros cosmopolitas, lo que demuestra la excepcional flexibilidad adaptativa y grandes poderes de dispersión característicos de este inmenso grupo.

Agradecimientos

Este proyecto estuvo subvencionado en gran parte por subsidios de la Fundación Nacional de Ciencias de los Estados Unidos (GB-6925 y DEB-75-22426) y de la Sociedad Geográfica Nacional de los Estados Unidos a través de su Comité para Investigación y Exploración (1973, 1974 y 1975).

La Fundación y el Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán (Argentina) en todo momento desde 1964 ha ayudado generosamente al autor, haciendo disponibles sus espléndidas colecciones y biblioteca, proporcionando información acerca de lugares propicios para recolección entomológica, y muchas veces facilitando el uso de un vehículo

oficial y chofer. Entre el personal del Instituto Lillo me es grato en especial mencionar por su colaboración a los doctores José A. Haedo, Raymond Laurent, Abraham Willink, y Lionel Stange, al Ingeniero Agrónomo Arturo Terán, y al Licenciado Patricio Fidalgo.

Al Departamento de Agricultura de la Universidad del Norte de Arica, Chile, debo agradecer una cooperación entusiasta y eficaz de tres años (1975-1977) hecha posible por la amable intervención del Profesor Raúl Cortés P. con la ayuda de los Ingenieros Agrónomos Mauricio Jiménez R., Alfonso Matta V., y Héctor Vargas C. junto con el Técnico Agrícola Nelson Hichins O. y los Auxiliares Gerardo Díaz P. y Ricardo Mendoza M.

En el año 1972 fui nombrado Investigador Asociado a la Colección de Artrópodos del Estado de Florida en Gainesville (EEUU) y, a través del Encargado de dicha colección, el Dr. Howard V. Weems Jr., he podido obtener gran parte del equipamiento entomológico empleado en recientes viajes de recolección a América Latina.

En América Latina me ayudaron muy generosamente un gran número de amigos y colegas, entre los cuales me es grato citar al Dr. Domingo Jakúlica de la Universidad Nacional de Salta (Argentina), a los Sres. Adolfo, Arturo, y Pablo Navajas Artaza del Establecimiento Las Marías en Corrientes (Argentina), al Dr. Luis Tejada del Instituto Tecnológico de Monterrey (México), al Dr. Gonzalo Halffter y al Licenciado Pedro Reyes del Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, al Sr. Francis Wise (Northern Perú Mining Company, Lima, Perú), al Dr. Francisco Carrasco Zamora de la Universidad Nacional de Cuzco (Perú), al Ing. Luis Liceras Zarate de la Universidad Agraria de la Selva (Tingo María, Perú), a los Ingenieros Oscar Terán y José Rocavado (Comisión Nacional del Estudio de la Caña y del Azúcar, Santa Cruz, Bolivia), al Ingeniero Antonio Krapovickas de la Universidad Nacional del Nordeste (Argentina), al Lic. Alberto S. García Ferrer (Tucumán, Argentina), y al Profesor J.S. Moure (Universidade do Paraná, Curitiba, Brasil).

Igualmente hago llegar mi agradecimiento a la Dra. E. Ruth Witkus quien, como Jefa del Departamento de Biología de Fordham University, en todo momento apoyaba y alentaba esta investigación. Estoy también especialmente reconocido a los alumnos de Fordham, Anthony F. Cerbone, Charles Calmbacher, y Edward Demarest, los que en determinados viajes de recolección entomológica en América Latina aportaron su valiosa colaboración como ayudantes de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- AXELROD, D. I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora.- *Bot. Rev.* 24 7: 433-509.
- BARTLETT, A. S. and BARGHOORN, E.S. 1973. Phytogeographic History of the Isthmus of Panamá, p. 203-299. *En* A. Graham (ed.), *Vegetation and Vegetational History of northern Latin America*, Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam.
- BIGARELLA, J. J. and G. O. DE ANDRADE. 1965. Contribution to the Study of the Brazilian Quaternary. *International Studies of the Quaternary*, Geol. Soc. America, Special Papers, No 84, p. 431-551, New York.
- CABRERA, A.L. y WILLINK, A. 1973. Biogeografía de América Latina, p. 1-220. Organización de los Estados Americanos, Serie de Biología, Monografía No 13. Washington.
- DARLINGTON, P. J. 1957. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*, p. 1-675. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- DASCH, C.F. 1964. The Neotropical Diplazontinae.- *Contrib. Amer. Ent. Inst.* 1: 1-77.
- EVANS, H. E. 1966. A Revision of the Mexican and Central American Spider Wasps of the Subfamily Pompilinae.- *Mem. Amer. Ent. Soc.* 20: 1-440.
- GRAHAM, A. 1973. History of the Arboreal Temperate Element in the northern Latin American Biota. *En* A. Graham (ed.), *Vegetation and Vegetational History of northern Latin America*, p. 301-312. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam.
- HALFFTER, G. 1974. Eléments anciens de l'Entomofaune Néotropicale: ses Implications Biogéographiques.- *Quaestiones Entomologicae* 10: 223-262.
- 1976. Distribución de los Insectos en la Zona

- de Transición Mexicana, Relaciones con la Entomofauna de Norteamérica.- *Folia Entomologica Mexicana* 35: 1-64.
- HERSHKOVITZ, P. 1972. Neotropical Recent Mammals. *En* Keast, A.; Erk, F. C.; and Glass, B. (eds.). *Evolution, Mammals, and Southern Continents*, p. 311-431. Albany, State University of New York Press.
- MARTIN, P. S. 1958. A Biogeography of Reptiles and Amphibians in the Gómez Farías Region, Tamaulipas, México.- *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 101: 1-102.
- MICHENER, C. D. 1954. The Bees of Panamá.- *Bull. amer. Mus. nat. Hist.* 104, 1: 1-175.
- NYGREN, W. E. 1950. Bolívar Geosyncline of Northwestern South America.- *Bull. am. Assoc. Petrol. Geol.* 34, 10: 1998-2006.
- PATTERSON, B. and R. PASCUAL. 1972. The Fossil Mammal Fauna of South America. *En* Keast, Erk, and Glass (eds.). *Evolution, Mammals and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany.
- PORTER, C. C. 1967. A Revision of the South American *Trachysphyrus*.- *Mem. amer. Ent. Inst.* 10: 369-416, 14 figs.
- 1970. A Revision of the South American Species of *Itopectis*.- *Acta zool. lilloana* 26: 63-104, 18 figs.
- 1970. A Revision of the South American *Coccygomimus*.- *Studia Entomologica* 13, 1-4: 1-192, 31 figs.
- 1971. A Revision of the Genus *Dotocryptus*.- *Acta zool. lilloana* 26: 211-235, 11 fig.
- 1975. A New Floridian *Polycyrtidae* with Comments on Zoogeography of the Florida Mesostenini.- *Florida Entomologist* 58, 4: 247-255, 2 figs.
- 1977. A Revision of the Genus *Epirhyssa*. 182 p. en manuscrito, 56 figs. *Studia Entomologica* (1977). (En Prensa).
- 1978. *Periceros* in México, with Comments on Insect Distribution in the Northern Neotropics.- *Florida Entomologist* 61: 69-76, 4 figs.
- RAVEN, P. and D. AXELROD. 1975. History of the Flora and Fauna of Latin America.- *American Scientist* 63, 4: 420-429.
- RAVEN, P. 1963. Amphitropical Relationships in the Floras of North and South America.- *Quart. Rev. Biol.* 38: 151-177.
- ROSS, H. H. 1973. *Biological Systematics*, p. 1-345. Addison-Wesley Publishing Co. Reading, Mass.
- SLATER, J. A. 1974. A Preliminary Analysis of the Derivation of the Heteroptera Fauna of the Northeastern United States with Special Reference to the Fauna of Connecticut. Twenty Fifth Anniversary Memoirs: Connecticut Entomological Society, p. 145-213.
- SOLBRIG, O. 1976. The Origin and Floristic Affinities of the South American Temperate Desert and Semidesert Regions. *En* D. Goodall (ed.), *Evolution of Desert Biota*, p. 7-49. University of Texas Press, Austin.
- SPENCER, K. A. and STEGMAIER, C. E. Jr. 1973. The Agromyzidae of Florida... *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas* 7: 1-205.
- TOWNES, H. K. 1960. Ichneumon-flies of America north of México: 2. Subfamilies Ephialtinae... *Bull. U.S. natl. Mus.* 216, 2: 1-676.
- 1962. Ichneumon-flies of America north of México: 3. Subfamily Gelineae...- *Bull. U.S. natl. Mus.* 216, 3: 1-602.
- 1966. A Catalog and Reclassification of the Neotropical Ichneumonidae.- *Mem. Amer. Ent. Inst.* 8: 1-367.
- 1969. Genera of Ichneumonidae, pts. 1-3.- *Mem. Amer. Ent. Inst.* 11: 1-300; 12: 1-537; 13: 1-307.
- 1971. Genera of Ichneumonidae, pt. 4.- *Mem. Amer. Ent. Inst.* 17: 1-372.
- 1971. Ichneumonidae as Biological Control Agents. *Proc. Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management* 3: 235-248.
- TURNER, R. 1919. Notes on Ichneumonidae in the British Museum I.- *Ann. and Mag. Nat. Hist.* (9) 3: 550-558.
- UDVARDY, M.D.F. 1969. *Dynamic Zoogeography*. Van Nostrand and Reinhold, New York.
- WILLIAMS, F. X. 1931. *Handbook of the Insects and other Invertebrates of Hawaiian Sugar Cane Fields*. Advertiser Publishing Co., Honolulu.

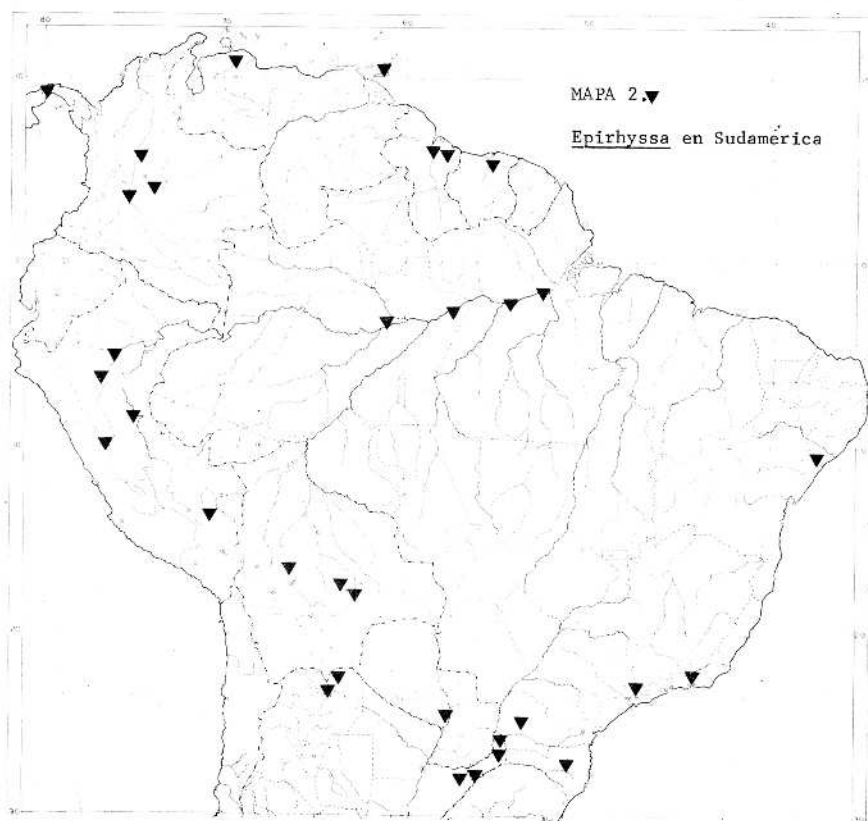
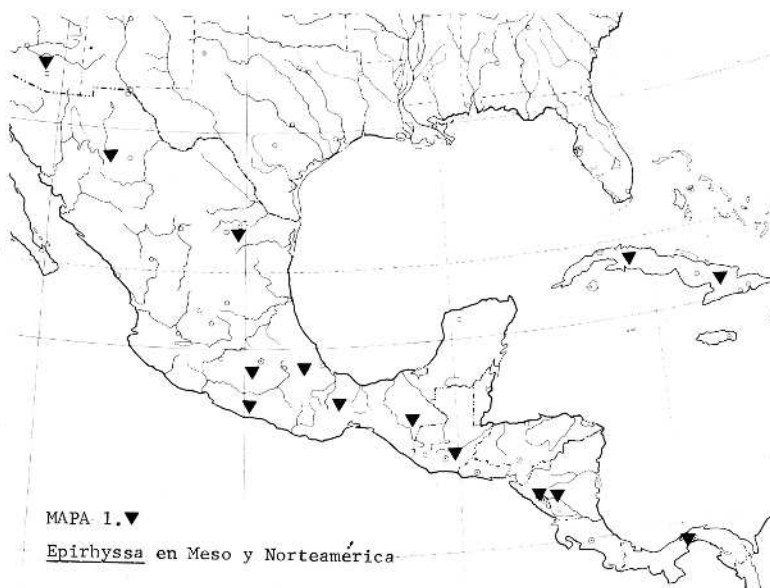
Dr. CHARLES PORTER

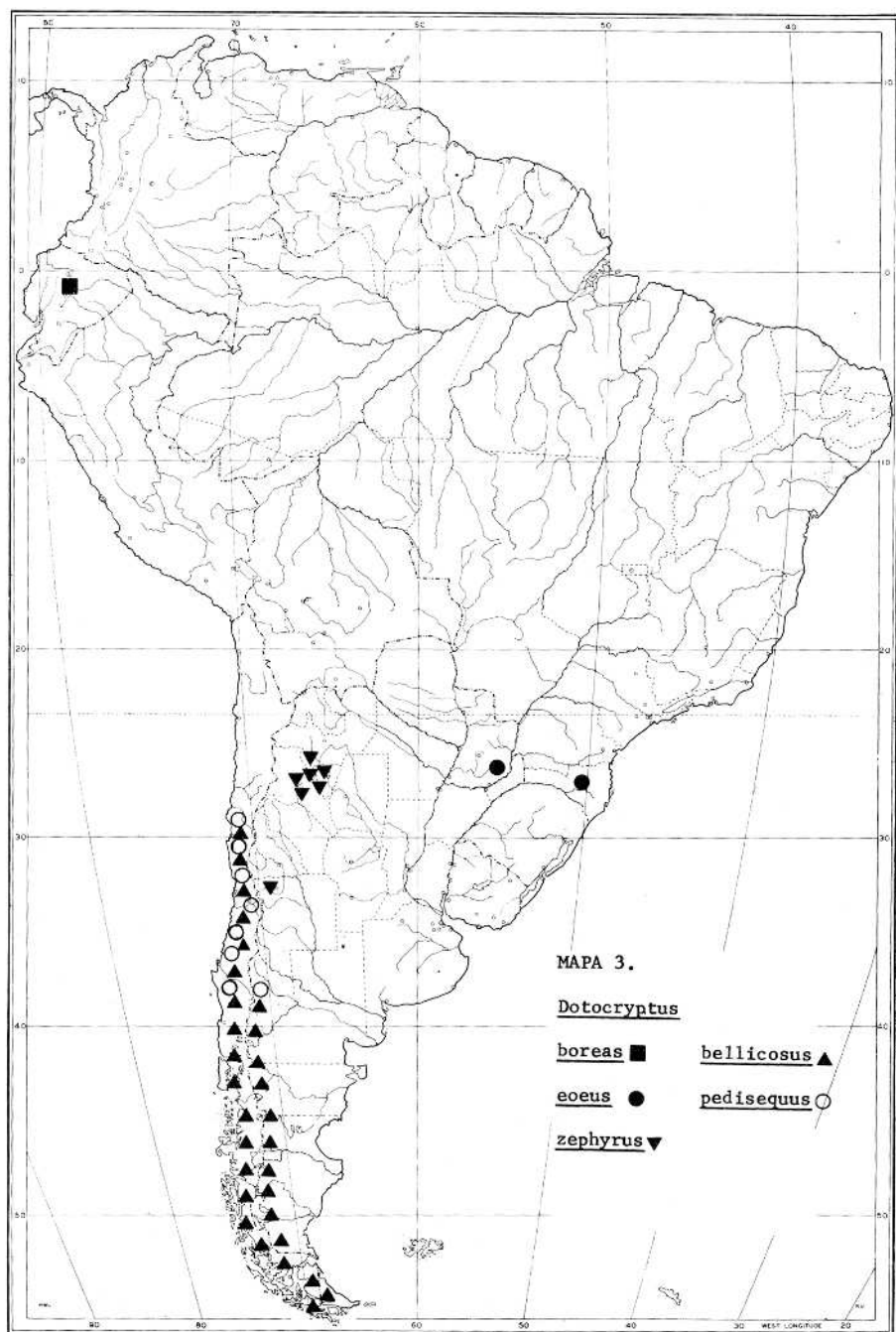
Department of Biological Sciences
Fordham University
Bronx, N.Y. — U.S.A.

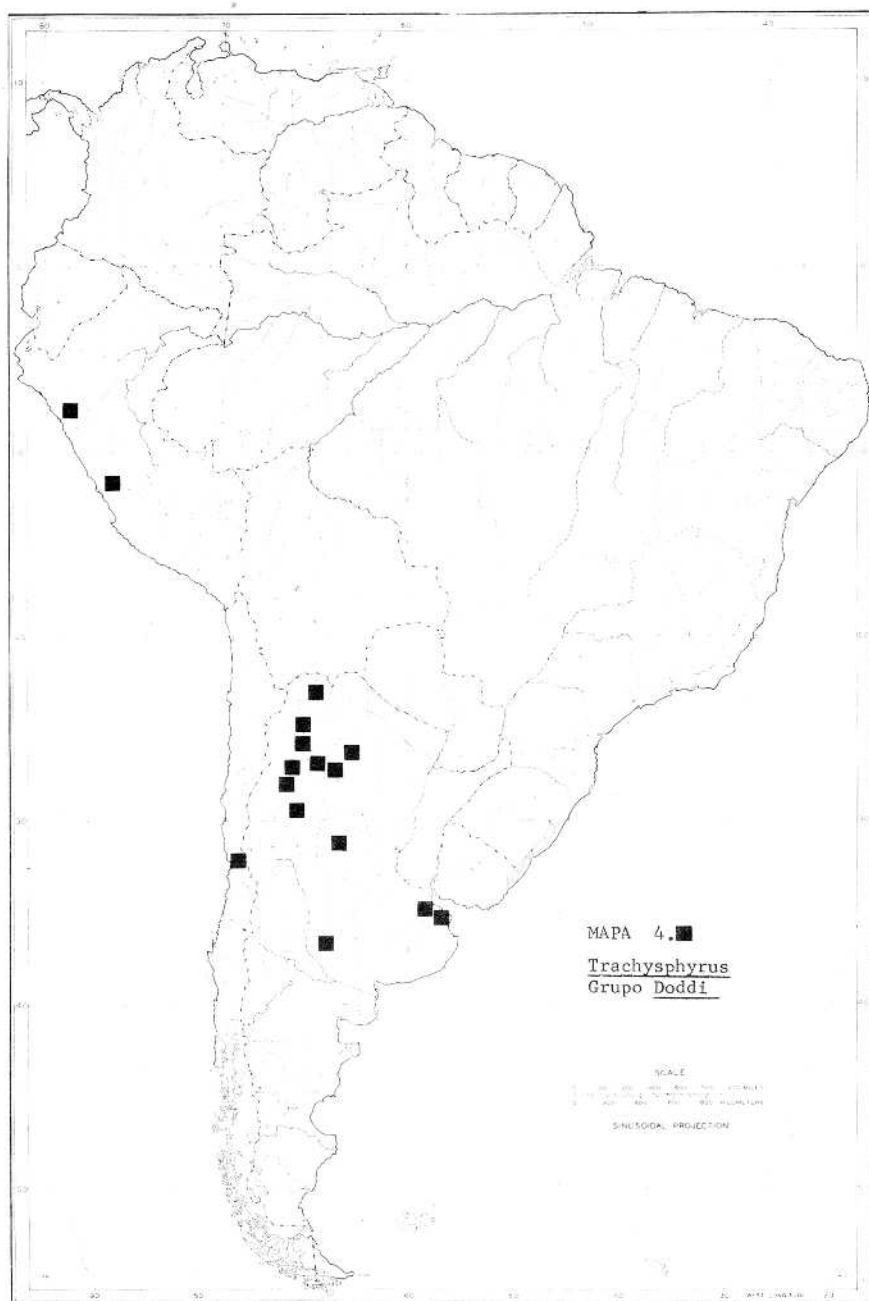
TABLA I. DISTRIBUCION DE GENEROS NEOTROPICALES DE MESOSTENINI
SEGUN REGION GEOGRAFICA

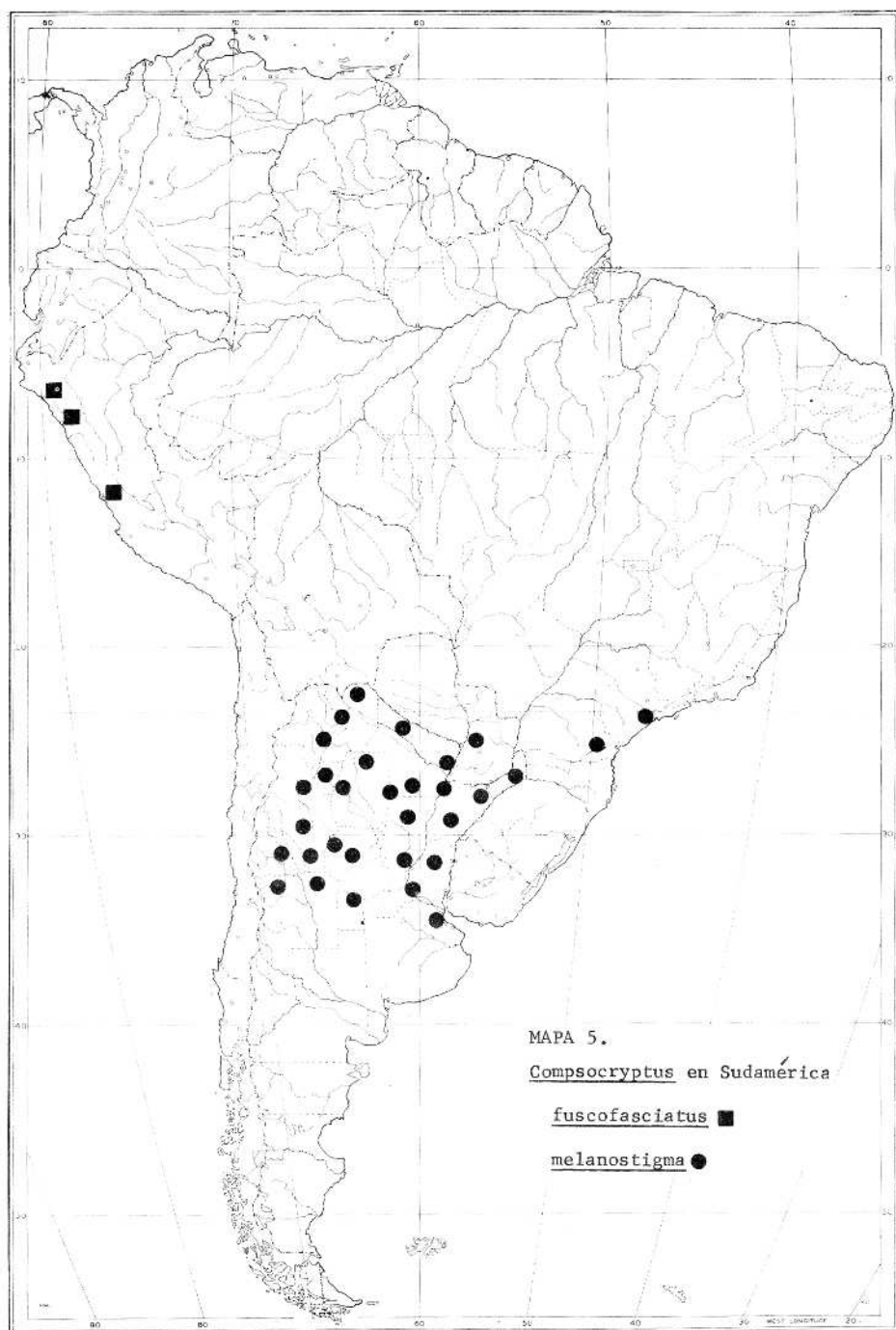
	Brasileña	Andina	Mesoamericana	Amazónica	Caribe	EEUU Oriental
<i>Camera</i>	+	+	+	-	-	-
<i>Cyclaulus</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Distictus</i>	+	+	+	-	-	-
<i>Biconus</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Cryptopteryx</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Leptarthron</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Diplohimas</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Trihapsis</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Tricentrum</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Monothela</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Lamprocryptidea</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Baryceros</i>	+	+	+	+	-	+
<i>Whymperia</i>	-	+	+	+	-	-
<i>Tretobasis</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Cryptanura</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Harpura</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Acorystus</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Mecistum</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Hercana</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Bicristella</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Polycyrtus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Dicamixus</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Lamprocryptus</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Glodianus</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Loxopus</i>	+	+	+	-	-	-
<i>Diapetimorpha</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Debilos</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Prosthoporus</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Bicryptella</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Basileucus</i>	+	+	-	-	-	-
<i>Strabotes</i>	-	+	-	+	+	-
<i>Latosculum</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Polyphrix</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Mallochia</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Lymeon</i>	+	+	+	-	-	+
<i>Rhinium</i>	+	+	+	-	-	-
<i>Acerastes</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Dismodix</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Polycyrtidea</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pachysomoides</i>	+	+	+	-	+	+
<i>Bathyzonus</i>	+	+	+	-	-	-

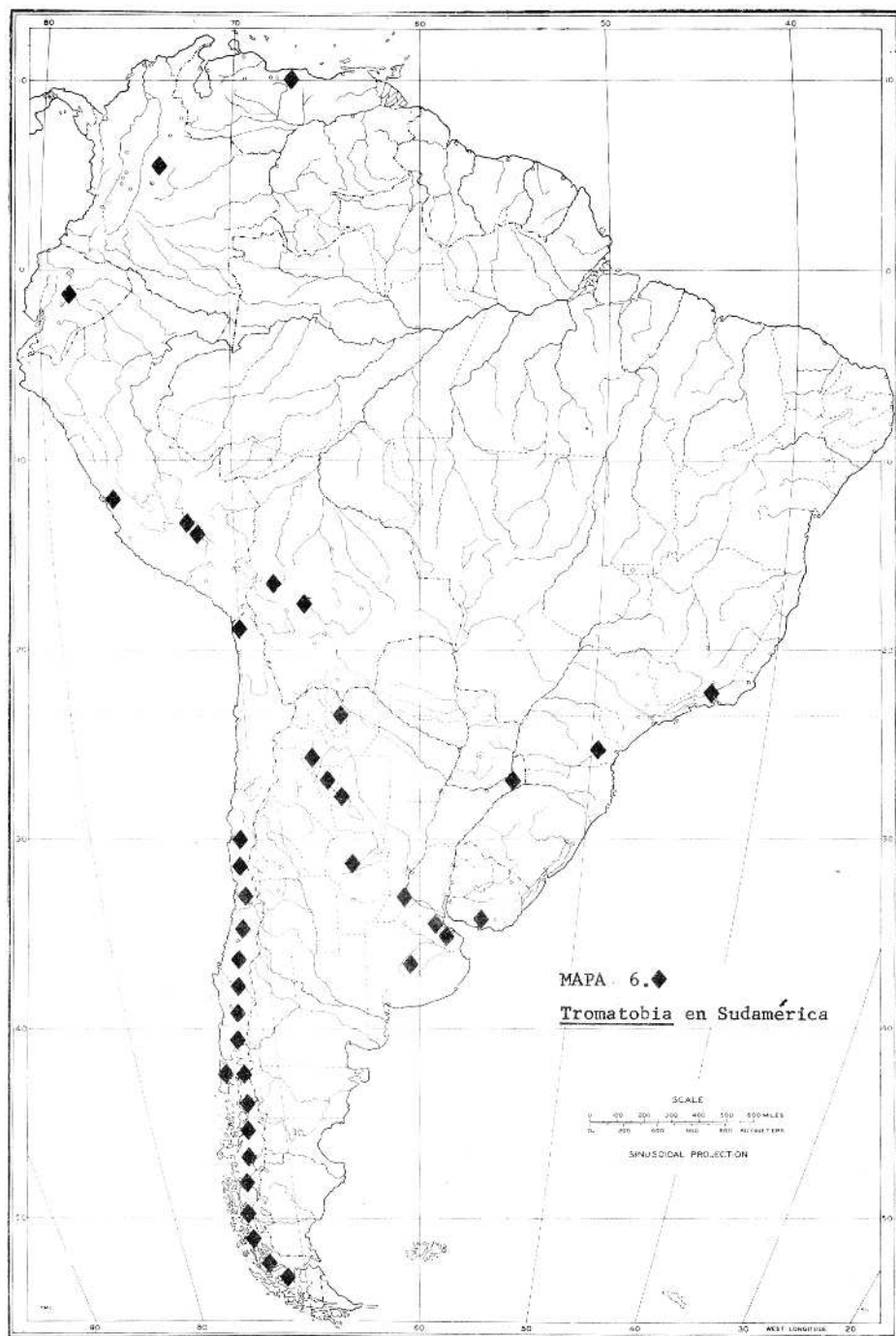
	Brasileña	Andina	Mesoamericana	Amazónica	Caribe	EEUU Oriental
<i>Toechorychus</i>	+	+	+	+	—	—
<i>Golbachella</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Priotomis</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Melanocryptus</i>	+	+	+	+	—	—
<i>Trachyglutus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Chamula</i>	—	+	+	—	—	+
<i>Photocryptus</i>	+	+	+	+	—	—
<i>Messatoporus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cestrus</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Digonocryptus</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Trypha</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Agonocryptus</i>	+	+	+	+	—	+
<i>Nesolinoceras</i>	—	—	—	—	+	—
Nº Géneros	41	47	32	23	12	13
% del Total	78%	87%	60%	43%	22%	24%
Nº endémicos	5	6	—	1	1	—
% del Total	9.3%	11%	—	1.9%	1.9%	—

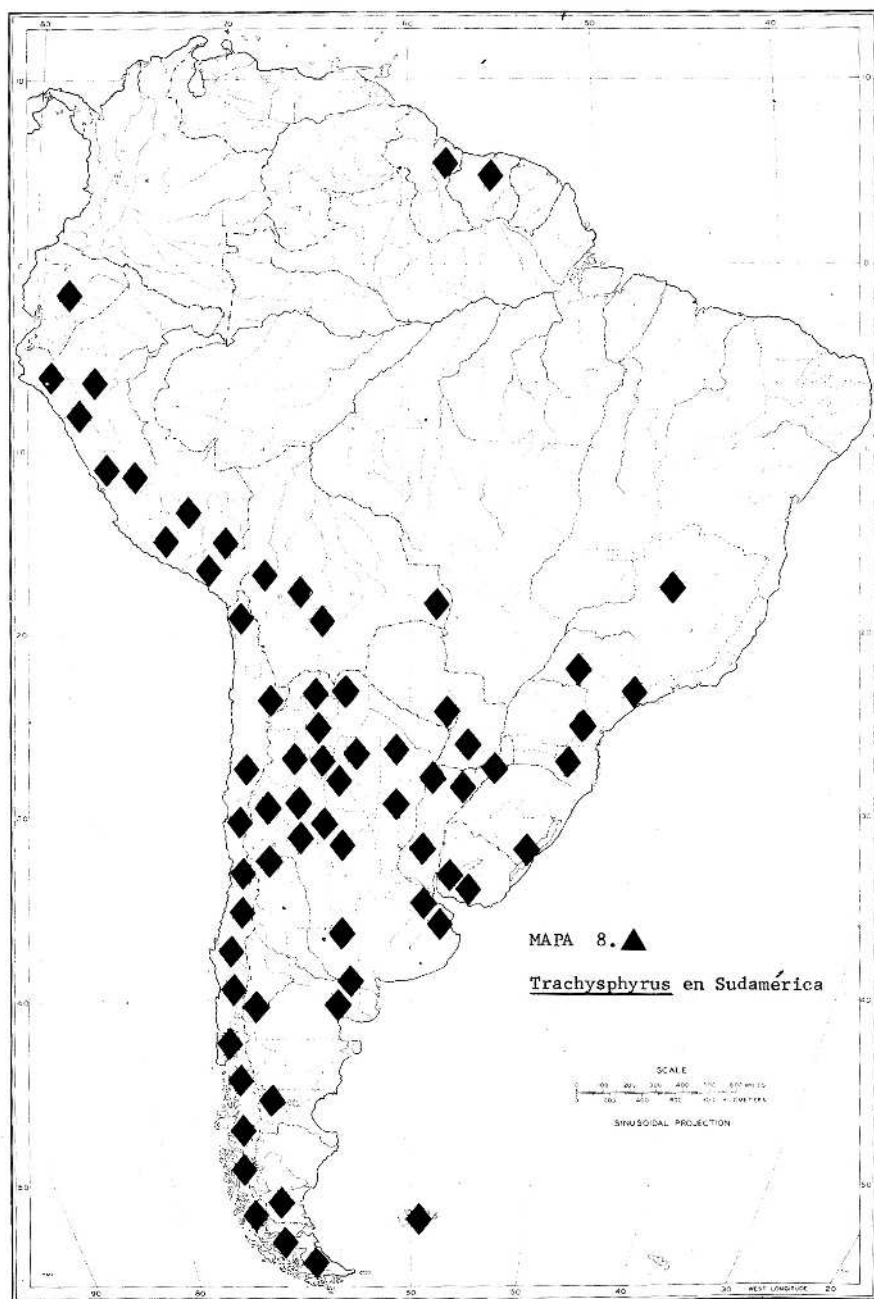












MAPA 11.

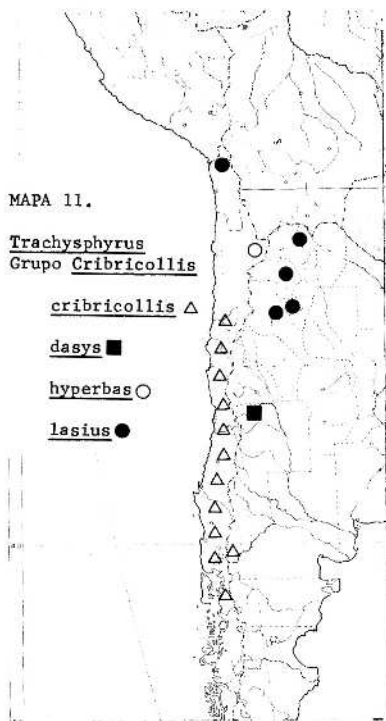
Trachysphyrus
Grupo Cribricollis

cribricollis △

dasys ■

hyperbas ○

lasius ●



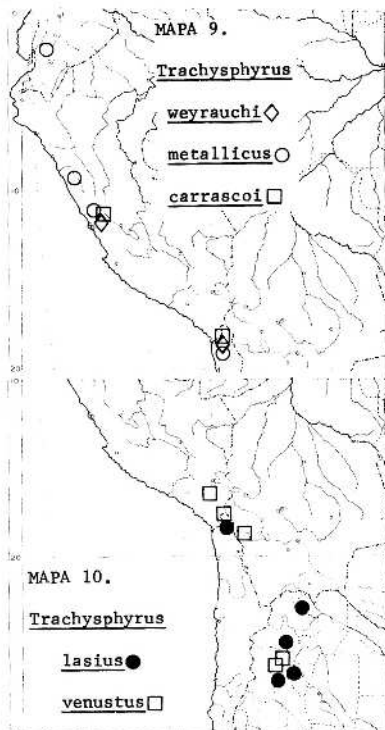
MAPA 9.

Trachysphyrus

weyrauchi ◇

metallicus ○

carrascoi □

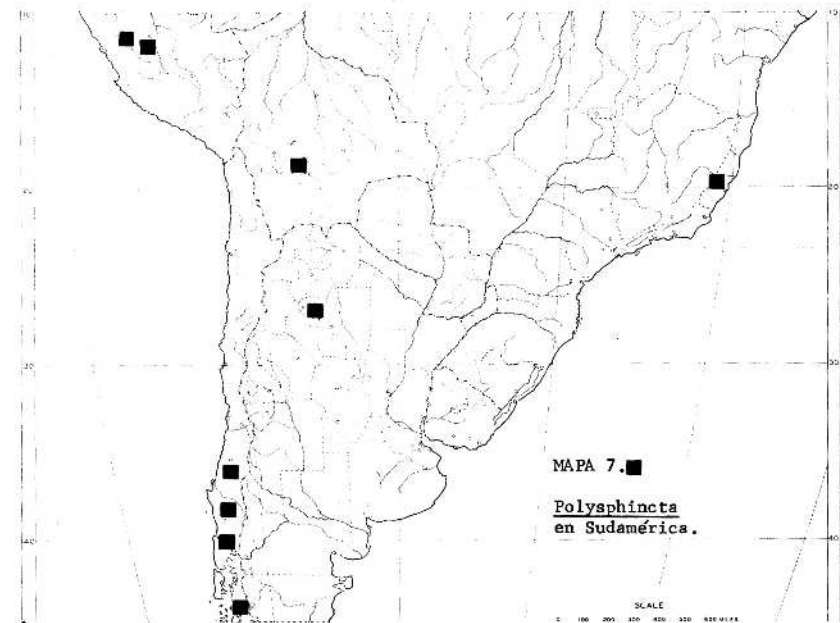


MAPA 10.

Trachysphyrus

lasius ●

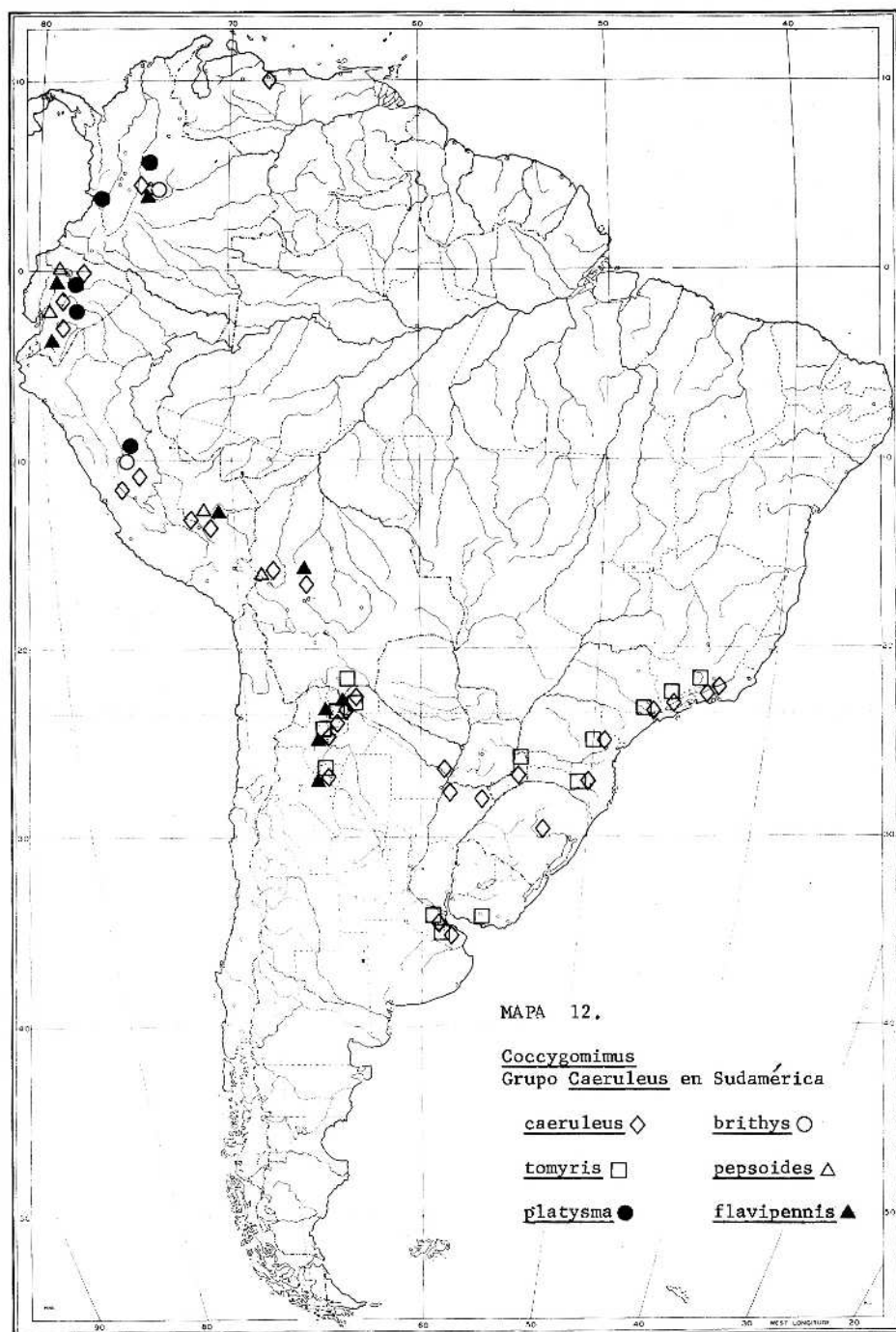
venustus □

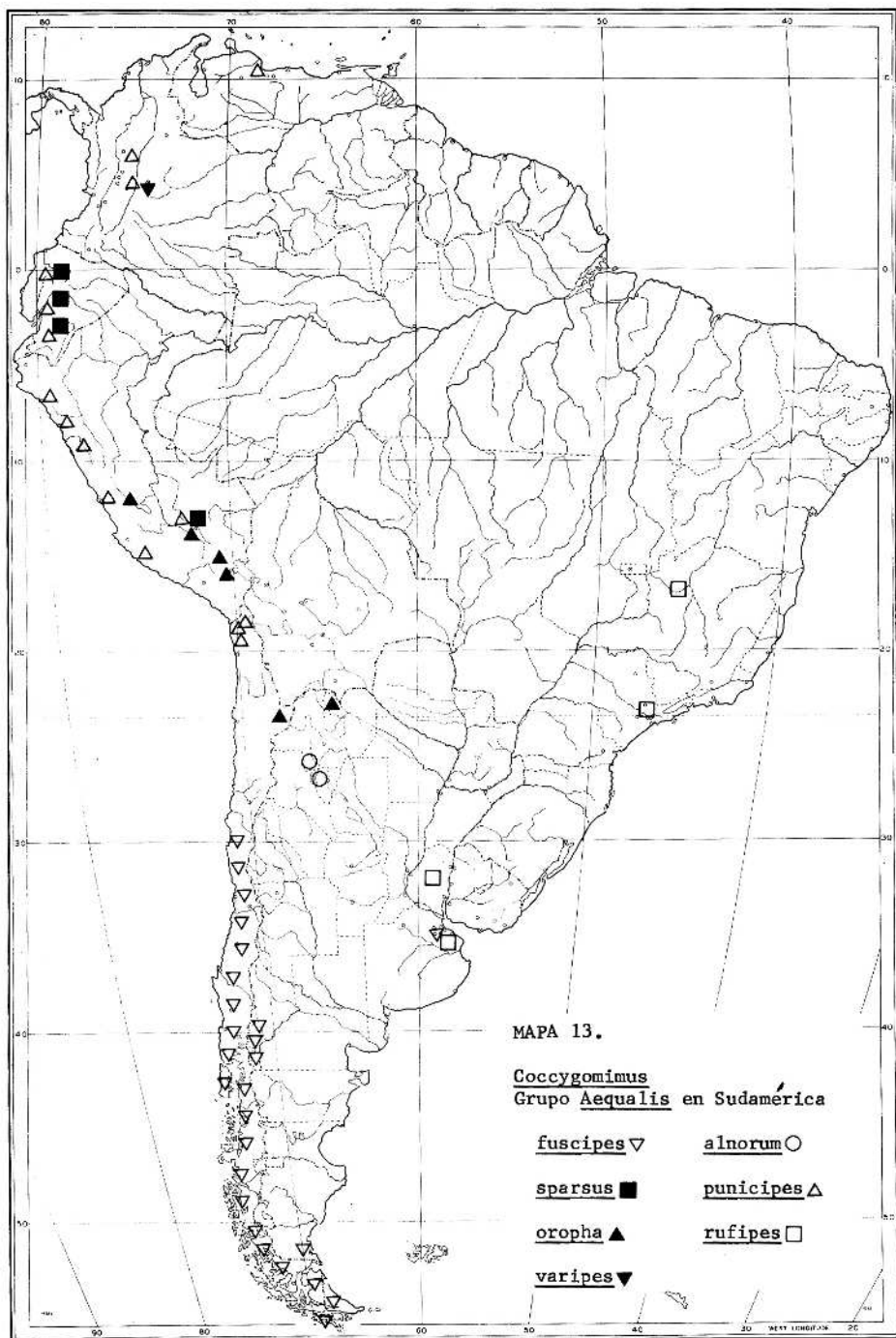


MAPA 7. ■

Polysphincta
en Sudamérica.

SCALE
0 100 200 300 400 500 600 Miles





I N D I C E

	Pág.
INTRODUCCION	6
COMPOSICION ZOOGEOGRAFICA ACTUAL DE LA FAUNA LATINOAMERICANA	
DE ICHNEUMONIDAE	11
I. GENEROS NEOTROPICALES	11
1. Generalidades	11
2. Principales Centros de Evolución	13
a. La Región Brasileña	14
b. La Región Andina	15
c. La Región Mesoamericana	15
3. Centros Secundarios	17
a. La Cuenca Amazónica	17
b. El Este de Norteamérica	18
4. Origen de la Fauna Neotropical	21
II. GENEROS NEANTARTICOS	22
III. GENEROS CHAQUEÑOS	24
IV. GENEROS SONORENSES	25
V. GENEROS HOLARTICOS	27
VI. GENEROS COSMOPOLITAS	32
CONCLUSIONES	36
AGRADECIMIENTOS	38
BIBLIOGRAFIA	39
TABLA I	41