

ANÁLISIS CLADÍSTICO DE *SIMULIUM* (*PTERNASPATHA*) ENDERLEIN CON DATOS SOBRE SU DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA (DIPTERA: SIMULIIDAE)

A CLADISTIC ANALYSIS OF *SIMULIUM* (*PTERNASPATHA*) ENDERLEIN, WITH INFORMATION ON GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION (DIPTERA: SIMULIIDAE)

S. COSCARÓN¹ y C.L. COSCARÓN-ARIAS²

ABSTRACT

Simulium (*Pternaspatha*) is a peculiar southern South American blackfly subgenus, with 26 species distributed along the Andes from Tierra del Fuego to SW Peru, and one species in Ecuador. It is a monophyletic taxon defined by two synapomorphies: 1) "female scutum gray, with 1 + 1 sublateral and median black, dusted, longitudinal stripes, median stripe divided longitudinally by a fine grayish line and abdomen with 1 + 1 whitish submedian spots with variable size and distribution among tergites", and 2) "distimere of male genitalia subquadrate with slow concavity distally and subapical spine", and without resemblance with the remaining tropical *Simulium* subgenera. A cladistic analysis was conducted using 24 morphological characters from the male, female, pupa, and larva. Polarity of characteres was based on the outgroup comparison method, using "*blancasi*" group, from Chile and the Peruvian desert. With mh* option of Hennig86 program 12 most parsimonious cladograms were obtained, each with 44 steps and a consistency index of 0,97 and retention index of 0,98; with bb* option 86 most parsimonious trees were obtained. A strict consensus tree was calculated. This cladogram define two monophyletic groups that corresponded to "*nemorale*" and "*nigristrigatum*" groups in accordance to Coscarón and Wygodzinsky (1972). Two maps with *S. (Pternaspatha)* geographical distribution and relationships of clados with biogeographical areas are added.

KEY WORDS: Phylogeny, biogeography, *Simulium* (*Pternaspatha*), Diptera, Simuliidae.

INTRODUCCIÓN

El subgénero *Pternaspatha* del género *Simulium* constituye un taxón peculiar de la región Neotropical que incluye hasta el momento 26 especies, distribuido en el suroeste de América del Sur, desde Tierra del Fuego hasta la Puna, con una especie de Ecuador. *S. (Pternaspatha)* se encuentra en áreas templadas a frías, prefiriendo sus estados inmaduros aguas frías, cristalinas, en ríos de mediana a fuerte corriente y elevado caudal, en regiones con alturas que alcanzan 4.700 m, predominando entre 400 y 3.000 m, pero presentes hasta la desembocadura al nivel del mar en altas latitudes. El comportamiento alimentario de las

hembras indica que muestran antropofilia (*S. annulatum*, *bachmanni*, *barbatipes*, *deagostinii*, *dureti* y *pichi*), pero sus molestias no son tan marcadas como ocurre con otras especies de *Simulium* neotropicales.

Sus especies se caracterizan por tener.

- 1) Hembras de color gris polinoso, presentando escudo con 1 + 1 bandas longitudinales, sublaterales y mediana negras y tergitos abdominales con manchas blanquecinas simétricas sobre fondo negro dando ornamentación variable.
- 2) Machos con distímero subcuadrado y concavidad distal, con o sin tubérculos externamente y con espolón subapical.

A estas peculiaridades se suman otras características a veces compartidas por algunos subgéneros de *Simulium* tales como : Pupas con elevado número de tricomas de forma y tamaño variable, capullo proyectado ventralmente, larva con abertura gular profunda.

Sus características morfológicas lo separan clara-

¹ Fac. Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.

² Fac. Ciencias Agrarias, Cinco Saltos (R.N.), Argentina.

mente de los restantes subgéneros de *Simulium* tropicales, lo que hace sospechar que tuvieran un linaje diferente. Su mayor afinidad la tiene con el grupo *blancasi* Wygodzinsky y Coscarón (1970) del área del Desierto de Chile y Perú y flanco occidental de la Puna.

Pternaspatha fue creado por Enderlein (1930) con categoría de género, disponiendo *Pternaspatha nigristrigata* como genotipo; Stone (1963) lo consideró con categoría subgenérica dentro de *Simulium*. Wygodzinsky y Coscarón (1967) y Coscarón y Wygodzinsky (1972) en sus revisiones mantienen similar categoría taxonómica y continúan utilizándola en trabajos posteriores (Wygodzinsky y Coscarón, 1979; Coscarón y Matta, 1982; Coscarón, 1987 y 1991).

El objetivo de este trabajo es establecer las probables relaciones filogenéticas y determinar grupos de especies, así como dar a conocer la distribución actualizada de ellas, incluyendo comentarios sobre su biogeografía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis cladístico

Se empleó el método de sistemática filogenética desarrollada por Hennig (1966). El estudio de los caracteres se hizo en base a material depositado en el Museo de La Plata (Argentina) y el American Museum of Natural History (New York, USA). No se consideró *S. walterwittmeri* por no presentar caracteres suficientes para separarlo de *S. bachmanni*. La información fue procesada con la ayuda del programa Hennig86 versión 1.5 (Farris, 1988) empleando la opción mh* para construir los cladogramas iniciales y seguida por la opción bb* para calcular los árboles. Cuando el análisis dio más de un árbol se calculó el árbol de consenso estricto, aplicando la opción Nelson del Hennig86.

La polaridad de los caracteres fue establecida por múltiples comparaciones con el grupo externo (Wattous y Wheeler, 1981). Para ello fue seleccionado el "grupo *blancasi*" (Wygodzinsky y Coscarón, 1970) compuesto por 3 especies que constituyen un taxón innominado de rango subgenérico (Coscarón, 1987).

Se han utilizado 24 caracteres externos de hembras, macho, pupa y larva tanto de tipo ornamental como morfológico. Los caracteres multiestados fueron codificados como aditivos (carácter número 2) y como no aditivos (caracteres, 3, 4, 7, 15, 18, 19, 20, 21, 22 y 23). La Tabla I contiene la matriz de datos empleada.

Caracteres y estado de los caracteres usados en el análisis cladístico del subgénero

Pternaspatha

0 = estado plesiomorfo

Hembra

- 1: Coloración cuerpo.
 - 0: Escudo y abdomen negro sin bandas.
 - 1: Escudo y abdomen gris polinoso, el primero con 1+1 bandas longitudinales sublaterales y mediana negra opaca y el segundo sobre fondo negro presentando 1+1 manchas blanquecinas submedianas de variable tamaño y disposición en los diferentes tergitos.
- 2: Coloración tergitos abdominales III-V.
 - 0: Negros, con manchas blanquecinas en III-V o totalmente castaños.
 - 1: Totalmente negros.
 - 2: Negros, solamente con 1+1 manchas blanquecinas en III.
 - 3: Negros, solamente con 1+1 manchas blanquecinas en III y V.
- 3: Forma de mancha submediana blanquecina en T. III, en presencia de T. IV sin 1+1 mancha blanquecina.
 - 0: Tergito III sin 1+1 mancha blanquecina.
 - 1: Con 1+1 mancha blanquecina ovoidal o subcircular.
 - 2: Con 1+1 mancha subtriangular o subtrapezoidal más alta que ancha.
- 4: Tipo de banda submediana blanquecina en T. III-V.
 - 0: Sin 1+1 mancha blanquecina en T. IV.
 - 1: Con 1+1 banda blanquecina en T. III-V, no bien evidentes las del T. IV-V por ser reducidas.
 - 2: Con 1+1 mancha blanquecina en T. III-V continua, ancha, aproximadamente tan ancha como larga en cada tergitos.
- 5: Fusión en tergitos VI de 1+1 banda submediana blanquecina continua que abarca del tergitos II-V.
 - 0: No se fusionan totalmente en T. VI (por presencia de mancha mediana negra en dicho tergitos).
 - 1: Fusionadas totalmente en T. VI (por no presentar mancha mediana negra).
- 6: Presencia de 1+1 manchas blanquecinas aisladas reducidas sin formar banda en T. III-V.
 - 0: Ausente.
 - 1: Presente.

TABLA I
 MATRIZ DE DATOS DE 26 ESPECIES DE *SIMULIUM* (*PTERNASPATHA*) CON *SIMULIUM* "GRUPO BLANCAST"
 COMO GRUPO EXTERNO.
 CARÁCTER 2: ADITIVO, CARACTERES 3, 4, 7, 15, 18, 19, 20, 21, 22 Y 23: NO ADITIVOS

ESPECIES	CARACTERES																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
outgroup	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
annulatum	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	5	?	0	0
caprii	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	5	?	0	0	
nieliferum	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	
hectorvargasi	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	3	0	
albicinctum	1	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	
luchoi	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	1	0	?	
prodexargenteum	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	
albilineatum	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	
quechuanum	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	2	0	1	0	0	
nemorale	1	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	
barbatipes	1	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	
yacuchuspi	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	
herrerii	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	
philippi	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	2	0	1	0	0	
bachmanni	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	2	1	1	0	0	1	
nigristrigatum	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	?	?	?	?	?	?	?	?	
limay	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0	0	1	
pulchrum	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	3	0	2	1	
simile	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	4	0	2	1	
pichi	1	0	0	2	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	1	
dureti	1	0	0	2	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	0	1	2	0	1	1	
horcochuspi	1	0	0	2	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	3	1	1	0	0	1	2	0	0	1	
deagostinii	1	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	2	0	1	1	
strigidorsum	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
cotopaxi	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
bordai	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	1	2	0	0	?	

- 7: Presencia de 1+1 banda blanquecina continua del T. II-V.
 0: Ausente.
 1: Presente, ligeramente interrumpida en borde anterior del T. III-V.
 2: Presente sin interrupción pero en T. IV-V muy angosta.
 3: Presente sin interrupción, anchos todos similares.
- 8: Presencia de 1+1 banda submediana blanquecina continua del T. III-VI más ancha que banda negra lateral.
 0: Ausente.
 1: Presente.
- 9: Forma de banda mediana negra del T. II-V.
 0: Sin banda mediana negra definida o constituida por manchas subtrapezoidales en cada tergito y con bordes irregulares.
 1: Constituida por manchas subcuadradas en cada tergito y con bordes rectilíneos.
- 10: Coloración general del abdomen.
 0: Gris oscuro a negro castaño, con bordes laterales de tergitos negros o castaños.
 1: Gris plateado opaco, presentando T. II-V una franja mediana negra y lateralmente blanco grisáceo hasta las pleuras.
- 11: Forma de la mancha mediana negra del T. II del abdomen.
 0: Más ancha que alta.
 1: Menos ancha que alta.
- 12: Pilosidad en sector basal de R en ambos sexos.
 0: Ausente.
 1: Presente.

Macho

- 13: Tamaño de escapo y pedicelo.
 0: Longitud de cada uno aproximadamente igual al primer flagelómero.
 1: Longitud de cada uno el doble del primer flagelómero.
- 14: Morfología del distímero.
 0: Más largo que ancho, distalmente convexo o recto y con espolón apical.
 1: Tan largo como ancho, distalmente con suave concavidad y espolón subapical.
- 15: Aspecto borde externo del distímero.
 0: Subtrapezoidal, alargado, aproximadamente el doble de largo que ancho con superficie lisa y sin bordes reforzados.
 1: Subcuadrado con superficie lisa distalmente, sin bordes reforzados.
 2: Subcuadrado con superficie lisa distalmente y con bordes reforzados.
 3: Subcuadrado con superficie rugosa distalmente y sin bordes reforzados.

Pupa

- 16: Forma del capullo.
 0: Con borde anterior recto sin o con escasa elevación basal anterior y sin partículas adheridas.
 1: Con borde anterior elevado anteriormente tan alto como el dorsal y frecuentemente cubierto de gránulos de arena.
- 17: Coloración capullo.
 0: Capullo opaco.
 1: Capullo con brillo plumizo.
- 18: Disposición de ramas branquiales.
 0: Todas las ramas dirigidas hacia adelante.
 1: Primera y segunda ventrales curvadas hacia atrás.
 2: Solamente con primera ventral curvada hacia atrás.
- 19: Número de tubérculos del frontoclípeo y tórax.
 0: De 50-900 en frontoclípeo, dispuestos homogéneamente en frontoclípeo y tórax.
 1: Ausentes en frontoclípeo, en tórax sólo presentes en área alrededor de inserción de branquias.
 2: Ausentes en frontoclípeo, en tórax sólo presente en borde posterior del área libre de capullo.
 3: Frontoclípeo y tórax con numerosos tubérculos, presentando en el primero alrededor de 1.200.
- 20: Forma y longitud de tricomas del tórax.
 0: Homogéneos, simples filiformes de longitud inferior a 0,1 mm.
 1: Homogéneos, multirramosos (con más de 4 ramas), filiformes o acintados elongados de longitud 0,12-0,50 mm.
 2: Heterogéneos, desde gruesos, espatulados con 1-6 ramas, hasta filiformes simples o multirramosos, en este último caso menores de 0,12 mm.
- 21: Tipo y número de tricomas del tórax de 0,12-0,5 mm de longitud.
 0: Filiformes simples o bifidos de longitud inferior a 0,12 mm.

- 1: Filiformes multirramos en número de 10-50 de cada lado.
- 2: Filiformes multirramos en número de 60-170 de cada lado.
- 3: Acintados multirramos en número máximo de 130 de cada lado.
- 4: Acintados multirramos en número máximo de 250 de cada lado.
- 5: Simples raramente bífidos, filiformes, en número de 100-150 de cada lado.
- 22: Tipo de tricomas en tórax menores de 0,12 mm.
 - 0: Tricomas homogéneos, similares entre sí.
 - 1: Tricomas simples o bífidos, espatulados, lanceolados, longitud de 0,05-0,11 mm.
 - 2: Tricomas estrellados con 3-6 ramas.
- 23: Tipos de tricomas del frontoclípeo.
 - 0: Frontales y faciales bien separados en número de 2-3 y 1, respectivamente, de cada lado y de tamaños similares.
 - 1: Frontales y faciales no separados, multirramos filiformes, en número alrededor de 5-15 de cada lado.
 - 2: Frontales y faciales no separados, multirramos acintados, en número de 13-16 de cada lado.
 - 3: Frontales muy cortos en forma de cono, de aproximadamente tan alto como ancho en la base.

Larva

- 24: Relación de altura hipostomio/puente hipostomial.
 - 0: Puente hipostomial largo, relación 0,4-1,6.
 - 1: Puente hipostomial corto, relación entre 1,8-7,0.

Análisis biogeográfico

Los mapas de distribución se confeccionaron con la información de Wygodzinsky y Coscarón (1967 y 1979), Coscarón y Wygodzinsky (1972), Coscarón (1976) y Coscarón y Matta (1982), y de material no publicado depositado en el Museo La Plata.

Para establecer las áreas biogeográficas que ocupa *S. (Pternaspatha)* usamos como patrón un mapa general de áreas de endemismos de Simuliidae (Coscarón y Coscarón - Arias, 1995) que resultó de la superposición de la distribución de los diferentes taxa de Simuliidae Neotropicales sobre el de áreas biogeográficas de Cabrera y Willink (1973).

RESULTADOS

El análisis con la opción mh* dio 10 árboles con una longitud de 45, un índice de consistencia de 0,95 y de retención 0,97. Con la opción bb* resultaron 122 árboles de una longitud de 45 pasos, un índice de consistencia de 0,95 y de retención 0,97. Se intentó, usando el método de pesos sucesivos, obtener una reducción resultando una mejora en los índices que llegaron ambos a 99, disminuyendo a 86 el número de árboles. Dado su elevado número fue calculado el consenso estricto (Figura 2). Para indicar la distribución de caracteres utilizados en el análisis se eligió el cladograma número 22 (Figura 1), entre los 86 obtenidos por la opción bb*, por considerarlo como uno de los que más se ajustan al árbol que a nuestro juicio mejor representa la filogenia de este subgénero. Tanto el cladograma elegido como el árbol de consenso estricto muestran 2 clados con evidente monofilia que corresponden a los grupos "*Nemorale*" y "*Nigristrigatum*". El grupo "*Nemorale*" comprende 2 clados con monofilia bien sustentada, el primero corresponde al subgrupo "*nemorale*" constituido por dos ramas, compuestas la primera por *philippii*, *herreri*, *yacuchuspi* y la segunda por *nemorale* y *barbatipes*. El segundo clado con 2 ramas, corresponde a un subgrupo compuesto por *caprii*, *annulatum* y *stelliferum* y otro conjunto formado por *quechuanum*, *albilineatum*, *hectorvargasi*, *albicinctum*, *luchoi* y *prodeargenteum*.

El grupo "*Nigristrigatum*" muestra una rama compuesta por *cotopaxi* y *strigidorsum* como un subgrupo independiente y la otra rama con un árbol donde se observa un conjunto compuesto por un subgrupo integrado por *limay*, *bachmanni* y *nigristrigatum* y otro compuesto por *pulchrum*, *simile*, *deagostinii*, *pichi*, *dureti* y *horcochuspi*, independiente y como grupo hermano queda *bordai*.

El resultado del análisis ha servido para apoyar la hipótesis de la existencia en *Pternaspatha* de dos grandes grupos "*Nemorale*" y "*Nigristrigatum*" de acuerdo con Coscarón y Wygodzinsky (1972), Coscarón (1987). A su vez, tanto en el grupo "*Nemorale*" como en "*Nigristrigatum*" se observan 2 clados, uno de ellos divisible en dos conjuntos coincidiendo en parte con lo expuesto por Wygodzinsky y Coscarón (1967). Estos autores habían dividido a *Pternaspatha* en 4 grupos: "*Nemorale*", "*Annulatum*", "*Albilineatum*" y "*Nigristrigatum*" con los subgrupos *nigristrigatum* e *illiesi* (=simile).

Nosotros hemos querido aprovechar esa base para

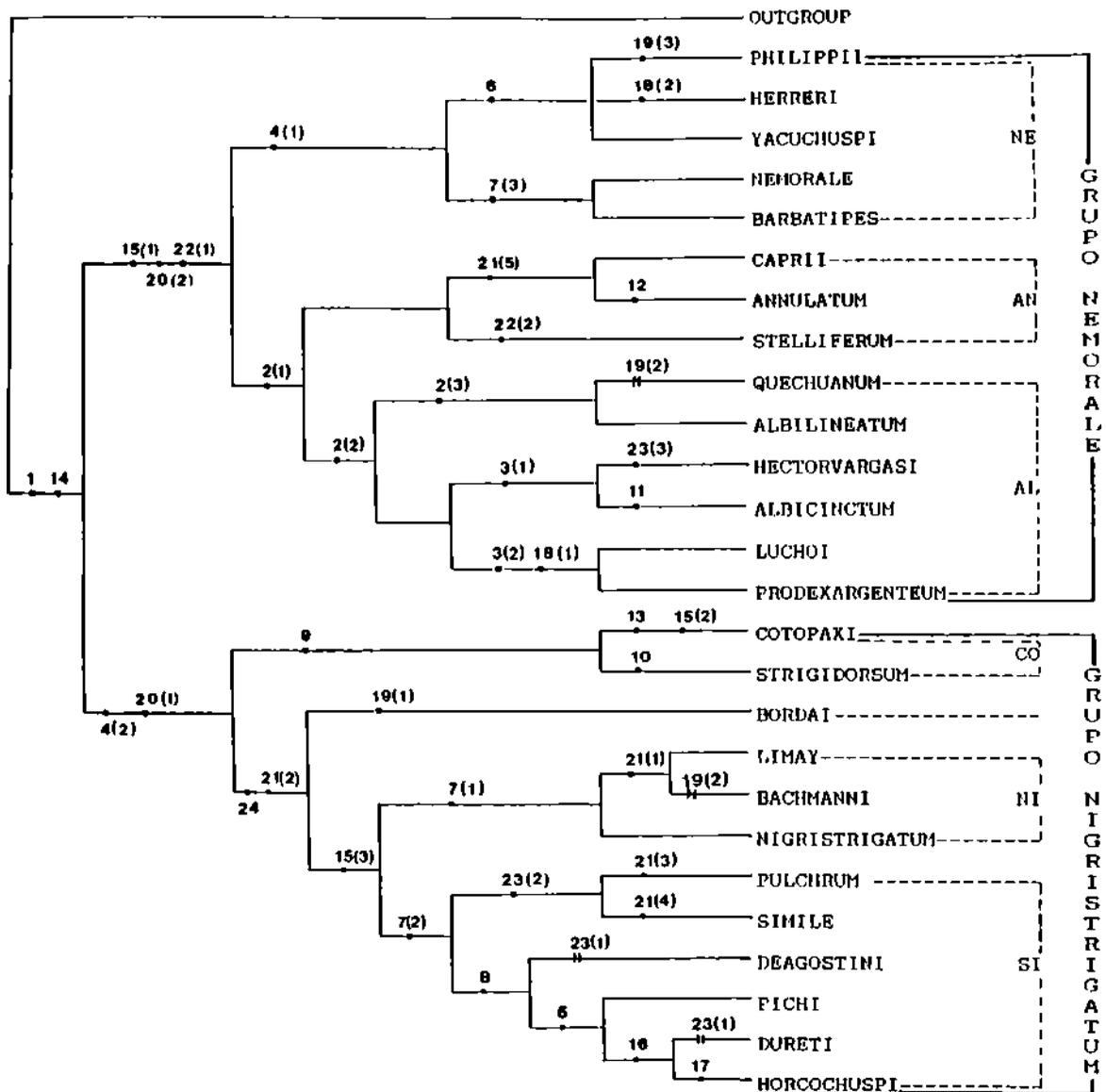


Figura 1. Árbol número 22 de la opción bb*. Punto grueso corresponde a sinapomorfias, doble línea corresponde a homoplasias. NE= subgrupo "nemorale", AN= subgrupo "annulatum", AL= subgrupo "albilineatum", CO= subgrupo "cotopaxi", NI= subgrupo "nigristrigatum", SI= subgrupo "simile".

nominar los subgrupos que aquí se han evidenciado. Por lo tanto, el grupo "Nemorale" queda así ordenado en subgrupo "nemorale" donde se incluyen con esa especie *philippii*, *herrerii*, *yacuchuspi* y *barbatipes*, subgrupo "annulatum" donde van además *caprii* y *stelliferum* y el subgrupo "albilineatum" que incluye juntamente con esta especie *quechuanum*, *hectorvargasi*, *albicinctum*, *luchoi* y *prodexargenteum*.

En el grupo "Nigristrigatum" estaría el subgrupo "nigristrigatum" con *bachmanni* y *limay* asociadas a esta especie, y el subgrupo "simile" con *pulchrum*, *deagostinii*, *pichi*, *dureti* y *horcochuspi* unidas a esa especie. En el grupo "Nigristrigatum" quedaría otro subgrupo no enunciado anteriormente constituido por *cotopaxi* y *strigidorsum*. Queda por ahora independiente *bordai*, especie que no ha podido ser aso-

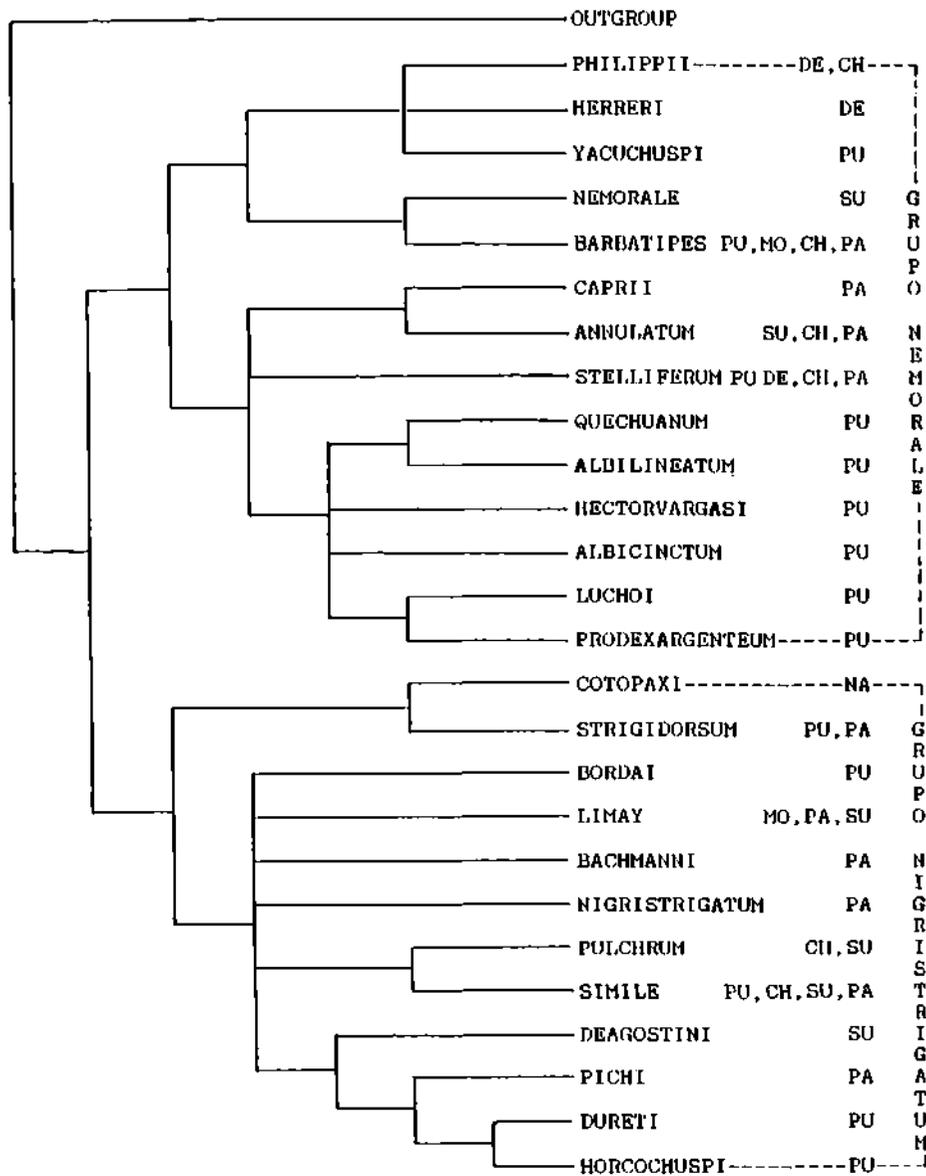


Figura 2. Árbol de consenso estricto a partir de 86 árboles obtenidos con la opción bb*. CH= Chile Central, DE= Desierto, MO= Monte, NA= Norandina, PA= Patagonia, PU= Puna, SU= Subantártica.

ciada debido probablemente a la ausencia de caracteres, ya que no se conocen hembra, macho y larva.

El árbol de consenso estricto presenta similitud con el de Figura 1, aunque con algunas diferencias, como las que se observan al comienzo del subgrupo "*albilineatum*" donde *quechuanum* y *albilineatum* se presentan independientes, en el subgrupo "*nigristrigatum*", *bachmanni*, *nigristrigatum* y *limay* no están agrupadas, al igual que *bordai*, y la rama del subgrupo "*simile*" no evidencia monofilia, presentando a *pulchrum* y *simile* independientes del resto de los taxa.

Al analizar las sinapomorfias que dan origen a grupos o subgrupos en el cladograma, observamos que son 3 las principales tendencias evolutivas que presentan caracteres más significativos en ese sentido: ornamentación de abdomen en hembras, morfología del distímero en machos, y forma, tamaño y número de tricomas en pupas. En relación a la primera, el tipo de disposición y extensión de las manchas blanquecinas submedianas de los tergitos abdominales dan sinapomorfias que han servido para diferenciar conjuntos importantes tales como el grupo "*Nigristrigatum*" [4(2)], el subgrupo "*nemorale*" [4(1)], su rama opuesta compuesta por los subgrupos "*annulatum*" + "*albilineatum* [2(1)]", el subgrupo "*albilineatum*" [2(2)], el subgrupo "*nigristrigatum*" [7(1)] o grupos más reducidos pero importantes como son los determinados por el carácter 8, 9, 6, 5.

El distímero del [♂] con su peculiar forma constituye una sinapomorfia que agrupa a todas las especies de *Pternaspatha* (14) el que según el tipo de borde externo (liso o con tubérculos) determina amplias sinapomorfias que caracterizan al grupo "*Nemorale*" [15(1)] y a un conjunto de nueve especies del grupo "*Nigristrigatum*" [15(3)] (subgrupos "*nigristrigatum*" y "*simile*")

El tercer tipo de caracteres con notoria diversificación corresponde a los tricomas del tórax, que en *Pternaspatha* se encuentran (excepto *cotopaxi*) en número superior a 5 pares, que es lo normal en Simuliidae. Los tricomas que presentan morfología homogénea en una especie, y son multiramados y largos, constituyen una sinapomorfia [20(1)] que colabora en la sustentación del grupo "*Nigristrigatum*". Por su parte, los tricomas heterogéneos que corresponden a una línea evolutiva con gran variabilidad, presentando diversa morfología y tamaño en una especie, variando desde gruesos, espatulados, con 1-6 ramas a filiformes multiramados (estos últimos menores de 0,12 mm) o filiformes simples elongados (mayores de

0,14 mm) sustentan la monofilia del grupo "*Nemorale*" [20(2)]. Una sinapomorfia compuesta por tricomas pequeños (menores de 0,12 mm) también da apoyo al grupo "*Nemorale*" [22(1)]. Otras sinapomorfias ligeramente más reducidas son las determinadas por el tipo y número de tricomas largos (0,12-0,5) del tórax con una serie de multiestados; una de ellas es la que sustenta la monofilia de los subgrupos "*nigristrigatum*" y "*simile*" [21(2)], excepto la primera rama compuesta por *bordai*. Otras sinapomorfias menores son las 21(1) y 21(5).

La relación de altura del hipostomio y puente hipostomial dan lugar a otra sinapomorfia (24) que sustenta a los subgrupos "*nigristrigatum*" y "*simile*".

La presencia de la abertura gular es un carácter derivado en Simuliidae que se observa en todas las especies de *Pternaspatha*. Una mayor profundidad, con la siguiente reducción del puente hipostomial da índice mayor en esa relación, carácter que consideramos más evolucionado y que presentan en conjunto las especies del grupo "*Nigristrigatum*" (excepto *cotopaxi*) y corresponde a la sinapomorfia del carácter 24.

Distribución

El grupo "*Nemorale*" se extiende entre la Puna y Tierra del Fuego, con notoria extensión hacia occidente, ya que presenta especies en los contrafuertes occidentales de la Puna, el Desierto, Chile Central y Subantártica; de N. a S. se encuentra en ambos lados de la Cordillera de los Andes (Figura 3). Algunas de sus especies alcanzan Patagonia, sobrepasando la barrera de los bosques del área Subantártica y la Cordillera Andina como lo hace *stelliferum*, *barbatipes* y *annulatum*, lo que hace pensar que en el pasado hubo un contacto más estrecho entre Chile Central y Patagonia. En conjunto se observa un ligero predominio de las especies peculiares de Puna (7), sobre las no presentes (6), aunque hay una especie común a ambas.

El clado correspondiente al subgrupo "*nemorale*" muestra en la primera rama que hubo diversificación entre Desierto + Chile Central y Puna, pudiendo atribuirse como causa de ello a la elevación de los Andes y la desertización. Los ríos del Desierto que constituyen sus oasis son alóctonos, nacen en la Cordillera de los Andes y están a gran distancia unos de otros, hecho que probablemente favoreció la especiación. En la rama opuesta, con una mayor expansión hacia el Sur, se observa una de las especies (*nemorale*) presente en la región Subantártica, húmeda y boscosa y la otra (*barbatipes*) en áreas más secas como son

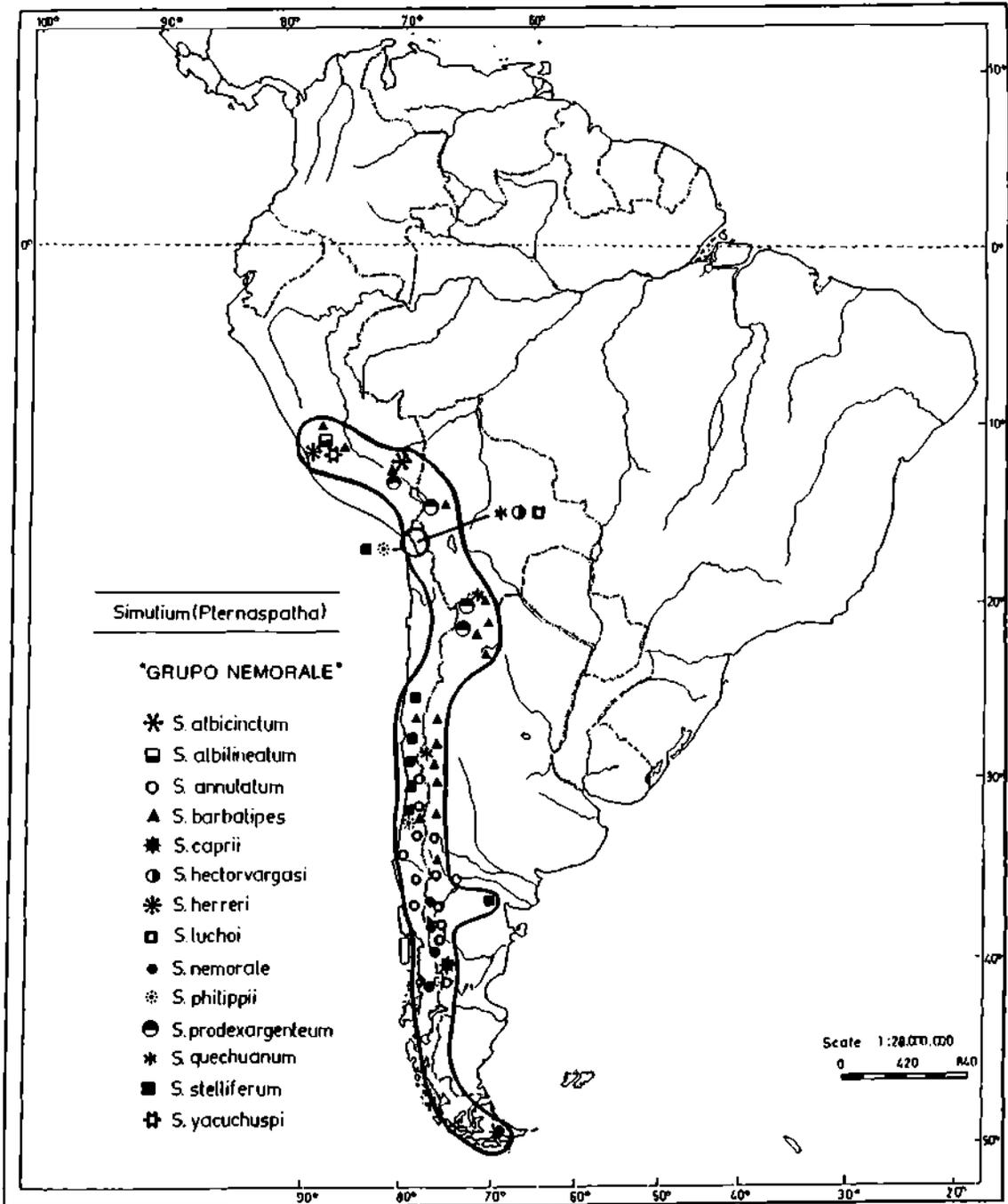


Figura 3. Distribución del grupo "Nemorale".

Patagonia, Monte, Chile Central y Puna. Aquí también un factor climático parece haber favorecido su diversificación.

El subgrupo "annulatum" muestra que los taxa de su primera rama son de ambiente Neantártico (Mon-

rós, 1958). Aquí observamos a *stelliferum* en ambiente xerófilo (Puna, Desierto, Chile Central y NE de Patagonia) opuesto al ambiente pluvioso de *annulatum* que se encuentra en Subantártica y si bien se introduce en Chile Central lo hace por el contrafuerte

andino y en Patagonia sobre áreas de ecotono con xerofitización reciente. *S. caprii*, especie hermana de *annulatum*, es de Patagonia en áreas más secas. La rama opuesta terminal del subgrupo está compuesta por 6 especies en su totalidad de Puna. Una vez más

el ascenso de la Puna como consecuencia de la elevación de la Cordillera y los cambios climáticos que hubo, probablemente fueron causas de su diversificación; la especiación podría atribuirse a la interrupción de ambientes especialmente por masas de hielo o

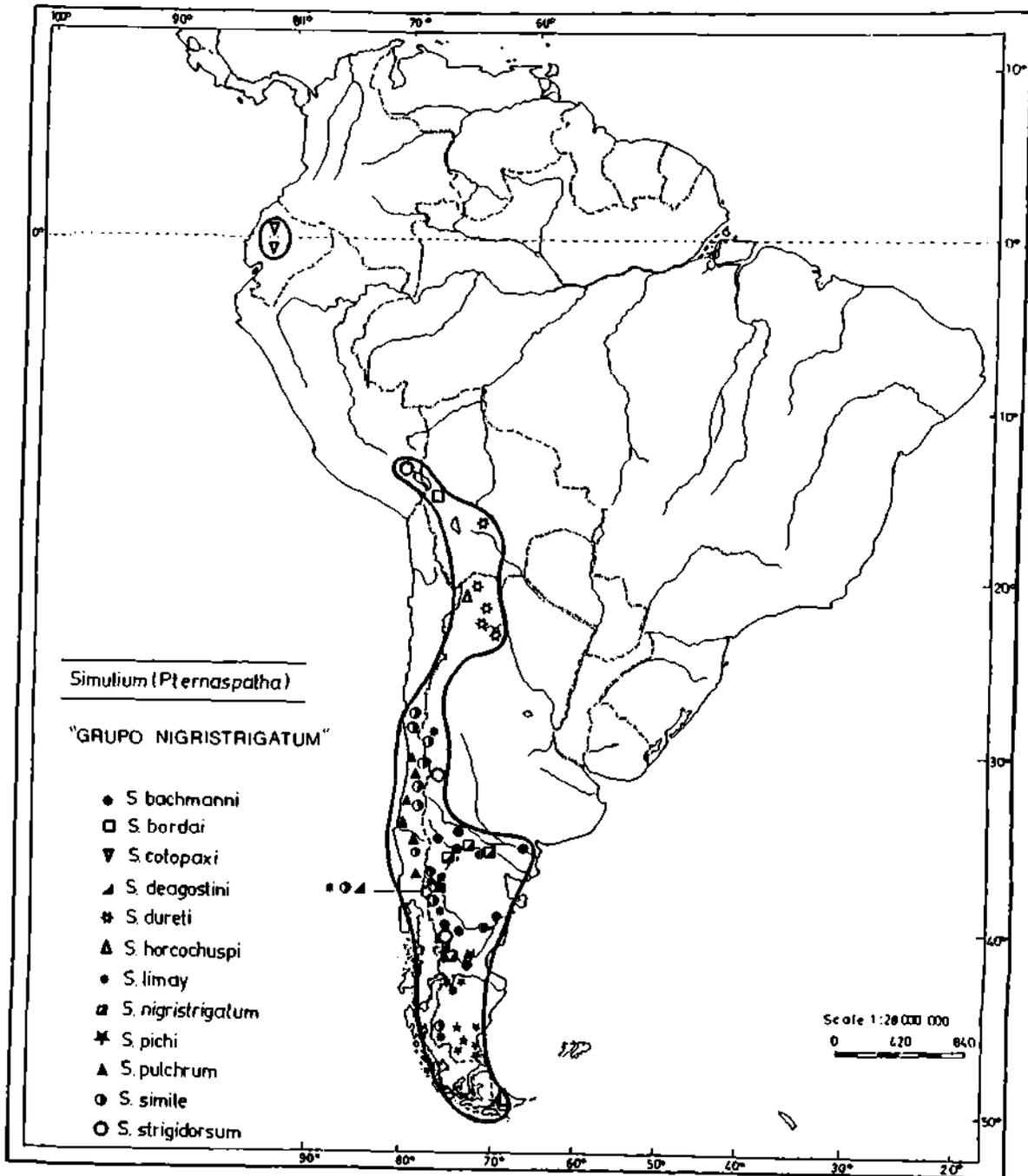


Figura 4. Distribución del grupo "Nigristrigatum".

lagos que separaron esta región notoriamente ondulada en períodos de glaciaciones, o al aislamiento provocado por ascenso de la fauna en períodos interglaciales perdiendo la continuidad que tenían en la base.

En cuanto al grupo "*Nigristrigatum*" muestra su mayor diversificación en Patagonia, seguida en igual proporción por las especies del área Subantártica y Puna, y en menor número por las de Chile Central. Es interesante la extensión de este grupo en la región Norandina en los Andes de Ecuador, representado por *S. cotopaxi*, que aparece en el primer clado del grupo. El endemismo de esta especie tan alejada del resto, posiblemente sea la razón del alto número de autapomorfías que la distingue bien del resto. Probablemente la depresión del Marañón ha sido un evento vicariante que influyó notoriamente en su diferenciación. Aunque el grupo "*Nigristrigatum*" posee gran capacidad de vivir en ambientes xerófilos, sus especies no se hallan en la región del Desierto. En el subgrupo "*nigristrigatum*" observamos que *bachmanni* y *nigristrigatum* son especies de los grandes ríos de la Patagonia, que como cursos de agua de la región semidesértica son autóctonos; *S. limay* es de las nacientes de esos ríos, área que corresponde a la región Subantártica y se extiende al ecotono intermedio con Patagonia. El efecto desertificador en Patagonia como consecuencia del ascenso de los Andes (Pascual, 1984) y que se extiende hasta el centro de Argentina en el área de Monte, vuelve a repetirse como probable evento vicariante.

El subgrupo "*simile*" está formado por dos conjuntos: el compuesto por *pulchrum* y *simile* comparte a Chile Central y Subantártica, predominando la primera especie en el Oeste de Chile Central desde Aconcagua a Cautín. *S. simile*, en cambio, ocupa los contrafuertes andinos, alcanzando por el Oeste hasta Tarapacá en alturas de 4.000 m y por el Este desde el centro de Neuquén hasta Santa Cruz. En la última porción de este subgrupo están por un lado *deagostinii*, propio del área oriental y austral de la región Subantártica, y por el otro *pichi* que es peculiar de los ríos de Patagonia en su parte austral, en ambientes similares a los ocupados por *limay* y *bachmanni* en el Norte, donde serían la contraparte patagónica. Opuestos y terminando el clado están *dureti* y *horcochuspi* propios de Puna en su parte oriental.

La distribución de *S. (Pternaspatha)* a lo largo de la Cordillera Andina relaciona la historia de ésta con la evolución de estos dípteros, ya que debieron sufrir los cambios producidos por el ascenso y la consiguiente alteración del clima, con sus efectos en la

diversificación ocurridos en el área. El cambio climático que produjo la xerofitización de Patagonia provocó diversificación como es evidente en las siguientes especies hermanas, donde la primera de cada una corresponde a un área húmeda boscosa y la opuesta a una seca semidesértica: (*limay* - *bachmanni* + *nigristrigatum*), (*nemorale* - *barbatipes*), (*deagostinii* - *pichi*), (*simile* - *pulchrum*), (*annulatum* - *caprii*).

Su filogenia y distribución nos hacen suponer que *S. (Pternaspatha)* sea un grupo de abolengo austral, sin relación con los grupos tropicales, con gran adaptación a zonas frías, lo que les permitió sobrevivir, repoblar y diversificarse en áreas que han estado repetidas veces cubiertas por hielos.

AGRADECIMIENTOS

Al personal del LASBE (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata), por sus útiles sugerencias y asesoramiento sobre la metodología a emplear, a la Prof. Nélica Caligaris por las ilustraciones y a la Sra. Alicia García por el tipeado.

REFERENCIAS

- CABRERA, A. y A. WILLINK, 1973. Biogeografía de América Latina. Monogr. O.E.A. Ser. Biología N° 13, Washington D.C.: 120 pp.
- COSCARÓN, S., 1976. Las especies de jerjeles (*Simuliidae*, *Diptera*, *Insecta*) de la zona de Arica. *IDESIA* (Chile), 4: 25-34.
- COSCARÓN, S., 1987. El género *Simulium* Latreille en la región Neotropical: análisis de los grupos supraespecíficos, especies que los integran y distribución geográfica (*Simuliidae*, *Diptera*). *Museu Paraense Emilio Goeldi, Col. Emilie Snethlage*, 111 pp., 30 pl.
- COSCARÓN, S., 1991. *Insecta*, *Diptera*, *Simuliidae*. En: (Z.A. de Castellanos: Director) Fauna de Agua Dulce de la República Argentina (FECIC), Buenos Aires: 304 pp., 67 pl.
- COSCARÓN, S. y C.L. COSCARÓN-ARIAS, 1995. Distribution of Neotropical *Simuliidae* (*Insecta*, *Diptera*) and its areas of endemism. *Rev. Acad. Colomb. Cs. Ex. Fis. Nat.*, Bogotá (75): 717-732, 7 figs.
- COSCARÓN, S. y A. MATTA, 1982. Notas sobre simúlidos Neotropicales VIII. Sobre dos nuevas especies del jerjeles del género *Simulium* Latreille del Norte de Chile (*Simuliidae*, *Diptera*, *Insecta*). *IDESIA* (Chile) 6: 49-61, 6 figs.
- COSCARÓN, S. y P. WYGODZINSKY, 1972. Taxonomy and distribution of the Black-fly subgenus *Simulium* (*Pternaspatha*) Enderlein (*Simuliidae*, *Diptera*, *Insecta*). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 147 (4): 201-240, 25 figs.
- ENDERLEIN, G., 1930. Der heutige Stand der Klassifikation der Simuliiden. *Arch. Klassif. Phylog. Ent.*, 1: 77-97.
- FARRIS, J.S., 1988. HENNIG86. Version 1.5. Documentation.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois. Press, Urbana, Illinois.
- MONROS, F., 1958. Consideraciones sobre la fauna del Sur de Chile

- y revisión de la tribu Stenomelini (Coleoptera, Chrysomelidae). Acta. Zool. Lilloana 15: 143-153.
- PASCUAL, R., 1984. La Sucesión de las edades-mamífero de los climas y del diastrofismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. Anal. Acad. Nac. Cs. Ex. Fís. y Nat., Buenos Aires 36: 15-37.
- STONE, A., 1963. An annotated list of the genus-group names in the family Simuliidae (Diptera). U.S. Dept. Agric. Rev. Serv. Tech. Bull N° 1284: 1-28.
- WATROUS, L. y Q. WHEELER, 1981. The out-group comparison method of character analysis. Syst. Zool. 30: 1-11.
- WYGODZINSKY P. y S. COSCARÓN, 1967. A review of *Simulium* (*Pternaspatha*) Enderlein (Simuliidae, Diptera). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 136: 47-116, 41 figs.
- WYGODZINSKY P. y S. COSCARÓN, 1970. A New Species group of the Black-Fly genus *Simulium* from Western South America (Simuliidae, Diptera, Insecta). Amer. Mus. Novitates (2433): 1-20.
- WYGODZINSKY P. y S. COSCARÓN, 1979. Description of a Black-Fly of the subgenus *Simulium* (*Pternaspatha*) from the high Andes of Ecuador (Diptera, Simuliidae). Amer. Mus. Novitates (2670): 1-9, 5 figs.