

**BIOGEOGRAFIA DE LOS *ICHNEUMONIDAE* CHILENOS
(HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE)**

**BIOGEOGRAPHY OF CHILEAN *ICHNEUMONID* FLIES
(HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE)**

CHARLES C. PORTER¹

ABSTRACT

Biogeographic analysis shows that Chile contains 3 radically different areas: (1). *The Northern Province* from the 24th to the 18th parallel (continuing northward almost to the equator as the Peruvian Coastal Desert and Precordillera) and (2). *The Neantarctic Realm* including all Chile south of the 25th parallel as well as a narrow strip of western Argentina south of the 38th parallel.

Below 3000 m, the *Northern Province* is an almost absolute desert, where life is confined to river valleys and oases. These lowland refugia are inhabited by a depauperate biota with few endemic but many Neotropical, Andino-Patagonian, and Cosmopolitan genera although with numerous endemic species. Between 2000-3500 m most of the Neotropical genera disappear, but from 3000 m to the showline annual precipitation increases and allows development of a diverse Andino-Patagonian flora and fauna similar to that of the central Andes in Perú and Bolivia but with a large component of endemic species and subspecies.

The *Neantarctic Realm* embraces habitats from semidesert in the north through sclerophyll woodland at intermediate latitudes to humid *Nothofagus* Forest below the 38th parallel. The Neantarctic biota differs strongly from that in the rest of South America and can not be included as a subelement of the Neotropic. It has 121 ichneumonid genera of which 39 (32%) are endemic, 31 (26%) Cosmopolitan, 20 (16.5%) Holarctic or Holarctic-Oriental, 17 (14%) Neotropical, 8 (6.6%) Andino-Patagonia with frequent representation in the coastal mountains of south Brasil, 4 (3.3%) transantarctic with species in Neantarctic Chile as well as in Australia and sometimes also New Zealand, and with 3 genera (2.4%) widely but disjunctly distributed in both the Northern and Southern Hemispheres. Clearly, the outstanding anomalies of the Neantarctic ichneumonid fauna are its exceptionally high number of endemic genera and its surprisingly few Neotropic genera for an area in geographic proximity to the American Tropics.

It is hypothesized that the main lineages within the Ichneumonidae were already present in the Cretaceous, at a time when the world's continents were still united by land bridges and the global climate was rather uniformly humid and much warmer than at present. A diverse biota evolved on Antarctica at this time and was extensively shared with southern South America and Australia up to the Eocene. The aberrant and endemic biota of Neantarctic South America probably represents survivors which moved north from Antarctica before that continent's glaciation. By the middle Tertiary, mountain building, desertification, and cold climatic pulses had isolated the Neantarctic Realm all along its eastern and northern boundaries, so that its biota has evolved in isolation for perhaps the last 40 million years. Lack of biotic continuity between Neantarctic semideserts and the spatially adjacent North Chilean and Peruvian Coastal Desert seems hard to explain. How southern Antofagasta Province between 24-24 degrees south is extremely dry and is occupied by several mountain chains averaging 2-3000 m in altitude and extending almost to the coast. This is the only barrier of its kind along Pacific South America between the equator and Tierra del Fuego. During later Tertiary and Pleistocene cold periods, these mountains must have been glaciated, or both very cold and very dry, so that the Neantarctic biota could retreat no farther north at times of climate-deterioration from other South American lineages, locked by physical and climatic barriers into a narrow strip along the Pacific Coast and west of the Andes between Tierra del Fuego and Antofagasta.

Key words: Biogeography, Ichneumonidae, Chile.

¹Department of Biological Sciences, Fordham University, Bronx NY 10458, USA. Research Associate Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Florida State Collection of Arthropods, P.O.B. 1269, Gainesville, Florida 32602, USA.

INTRODUCCION

Chile se encuentra dividido en 2 zonas biogeográficas con faunas y floras taxonómicamente tan diferentes, que las 2 biotas dan la impresión de provenir de dos continentes muy aislados y no, como en realidad es el caso, de regiones separadas geográficamente por un ecotono de apenas 200 km.

Entre la Región de Atacama (paralelo 26) y Tierra del Fuego (\pm paralelo 55), la composición taxonómica de muchos elementos de la flora y fauna presenta notables semejanzas intrínsecas, no obstante los cambios en cuanto a precipitaciones y temperatura imperantes en el trayecto desde el desierto extremo subtropical hasta las selvas templadas lluviosas y las frías estepas patagónicas. A la vez, esta extraña y coherente biota difiere tan nítidamente de la biota del resto de Sudamérica, que autores como Cabrera y Willink (1973) la han colocado en un Reino aparte del Neotropical, denominado el Antártico o Neantártico (Porter 1980).

Los rasgos sobresalientes del Reino Neantártico son: (1) sus muy numerosos géneros endémicos; (2) las relaciones disyuntivas de ciertos géneros con Australia y/o el Reino Holártico; y (3) la ausencia de taxa no obstante dominantes en el anexo Reino Neotropical.

Al norte de Paposo, sobre la costa sur de Antofagasta, la biota cambia abruptamente, como lo documentan Cortés e Hichins (1969) para Diptera (Tachinidae), Porter (1980, 1987) para Ichneumonidae (Hymenoptera), o Toro (1986) para los Apoidea (Hymenoptera). Los cambios al nivel genérico son muy numerosos, de modo que la biota al sur de Paposo (Neantártica) contrasta fuertemente con la del Norte Grande.

En cambio, las áreas costeras y preandinas bajas en Tarapacá y parte de Antofagasta tienen biotas con muchas especies propias, pero pocos géneros exclusivos. Debajo de 3.000 m, todo es desierto absoluto (fuera de valles, de ríos y esparcidos oasis). La entomofauna aquí consiste en un elemento neotropical empobrecido, más uno y otro género altoandino inexplicablemente bajado de las cumbres. Del segundo citase a *Thymebatis* (Ichneumonidae) e *Hypodynerus* (Eumenidae). Del primero, se puede nombrar a *Cyclaulus* (Ichneumonidae); *Campsomeris* spp (Scoliidae); *Zeta*, *Monobia*, y *Pachodynerus*

(Eumenidae); *Polistes* (Vespidae); a esfécidos como *Stictia*, *Microbembix* y *Bicyrtes*, y a Apoidea pertenecientes a *Agapostemon* (Halictidae) o a *Centris* y *Exomalopsis* (Anthophoridae).

Entre 3-4.000 m, la lluvia anual es de hasta cientos de mm, y se encuentran elementos puneña: géneros vastamente repartidos en los Andes entre el Perú y el norte argentino y muchos también entre latitudes subtropicales hasta frías del Cono Sur, máxime al este de los Andes, en la prepuna, desierto subandino, chaco, pampa y desierto patagónico en Argentina. De este conjunto, sin embargo, muchos géneros también se extienden (o, mejor dicho, se extendieron) en épocas climáticas menos secas que hoy [cf. Villagrán *et al.* 1983] al sur por el lado occidental de los Andes y llegaron, por lo menos, hasta la parte central o mediterránea del Reino Neantártico. Las especies neantárticas de afinidades andino-patagónicas normalmente representan líneas evolutivas bien diferenciadas de sus parientes peruano-bolivianos y argentinos. No obstante, es posible detectar una relación filogenética cercana entre ciertos grupos de especies o géneros de la región puneña en el Perú, Bolivia, y en el noroeste argentino, por un lado, y en Chile neantártico por el otro. Buenos ejemplos del mencionado esquema, nos proporcionan los icneumonidos *Thymebatis*, *Trachysphyrus* y *Aeglocryptus*; el euménido *Hypodynerus*, el masárido *Gayella* (Willink y Ajmat de Toledo 1979), y el esfécido *Podagrirus* con abejas (Toro 1986) incluyendo *Caupolicana* (Colletidae), *Anthidium* y *Trichothurgus* (Megachilidae), más *Anthophora* (Anthophoridae).

De géneros neotropicales característicos de valles fértiles y oasis debajo de 3.000 m en el desierto costero del Perú y del Norte Grande chileno encontramos pocos compartidos con la parte neantártica de Chile y una gran mayoría que ni siquiera alcanza Tarapacá. De estos últimos, hay 23 géneros de Ichneumonidae: *Neotheronia*, *Biconus*, *Diapetimorpha*, *Basileucus*, *Lymeon*, *Acerastes*, *Polycyrtidea*, *Messatoporus*, *Agonocryptus*, *Compsocryptus*, *Cryptophion*, *Microcharops*, *Eiphosoma*, *Lusius*, *Oedicephalus*, *Matara*, *Lobaeigis*, *Eurydacus*, *Limonethe*, *Trogomorpha*, *Conopyge*, *Hemihoplis*, y *Dilopharius* (Porter 1983). Entre los primeros, el mismo trabajo refiere sólo 4: *Calliephialtes*, *Macrogrotea*, *Hemicallidiotes* y *Diacantharius*. Del elemento compartido entre el Neotropical y el Neantártico, sólo *Calliephialtes* y

Hemicallidiotes están en el Norte Grande. *Macrogrotea* tiene especies desde Trujillo, Perú, hacia el norte, y otras taxonómicamente no cercanas en el Neantártico entre Coquimbo y Chiloé, mientras que *Diacantharius* se halla en el sector peruano hasta Lima y reaparece entre Coquimbo y Santiago con una especie tan aberrante que podría representar un nuevo género, aunque tiene especies normales en el noroeste argentino. Este tipo de distribución es ejemplificado también por otros Hymenoptera. *Trachypus* (Sphecidae), (Mapa 11), está en toda la Región Neotropical y penetra en el desierto peruano hasta, al menos, Chiclayo. En la Argentina llega hasta Mendoza para el sur y reaparece en el lado pacífico del continente con *T. denticollis* endémico de la zona céntrica de Chile [Santiago y provincias vecinas (Rubio, 1975; Bohart y Menke, 1976)].

Los arriba expuestos datos sobre relaciones entre la biota pacífica neantártica y la del más septentrional desierto costero y Andes occidentales peruanos, sugieren varias conclusiones: 1. Existen muchos nexos entre géneros adaptados a frío y sequía (i.e., puneñas), pero las especies casi siempre son diferentes (p. ej., *Trachysphyrus metallicus*, *carrascoi*, *agalma* y *aegla* en Tarapacá y el Perú, pero *T. irinus* y *T. agenor* en Chile neantártico entre Atacama y Malleco (Porter, 1987). 2. Los vínculos detectados para la biota neotropical termo y \mp higrófila son muchos más escasos y las diferencias taxonómicas bastante más notables. Sólo *Calliephialtes* aparece en Tarapacá y en el neantártico con especies estrechamente emparentadas. Más frecuentemente, las especies neantárticas y nortinas son radicalmente distintas. ¿Habrán estado fuera de contacto desde fines del Eoceno, cuando cambios climáticos y geológicos favorecieron la aridificación y eventual desertificación de toda la franja pacífica desde el Perú hasta el norte de Atacama? Sabemos, no obstante, que muchos de los mismos géneros neotropicales están actualmente presentes en valles costeros peruanos (Porter, 1983) y en quebradas húmedas hasta casi 3.000 m en el desierto subandino y prepuna del noroeste argentino. Es más, *Neotheronia*, *Diapetiomorpha*, *Lymeon*, *Polycyrtidea*, *Messatoporus*, *Compsocryptus*, *Microcharops*, *Eiphosoma*, *Lobaegis*, *Limonethe*, *Trogomorpha*, *Dilopharius* y *Conopyge* llegan por el norte hasta los EE.UU. Es manifiesto, entonces, que estos y muchos otros taxa neo-

tropicales pueden adaptarse a condiciones frías y secas. Además, el mundo meteocénico ofreció una compleja y crecientemente dura oscilación climática entre cálido, frío, lluvioso y árido en todas sus combinaciones posibles. Bajo este régimen, prolongado durante \pm 45 millones de años, los elementos originalmente neotropicales y pluviselváticos tuvieron bastante tiempo para adaptarse a nuevas condiciones. ¿Cómo no volvieron a Chile neantártico, donde (se supone) tienen que haber existido en el Paleocénico? Posiblemente, porque las épocas calurosas eran demasiado xerotérmicas y los períodos húmedos demasiado fríos y no suficientemente lluviosos. Hollingworth y Guest (1967), por ejemplo, examinados los sedimentos de la zona, consideran que en el último desastre glacial, el hielo en los volcanes del oeste de Antofagasta, como en el Lullaillaco, osciló entre 5-4.300 m, mientras que en la presente interglacial más xerotérmica, los glaciares están restringidos desde 6.000 m para arriba. Tal vez, así, las interglaciales a la latitud de Antofagasta no rompieron la barrera entre neotropical y neantártico, a causa de la extrema aridez de esos tiempos y debido a la cadena de cerros transversales en el sur de Antofagasta, que constituye una barrera de entre 2.000-3.000 m.

TERMINOLOGIA Y PUNTOS DE VISTA

Hemos sostenido que Chile, al sur del paralelo 27 y partes adyacentes del suroeste argentino debajo de \pm 38 grados, constituyen un "Reino Biogeográfico Neantártico", mientras que el resto de Sudamérica, Mesoamérica, y el sur de Norteamérica forman otro reino biogeográfico, el Neotropical. Señálese aquí que estos términos describen grandes esquemas modernos de coincidencia de distribuciones, pero que no debiéramos inferir de esto que los taxa hoy en contacto habrían existido siempre así para ofrecernos casos de coevolución. Por ejemplo, Troncoso, Villagrán y Muñoz (1980), en su análisis de la flora "valdiviana" disyunta de Fray Jorge (Coquimbo), encuentran plantas de por lo menos "5 tipos de origen". Lo mismo aparece entre Ichneumonidae chilenos. Chile valdiviano es definido por géneros como *Certonotus*, *Labena*, *Anacis*, *Caenopelte*, *Nothischnus*, *Sciocryptus*, *Xiphonychidion*, *Ecphysis*, *Clasis*, *Scolomus*, *Caecomisthus*, *Pedinopa* y *Tetrambon*. De éstos, *Certo-*

notus es compartido con Australia y Nueva Zelandia; *Labena* con Australia por un lado y con el Neotropical y el Neártico por el otro; *Anacis* con Australia, Nueva Zelandia, y los Andes hasta Ecuador. *Xiphonychidion*, tal vez, tendría antiguos vínculos Holárticos. Sin embargo, *Caenopelte*, *Sciocryptus*, *Ecphysis*, *Clasis*, *Scolomus*, *Cacomisthus*, *Pedinopa*, y *Tetrambon* son taxa Neantárticos evolucionados en Chile o en la Antártica o provendrían de otra parte todavía no precisada.

Volviendo a las plantas y para finalizar esta indagación en lo diverso en origen y pasajero en el tiempo geológico de nuestros distritos biogeográficos, podemos considerar *Austrocedrus* y *Libocedrus* (géneros bien relacionados y muchas veces combinados), con el primero restringido a Chile Neantártico y el segundo a California o *Calandrinia* (Portulacaceae) en Chile, California y Australia.

Es evidente que el mundo está dividido en regiones biogeográficas con biotas coherentes, pero mayormente poco coevolucionadas, más bien delimitadas geográficamente y casi siempre extendidas a través de varias regiones ecológicas.

Prácticamente todos los géneros trasgreden ampliamente los límites, en parte artificiales, de sus respectivos reinos. De esta suerte, *Bombus* (Apoidea: Apidae) con 1 especie endémica en el Neantártico y cientos en el Holártico, parece una intrusa holártica en Chile. *Trachypus* (Sphecidae), como ya mencionado, es un invasor neotropical en el Neantártico. El Reino Neantártico, hoy segado por el desierto absoluto en el norte, los Andes al este, el desierto patagónico al sur este (donde los Andes son bajos y poco contiguos), y por el océano Pacífico al oeste, ha contribuido, relativamente con pocos géneros a los otros reinos. En contraste, los otros reinos están mejor ligados. El Oriental y el Etiópico están conectados a través de Arabia y, en épocas climáticas más lluviosas que hoy, han intercambiado gran parte de sus biotas. El Oriental igualmente ha estado en contacto con Australia cuando el nivel del mar estuvo más bajo que hoy y daba paso hasta Australia de taxa orientales, tales como las Ichneumonidae *Sychnostigma*, *Echthromorpha*, *Lissopimpla*, *Yezoceryx*, y muchos más (Gauld, 1984).

Es evidente que el mundo es dividido, pese a infinitos casos anómalos, en distritos espacial-

mente delimitados, donde viven faunas y floras relativamente "típicas", las que a la vista, y sin que uno sepa de dónde provengan, revelan su lugar de origen mediante simples caracteres fenotípicos.

Otros géneros, al contrario, tienen numerosos grupos de especies en todos los continentes y son plenamente cosmopolitas. Pero otros muchos están esparcidos, como si fuera al azar, en diversos rincones del planeta muy lejanos entre sí, y sin conexiones terrestres o acuáticas (según el caso) para dar vías fácilmente transitables de dispersión.

Basándonos en lo sabido de la deriva continental; de los cambios orogénicos y climáticos ocurridos en la última mitad del Terciario; y de los climas benignos y continentes cercanos o fusionados de la primera parte del Terciario y del Cretácico, es posible inferir que muchos taxa importantes (entre ellos las plantas angiospermas, los Lepidoptera, y los himenópteros parasíticos que mayormente se alimentan de Lepidoptera) tuvieron su origen y evolucionaron juntos a partir del Cretácico y hasta las abruptas disyunciones impuestas a lo largo de los últimos 50-60 millones de años. En cuanto a los Reinos Biogeográficos modernos, podemos afirmar que ellos representan los "disiecta membra" de antiguas biotas en un principio coherentes, pero biotas muchos de cuyos taxa han sido empujados en contacto al puro azar, de acuerdo con los accidentes glaciales o desglaciales, sísmicos o volcánicos, térmicos o pluviales de un mundo en lo físico y ecológico crecientemente agitado.

El autor enfatiza aquí, que no pertenece ni a la escuela dispersionista ni a la vicariante. Cree que las distribuciones geográficas de casi todos los organismos son productos de vicarianza y dispersión.

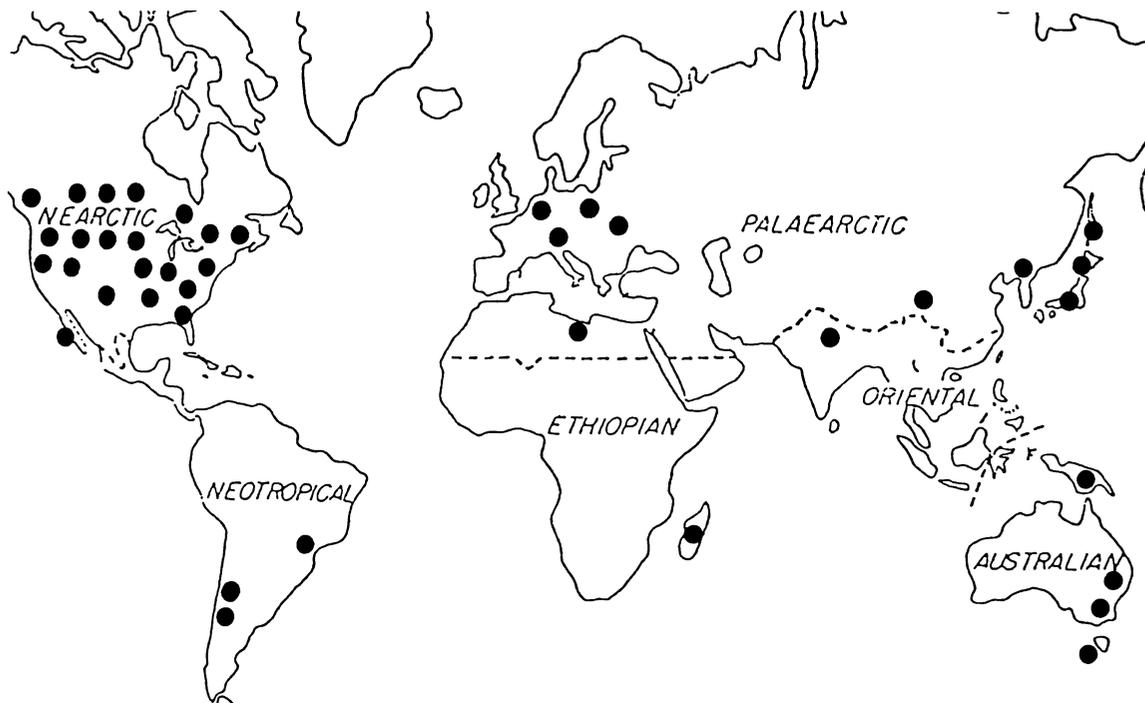
ICHNEUMONIDAE DEL REINO NEANTARTICO

Aproximadamente 121 géneros de Ichneumonidae habitan el Reino Biogeográfico Neantártico. De éstos, 39 o casi 32% no han sido encontrados fuera de la región. Son estos taxa endémicos que definen más nítidamente al reino, ya que el porcentaje de endemismo señalado es igual o mayor que el reportado para gran-

des islas como Madagascar o Nueva Zelandia y aun para el vasto continente insular de Australia (Gauld, 1984). (También, un 24% de los géneros de plantas espermatófitas chilenas son exclusivos y esto igualmente constituye una cifra más "insular" que continental (Good, 1974; Willis, 1931)).

El segundo elemento biogeográfico más grande dentro de los confines neartárticos es el Cosmopolita, con 31 géneros. En tercer lugar vienen más o menos 20 géneros de tipo Holártico u Holártico-oriental, o sea, taxa cuyos centros de diversidad están en el viejo supercontinente de Laurasia y los que, por ende, abundan en muchas de las partes templadas de Norteamérica y Eurasia o bien están concentrados en los trópicos del continente eurasiático (a menudo, en este caso, con unas pocas especies periféricas en Nueva Guinea y/o Australia). De este grupo Holártico-Oriental, la mayoría de los géneros que penetran en el Reino Neantártico, además están presentes en la zona Neotropical de Sud y Mesoamérica, existiendo, no obstante,

algunos casos de disyunción entre el Neantártico y el Holártico. De los más de 180 géneros neotropicales de Ichneumonidae que caracterizan las partes tropicales y subtropicales de América (con 116 distribuidos desde México hasta el sur de Brasil y 45 con especies aisladas en el este de Estados Unidos, pero sin representación fuera del Nuevo Mundo), de todo este inmenso grupo Neotropical, podemos citar del Neantártico tan solo 17 géneros y apenas 7 que se extienden por todo el Reino Neotropical para alcanzar el sur de Norteamérica. Además, 7 u 8 géneros conocidos del Neantártico alcanzan, mayormente, entre 2-4.000 m, los altos Andes en la Argentina, Bolivia y el Perú e igualmente en varios casos aparecen con especies propias en el desierto patagónico del sur de la Argentina. Sólo 4 géneros de Ichneumonidae: *Labena* (Mapa 3), *Certonotus* (Mapa 2), *Meringops* y *Anacis* proporcionan casos de distribuciones transantárticas, ya que aparecen en Australia con *Certonotus* y *Anacis* también citados de Nueva Zelandia. De éstos, *Meringops* y *Certonotus* han



Mapa 1. Distribución geográfica del género *Euceros* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Eucerotinae). Los círculos negros perfilan un esquema biogeográfico holártico (fragmentado entre el oeste y el este del continente eurasiático y llegando al borde del Reino Oriental), además de apuntar una serie de especies gondwanianas esparcidas en las montañas del sur brasileño, en Chile neantártico, Nueva Zelandia, Australia, Nueva Guinea, y en Madagascar.



Mapa 2. Distribución geográfica del género *Certonotus* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Labenini). Los círculos negros indican un esquema biogeográfico trasantártico y gondwaniano: Chile y Argentina neantárticos, Nueva Zelanda, Australia, Nueva Caledonia, Nueva Guinea, y las Islas Molucas.

sido reportados en el Nuevo Mundo exclusivamente del Reino Neártico, mientras que *Anacis* sigue hacia el norte en las selvas y bosques de montaña andinos, por lo menos hasta Ecuador, y *Labena* tiene docenas de especies repartidas en toda la región neotropical y 2 más ampliamente distribuidas a través de las partes templadas y subtropicales de Estados Unidos. Finalmente, encontramos 3 géneros más, los cuales están representados en el Reino Neártico y también muy disyuntivamente en otras

partes de ambos hemisferios (*Euceros* (Mapa 1), *Isdromas* y *Carria*).

Se da a continuación una tabla de los géneros de Ichneumonidae conocidos del Reino Neártico y del Norte Grande chileno, junto con datos acerca de la distribución de cada género al nivel mundial y dentro de las áreas de Chile y la Argentina consideradas como pertenecientes a la zona neártica y al Norte Grande. Esta información ha sido recopilada de los catálogos y revisiones.

TABLA DE GENEROS CHILENOS SEGUN ZONAS BIOGEOGRAFICAS EN CHILE Y REINOS BIOGEOGRAFICOS MUNDIALES

Explicación de términos:

1. *Tarapacá* (Norte Grande hasta el río Loa), 2. *Atacama* (Paposo en Antofagasta hasta el valle de Elqui en Coquimbo), 3. *Central* (Sur de Coquimbo hasta Concepción por el Llano Central), 4. *Ñublense* (selva valdiviana nortina entre Colchagua y Biobío), 5. *Valdiviana* (Selva valdiviana Austral entre Cautín hasta Aysén al norte de los glaciares), 6. *Magallánica* (Selva valdiviana subantártica y estepa patagónica en Magallanes y Tierra del Fuego): NT=Neotropical, NA=Neártico, P=Palaeártico, E=Etiópico, O=Oriental, A=Australiana, CS=Cosmopolita.

Explicación de los símbolos:

(+), género presente con \pm las mismas especies en 3 ó más distritos seguidos; (!), utilizado para designar géneros presentes en sólo 1 ó 2 de los distritos, o para hacer destacar distritos dentro de distribuciones amplias genéricas, donde se halla un número alto de especies estrechamente endémicas; (-), señala la ausencia del género.

	Tara- pacá	Ata- cama	Central	Ñublen- se	Valdi- viana	Magallá- nica	Mundial	
1	<i>Calliephialtes:</i>	!	+	+	+	+	NT NR	1
2	<i>Liotryphon:</i>	-	-	-	!	!	NT NR PO	2
3	<i>Tromatobia:</i>	!	+	+	+	+	NT NR PA	3
4	<i>Clistopyga:</i>	-	-	+	+	+	CS	4
5	<i>Polysphincta:</i>	-	-	+	+	+	NT NR PO	5
6	<i>Itopectis:</i>	!	-	-	-	-	CS	6
7	<i>Coccygomimus:</i>	!	+	+	+	+	CS	7
8	<i>Netelia:</i>	!	+	+	+	+	CS	8
9	<i>Euceros:</i>	-	-	-	!	!	CS	9
10	<i>Labena:</i>	-	-	+	+	+	NT NR A	10
11	<i>Certonotus:</i>	-	-	-	-	!	A	11
12	Nov. Gen.:	-	-	-	-	!	-	12
13	<i>Echthroptis:</i>	-	+	+	+	+	NT	13
14	<i>Macrogrota:</i>	-	-	+	+	+	NT	14
15	<i>Pedunculus:</i>	-	-	-	!	!	-	15
16	<i>Brachycyrtus:</i>	!	-	-	-	-	CS	16
17	<i>Clasis:</i>	-	-	-	+	+	+	17
18	<i>Ecphysis:</i>	-	-	+	+	+	-	18
19	<i>Trachaner:</i>	+	+	+	+	+	NT	19
20	<i>Acidnus:</i>	-	-	-	-	!	-	20
21	<i>Isdromas:</i>	!	-	-	-	-	NT NR A	21
22	<i>Aclastus:</i>	-	-	-	+	+	C	22
23	<i>Dichrogaster:</i>	-	-	!	!	-	C	23
24	<i>Xenolytus:</i>	-	-	!	-	-	NT NA PO	24
25	<i>Gelis:</i>	-	-	!	-	-	C	25
26	<i>Atractodes:</i>	-	-	-	-	!	C	26
27	<i>Ethelurgus:</i>	-	-	+	+	+	NT NA PO	27
28	<i>Surculus:</i>	-	-	-	+	+	+	28
29	<i>Rhabdosis:</i>	-	-	-	+	+	+	29
30	<i>Meringops:</i>	-	-	!	-	-	A	30
31	<i>Charitopes:</i>	-	-	-	-	!	!	31
32	<i>Stiboscopus:</i>	-	-	!	-	-	NT NA PE	32
33	<i>Bilira:</i>	-	-	+	+	+	-	33
34	<i>Teluncus:</i>	-	-	-	-	!	-	34
35	<i>Mesostenus:</i>	!	-	-	-	-	NT NA PO	35
36	<i>Cyclaulus:</i>	!	-	-	-	-	NT	36
37	<i>Hypsanacis:</i>	!	-	-	-	-	NT	37
38	<i>Cosmiocryptus:</i>	!	-	-	-	-	NT	38
39	<i>Dotocryptus:</i>	-	-	+	+	+	NT	39
40	<i>Periplasma:</i>	-	-	-	!	-	-	40
41	<i>Xiplonychidion:</i>	-	+	+	+	+	+	41
42	<i>Sciocryptus:</i>	-	-	-	-	!	!	42
43	<i>Trachysphyrus:</i>	!	+	+	+	+	NT	43
44	<i>Aeglocryptus:</i>	-	-	+	+	+	!	44
45	<i>Picrocryptoides:</i>	-	-	!	-	-	NT	45
46	<i>Aglaodina:</i>	!	+	+	+	+	NT	46
47	<i>Xylacis:</i>	-	-	-	!	-	NT	47
48	<i>Nothischnus:</i>	-	-	-	!	!	-	48
49	<i>Caenopelte:</i>	-	-	-	-	!	-	49
50	<i>Dochmidium:</i>	-	-	-	-	!	-	50
51	<i>Anacis:</i>	-	-	+	+	+	NT A	51
52	<i>Chilecryptus:</i>	-	-	+	+	+	+	52
53	<i>Neocryptopteryx:</i>	-	-	+	+	+	NT	53
54	<i>Araucis:</i>	-	-	+	+	+	-	54
55	<i>Oecetiplex:</i>	-	-	+	+	+	NT	55
56	<i>Itamuton:</i>	!	-	+	+	+	!	56
57	<i>Phycitiplex:</i>	-	-	!	-	-	NT	57
58	<i>Myrmecacis:</i>	-	-	+	+	+	-	58
59	<i>Notostilbops:</i>	-	-	-	-	-	!	59

	Tara- pacá	Ata- cama	Central	Ñublen- se	Valdi- viana	Magallá- nica	Mundial	
60	<i>Exetastes:</i>	-	-	+	+	-	C	60
61	<i>Eudeleboea:</i>	!	-	-	-	-	NT NA	61
62	<i>Deleboea:</i>	-	-	+	+	+	NT NA	62
63	<i>Cecidopimpla:</i>	-	-	+	+	-	NT	63
64	<i>Diradops:</i>	-	-	+	+	+	NT NA	64
65	<i>Stipomoles:</i>	-	-	-	+	+	-	65
66	<i>Cacomisthus:</i>	-	-	-	+	+	-	66
67	<i>Petilium:</i>	-	-	-	+	+	-	67
68	<i>Scolomus:</i>	-	-	-	+	+	-	68
69	<i>Tetrambon:</i>	-	-	-	+	+	-	69
70	<i>Coelorhacis:</i>	-	-	+	+	+	NT	70
71	<i>Cataptygma:</i>	-	-	-	+	+	-	71
72	<i>Pedinopa:</i>	-	-	-	-	+	-	72
73	<i>Campoplex:</i>	-	+	+	+	+	C	73
74	<i>Venturia:</i>	-	+	+	+	+	C	74
75	<i>Casinaria:</i>	+	+	+	+	+	C	75
76	<i>Cymodusa:</i>	!	-	-	-	-	NT NA PO	76
77	<i>Dusona:</i>	-	+	+	+	+	C	77
78	<i>Nemeritis:</i>	-	-	+	+	+	NA P	78
79	<i>Campoletis:</i>	+	+	+	+	+	C	79
80	<i>Phobocampe:</i>	+	+	+	+	-	NT NA PO	80
81	<i>Hyposoter:</i>	+	+	+	+	+	C	81
82	<i>Campoctonus:</i>	-	-	!	-	-	NT NA P	82
83	<i>Meloboris:</i>	+	+	+	+	+	NT NA PE	83
84	<i>Diadegma:</i>	-	+	+	+	+	C	84
85	<i>Prochas (?)</i>	-	-	!	-	-	N	85
86	<i>Phrudus (?)</i>	-	-	-	-	!	-	86
87	<i>Stethantyx:</i>	-	-	!	-	-	NT NA	87
88	<i>Pristomerus:</i>	+	+	+	+	+	C	88
89	<i>Trathala:</i>	+	+	+	+	+	C	89
90	<i>Cidaphus:</i>	-	-	+	+	+	C	90
91	<i>Lepidura:</i>	-	-	-	+	+	-	91
92	<i>Latilumbus:</i>	-	-	-	-	!	NT E	92
93	<i>Mesochorus:</i>	+	+	+	+	+	C	93
94	<i>Colpotrochia:</i>	-	-	+	+	+	NT NA P O	94
95	<i>Hypsicera:</i>	-	-	!	-	-	C	95
96	<i>Carria (?)</i>	-	-	-	-	!	NA PA	96
97	<i>Apolophus:</i>	-	-	-	-	!	NT NA P	97
98	<i>Habronyx:</i>	-	-	+	+	+	C	98
99	<i>Parania:</i>	-	!	!	-	-	C	99
100	<i>Therion:</i>	-	-	!	-	-	NT NA P O E	100
101	<i>Apoclima:</i>	-	-	!	-	-	C	101
102	<i>Tatogaster:</i>	-	-	-	-	!	-	102
103	<i>Megastylus:</i>	-	-	-	!	-	C	103
104	<i>Helictes:</i>	-	-	+	+	+	NA PA	104
105	<i>Symplecis:</i>	-	-	-	+	+	C	105
106	<i>Blapticus:</i>	+	+	+	+	+	C	106
107	<i>Stenomacrus:</i>	+	-	+	+	+	C	107
108	<i>Syrphoctonus:</i>	+	+	+	+	+	C	108
109	<i>Woldstetius:</i>	+	+	+	+	+	NT NA P O A	109
110	<i>Diplazon</i>	+	+	+	+	+	C	110
111	<i>Sussaba:</i>	-	-	+	+	+	NT NA PO	111
112	<i>Diacantharius:</i>	-	!	!	-	-	NT	112
113	<i>Hoplismenus (?)</i>	+	-	+	+	+	NT NA P O	113
114	<i>Stenobarichneumon (?)</i>	-	-	+	+	+	NT NA P	114
115	<i>Platylabops (?)</i>	-	-	!	!	-	-	115
116	<i>Ctenichneumon:</i>	-	-	+	+	+	NT NA P O	116
117	<i>Melanichneumon (sl):</i>	-	-	+	+	+	C	117
118	<i>Carinodes:</i>	!	-	-	-	-	NT	118

	Tara- pacá	Ata- cama	Central	Ñublen- se	Valdi- viana	Magallá- nica	Mundial	
119 <i>Oreohoplis</i> (?):	-	-	+	+	+	-	NT	119
120 <i>Thymebatis</i> :	+	+	+	+	+	+	NT	120
121 <i>Cratichneumon</i> (?):	-	-	-	+	+	+	—	121
122 <i>Cratichneumon</i> Gr.:	-	-	+	+	+	-	—	122
123 <i>Pterocormus</i> :	-	-	+	+	+	+	C	123
124 <i>Eutanyacra</i> :	-	-	+	+	+	-	NT NA P O A	124
125 <i>Setanta</i> :	-	-	-	-	-	!	NT NA A	125
126 <i>Diphyus</i> :	-	-	+	+	+	-	NT NA P E	126
127 <i>Platylabus</i> :	+	+	+	+	+	+	C	127
128 <i>Alomyini</i> : varios Nov. Gen.:	+	+	+	+	+	+	C	128
129 <i>Ophion</i> :	+	+	+	+	+	+	C	129
130 <i>Alophophon</i> :	+	+	+	+	+	+	NT	130
131 <i>Enicospilus</i> :	+	+	+	-	-	-	C	131

TIPOS DE DISTRIBUCION DE GENEROS EN EL NEANTARTICO

Siguiendo el muy útil mapa biogeográfico de Cortés y Hichins (1969), en el cual se definen 4 zonas transversales para explicar la distribución de los Tachinidae (Diptera) chilenos, y también el mapa preparado por Peña (1966) en base a los Tenebrionidae (Coleoptera) del país, es posible subdividir el Reino Neantártico en 4 provincias (Porter, 1987) de acuerdo con el tamaño y diversidad de la fauna de Ichneumonidae en cada una desarrollada.

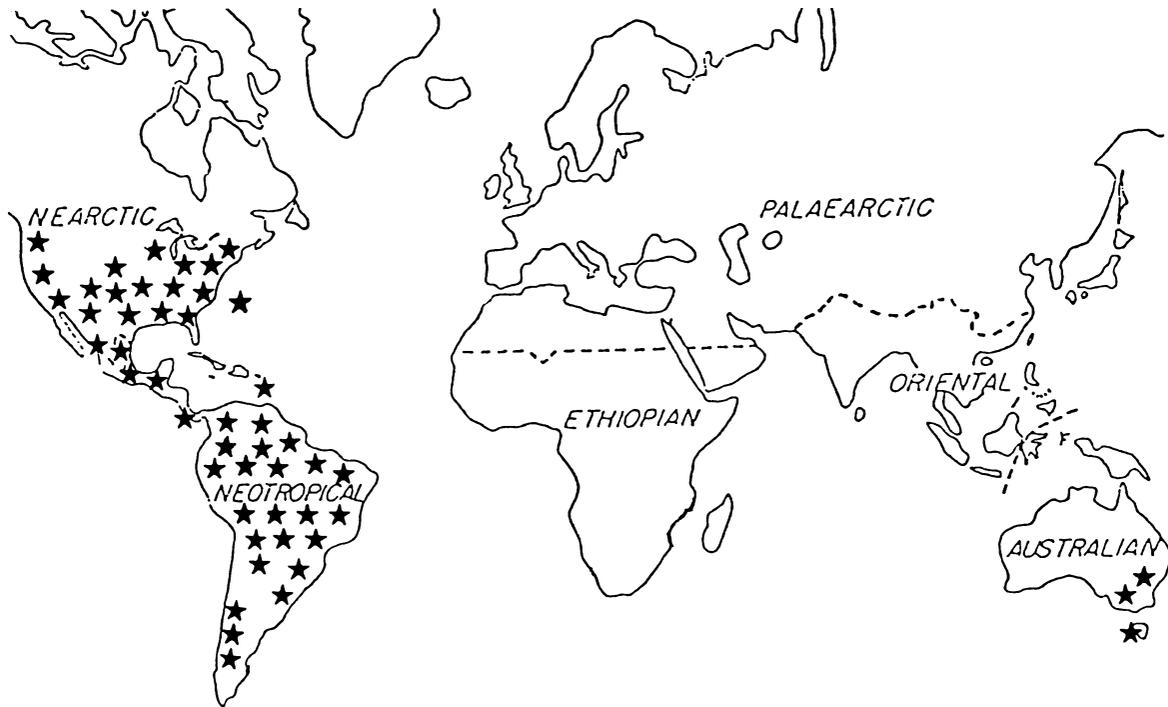
La *Provincia Atacamense* empieza disyuntivamente sobre la costa del sur de Antofagasta (Paposo) y prolóngase hasta el norte de Coquimbo. Botánicamente se caracteriza (fuera de oasis y valles de ríos con agua permanente) por una flora efímera que estalla en súbitos y múltiples colores cada 4 ó 5 años después de lluvias invernales. Algunas de sus plantas más notables son *Argylia puberula* (Bignoniaceae), *Cordia decandra* (Ehretiaceae), cactáceas como *Horridocactus* y *Copiapo*, especies características de *Nolana* (Nolanaceae) y de *Calandrinia* (Portulacaceae). Tiene por lo menos 2 géneros de Apoidea, *Penapis* (Halictidae: Dufoureae) y *Neofidelia* (Fideliidae), desconocidos fuera de la zona (Toro, 1986). La fauna atacamense de Ichneumonidae no presenta endemismos, pero es aquí que varios elementos neantárticos aparecen por primera vez: *Echthroopsis gayi* (Mapa 5), *Xiphonychidion viduum*, *Aglaodina cribricollis*, y *Dotocryp-*

tus pedisequus. Por otra parte, la mayoría de los géneros representados aquí pertenecen a las categorías cosmopolita, holártico-oriental, o panlatinoamericana de distribución como se puede ver en la tabla.

Digno de mencionarse, es la muy amplia distribución geográfica de varios Ichneumonidae neantárticos (al nivel de género y/o especie), los que alcanzan su límite septentrional en Atacama. *Echthroopsis gayi* (Mapa 5), llega hasta Magallanes (Porter, 1989); *X. viduum* hasta el paralelo 40; *A. cribricollis* alcanza la región de Aysén; y *D. pedisequus* penetra hasta el sur del paralelo 40 (Porter, 1987). A estos 4, podemos agregar *Trachysphyrus irinus* (Mapa 9) y *Dusona* sp., que han sido colectados en varias quebradas húmedas en la zona entre Taltal y Paposo, sobre la costa del sur de la región de Antofagasta (ejemplares en el Museo Nacional de Chile), y los que alcanzan por el sur las regiones de Malleco y Cautín.

Además, aunque la entomofauna de Atacama es mayormente de tipo neantártico, aparecen aquí, o siguen por aquí hacia el sur, una parte muy pequeña de la biota que también se hace presente en el desierto costero norchileno y peruano.

Las plantas de la Familia Nolanaceae nos dan el caso de toda una familia de angiospermas endémica de la costa pacífica de Sudamérica y presente a ambos lados de la "barrera de Antofagasta" (Heywood, 1978). Igualmente, el género *Microtrimeria* (Hymenoptera: Masaridae)



Mapa 3. Distribución geográfica del género *Labena* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Labenini). Las estrellas negras ejemplifican un esquema biogeográfico tanto trasantártico (Chile, Australia), como plenamente neotropical y neártico.

está representada, y al parecer por “especies hermanas”, en el desierto peruano (Bequaert, 1928) y también en Atacama del Norte Chico en el extremo septentrional de Chile Neártico (Fritz, 1973). Hay que recalcar, sin embargo, que los casos citados arriba son rarísimos. La barrera biogeográfica entre la biota neotropical y andino-patagónica característica del Norte Grande y la biota neártica que se impone desde Atacama hasta Tierra del Fuego es la más abrupta y completa disyunción documentada en el Nuevo Mundo.

La *Provincia Mediterránea* o *Central* incluye el territorio entre el sur de Coquimbo hasta la latitud de Concepción (desde el paralelo 30 al 37). Con copiosas lluvias invernales, siempre en aumento hacia el sur y con su accidentada topografía de sierras de la costa, precordillera andina, y zonas altoandinas, esta provincia sostiene una gran variedad de comunidades ecológicas, entre las que destacan la estepa con *Acacia caven*; quebradas con matorrales y bosques de arbustos y árboles esclerófilos, entre los cuales se encuentran especies de los géneros *Lithraea*,

Schinus, *Peumus*, *Maytenus*, *Beilschmiedia*, *Quillaja*, *Cryptocarya*. Se encuentran también aquí los primeros bosques de *Nothofagus*, precursores de la selva valdiviana (aproximadamente a 33° Lat. Sur). La *Provincia Mediterránea* tiene todos los 25 géneros de Ichneumonidae citados de Atacama más 57 géneros adicionales, como se puede apreciar en la tabla de géneros. Debe señalarse que las zonas húmedas y altas dentro de los límites generalizados de esta provincia, incluyen taxa llegados desde la subregión Ñuble vecina. La *Provincia Mediterránea* tiene sólo 10 géneros endémicos dentro de Chile; *Meringops*, *Stiboscopus*, *Picrocryptoides*, *Apoclima*, *Phycitiplex*, *Campoctonus*, (?) *Prochas*, *Parania*, *Therion* y (?) *Diacantharius*. Lo más intrigante es el caso de *Meringops*, disyunto en Chile central y Australia (Gauld, 1983). Notables también son *Phycitiplex* y *Picrocryptoides* vicariantes entre Chile y el Chaco argentino. En cambio, los demás géneros centro-chilenos se distribuyen vastamente en otras partes de Sudamérica y la mayoría de ellos alcanza otros continentes también.

De lo antedicho, puede inferirse que los ic-



Mapa 4. Distribución geográfica del género *Calliephialtes* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplini). Las estrellas blancas circundadas de negro perfilan un tipo de distribución geográfica plenamente neotropical, con especies también neárticas y neárticas.

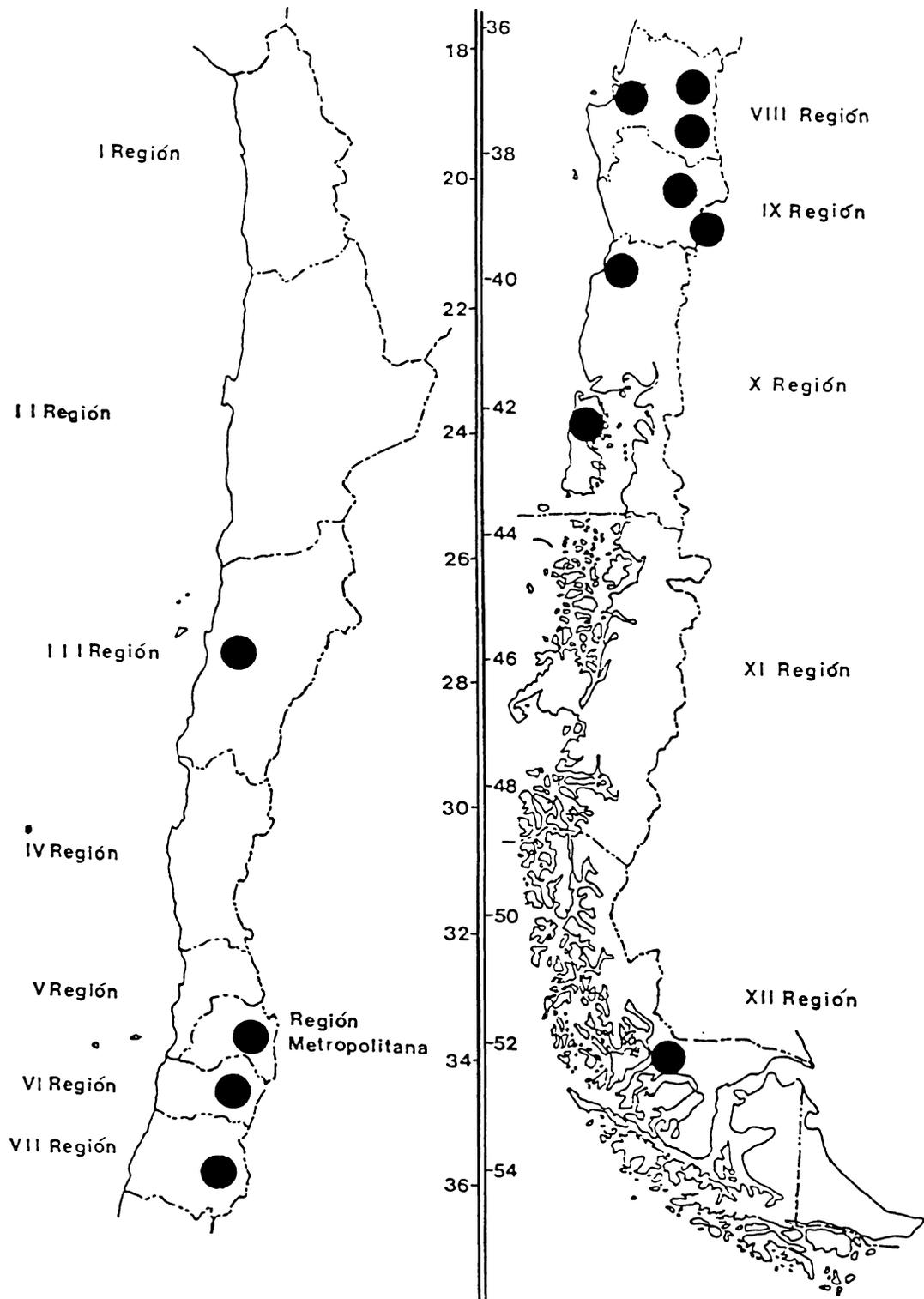
neumónidos de la Región Mediterránea incluyen géneros ecológicamente algo xerófilos (como *Phycitiplex* y *Picrocryptoides*) mientras que otros elementos higrófilos (*Echphysis*, *Surculus*, *Bilira*, y *Chilecryptus*, etc.), pueden considerarse taxa Ñublense o Valdivianos los cuales habitan principalmente quebradas húmedas precordilleranas y que pueden considerarse como relictos de episodios en que el clima era más húmedo y fresco que ahora, permitiendo la extensión hacia el norte de la biota valdiviana. Al nivel de especie, varios géneros representados en Chile central nos proporcionan un cuadro global de preferencia por ambientes más secos y fríos que los escogidos por la mayoría de Ichneumonidae. *Trachysphyrus* (Porter, 1987), por ejemplo (Mapa 9), incluye 9 especies en la Puna y el Altiplano del Perú, Bolivia, el Norte Grande chileno y el noroeste argentino; además de *T. irinus* y *T. agenor* en Chile mediterráneo, que ocupan principalmente las llanuras centrales semiáridas y, al sur de las pluviselvas valdivianas, *T. imperialis* y *T. penai* en Magallanes y

Tierra del Fuego, en el ecotono entre estepa patagónica y bosque subantártico de *Nothofagus*. Seguramente la composición taxonómica de la icneumonofauna de la Región Mediterránea y la asociada Región Ñublense ha sufrido fuertes y múltiples cambios durante las máximas y mínimas de las glaciaciones producidas en el curso del Pleistoceno y por lo menos 2 veces en la última mitad del Terciario (Mac Gowran, 1990).

La Provincia Valdiviana empieza con la subregión Ñublense, que forma una franja estrecha en la precordillera al sur del paralelo 34 y ocupa (ocupaba) gran parte de Chile y zonas argentinas limítrofes al sur del nivel de Concepción y hasta el paralelo 49 en la región de Aysén. Hacia el norte, la provincia experimenta inviernos muy lluviosos, pero veranos calurosos y, a veces, con prolongadas sequías. Al sur de Valdivia empieza la típica subprovincia Valdiviana: las lluvias arrecian e invaden cada vez más el verano, de modo que las partes más húmedas de Chiloé y Aysén constituyen verdaderas pluviselvas con 4-9.000 mm de lluvia por año. Debe tomarse en cuenta, sin embargo, que las temperaturas mínimas por toda la zona (debajo de 500 ó 1.000 m de altura) son moderadas, con heladas algo infrecuentes, durante las cuales la temperatura llega a sólo unos pocos grados bajo 0° Celsius.

La vegetación de la provincia valdiviana es bosque o selva semiperennifolia, típicamente con los estratos herbáceos, arbustivos, y arbóreos prolijamente desarrollados. El nicho de árboles dominantes es ocupado principalmente por varias especies de *Nothofagus* (Fagaceae) con *Eucryphia* (Eucryphiaceae), *Gevuina*, *Embotrium*, *Lomatia* (Proteaceae) también conspicuos y *Drimys* (Winteraceae). En ciertos lugares aparecen gimnospermas endémicas como *Araucaria*, *Austrocedrus* y *Fitzroya*.

En el estrato arbustivo están *Desfontainea* (Desfontaineaceae), *Fuchsia* (Onagraceae), *Berberis* (Berberidaceae), *Myrceugenella* (Myrtaceae), *Gunnera* (Gunneraceae), *Chusquea* (Bambusaceae) y muchos más. La flora herbácea, bien desarrollada, incluye hermosas enredaderas de las familias Gesneriaceae y Philesiaceae, y plantas del piso, tales como *Viola* (Violaceae), *Calceolaria* (Scrophulariaceae), *Oxalis* (Oxalidaceae), y ciertas orquídeas. Este último elemento



Mapa 5. Distribución geográfica de *Echthropsis gayi* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Groteini). Los grandes círculos negros perfilan un típico esquema biogeográfico neartáctico de largo alcance, con registros desde Copiapó hasta Magallanes.

es menos conspicuo en la selva semiperennifolia austral de *Nothofagus*, que en los llamados bosques templados caducifolios del Hemisferio del Norte, en los que las hojas caen en otoño y no vuelven a brotar hasta mediados de la primavera, creando así un nicho ecológico especialmente favorable para hierbas efímeras que brotan en los primeros dos meses de la primavera cuando el sol penetra ininterrumpidamente hasta el fondo del bosque.

La provincia valdiviana es la región chilena con más diversidad de Ichneumonidae. Se hallan aquí 109 géneros o 90% de la fauna neantártica. En cuanto a géneros dentro de Chile endémicos al Neantártico, 19 ó 50% del grupo son valdivianos exclusivos: *Liotryphon*, *Euceros*, *Certonotus*, Gen. Nov. Ca. *Certonotus*, *Pedunculus*, *Acidnus*, *Atractodes*, *Teluncus*, *Periplasma*, *Xylacis*, *Nothischnus*, *Caenopelte*, *Dochmidium*, *Pedinopa*, Gen. Nov. Ca. *Phrudus*, *Carria* (?), *Tatogaster*, *Megastylus*, y Gen. Nov. Ca. *Hoplismenus*.

En cuanto a la mayoría de géneros endémicos, también se anota muchas distribuciones amplias en el Neantártico. Masner (comunicación personal) encontró el mismo fenómeno entre los proctotrupeoidea, (Hymenoptera) de Nueva Zelandia desde la Isla Norte hasta la del Sur. Este hecho probablemente se debe al movimiento norte-sur de la biota chilena en tiempos de máximas glaciales y dentro de límites impuestos por la cordillera andina.

Durante las máximas glaciales, elementos neantárticos habrían sido desplazados del sur chileno y de la región ahora ocupada por el *Desierto Patagónico* (entonces cubierta por hielo desde los Andes hasta 100 km tierra adentro), para refugiarse en el norte entre los Andes y el océano Pacífico (e.g., Solbrig, 1976). La biota valdiviana ahora aislada en Coquimbo (sierras Fray Jorge y Talinay) quedó relictas con las desglaciaciones o un bosque de muy diverso origen. (Troncoso, Villagrán, y Muñoz, 1980).

Otra zona llamativa por sus especies neantárticas relictas es la ya mencionada quebrada de Paposo, al norte de Taltal, en Antofagasta.

Más concretamente, lo septentrional del bosque de *Nothofagus* en Curicó, Talca, Linares, y Nuble ha proporcionado numerosos casos de géneros todavía desconocidos de otras partes de Chile: *Liotryphon*, *Euceros*, *Atractodes*, *Periplasma*, *Xylacis*, y *Megastylus*. Igualmente, el trayecto entre los cerros de Nahuelbuta hasta Cautín

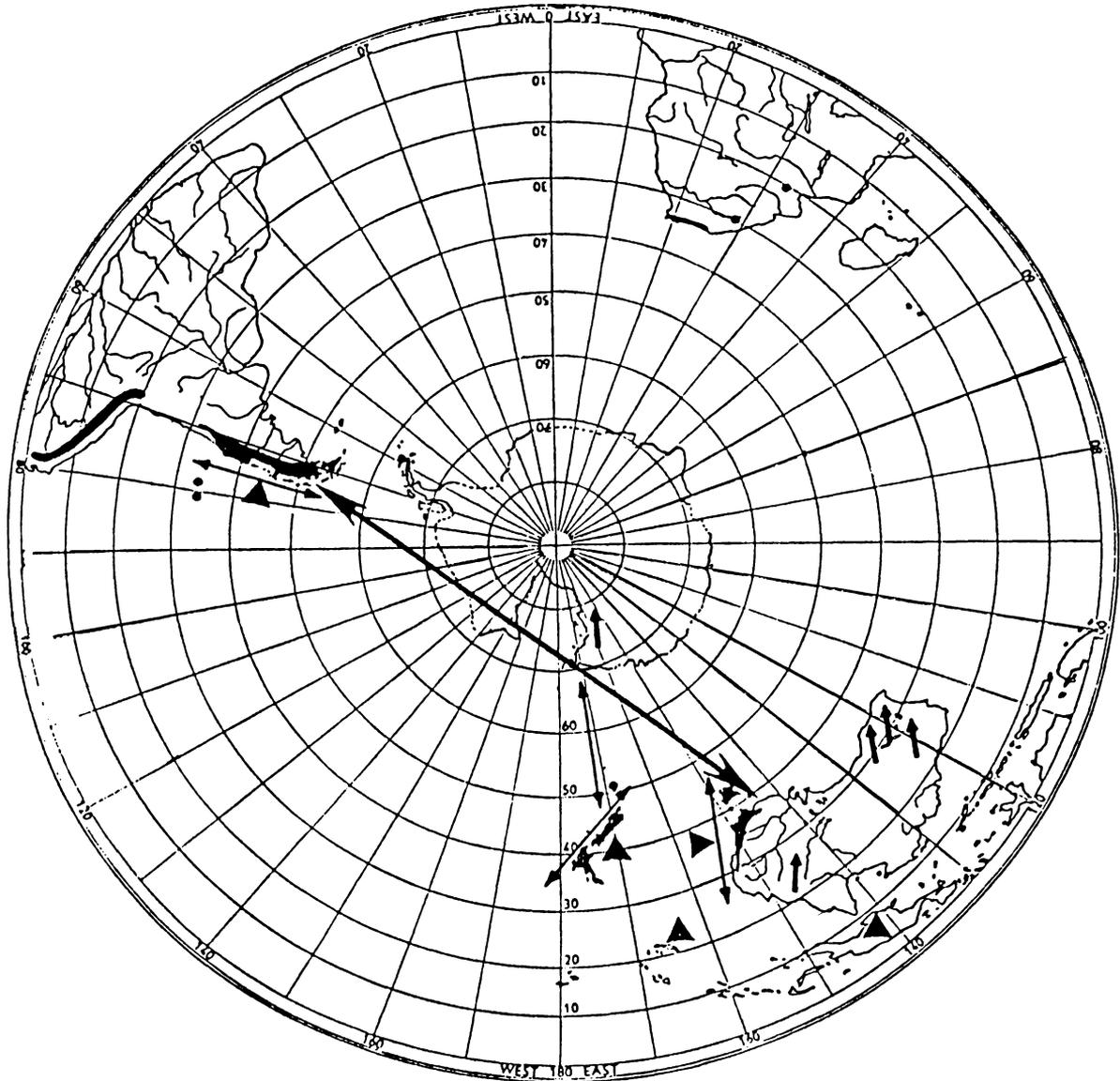
(incluyendo, pero disyuntivamente, bosques de *Araucaria*) parece tener varios posibles endemismos, tales como *Certonotus*, Gen. Nov. Ca. *Certonotus*, *Nothischnus* y, al nivel específico, 2 *Labena* spp. no descritas, además de *Anacis varipes* (Porter, 1967b). En todo caso, la *Provincia Valdiviana* constituye uno de los mejor definidos centros de endemismo en Sudamérica, notable tanto por sus géneros únicos y fuertemente diferenciados como por otros grupos de especies que parecen relacionados estrechamente con géneros holártico-orientales (*Cratichneumon*, *Vulgichneumon*, *Hoplismenus*, *Itamoplex*), pero los cuales, a la vez, reúnen características tan propias que parece menester reconocerlos como géneros distintos.

Finalmente, la *Provincia Magallánica* constituye un ecotono entre la poco conocida pluviselva valdiviana austral al oeste y la estepa patagónica hacia el este. Ocupa el sur extremo de Chile desde el extremo austral de los glaciares de Aysén (paralelo 49) a través de Magallanes y Tierra del Fuego hasta las islas subantárticas (casi paralelo 56).

Gracias al trabajo de Lanfranco (1974) y a las colecciones hechas por Peña, Čekalovic, y otros, podemos registrar 57 géneros de Ichneumonidae en Magallanes, incluyendo uno endémico, *Notostilbops* (Townes, 1969).

De los géneros Magallánicos no exclusivos hay 19 (ver Tabla), los que se distribuyen desde Atacama hasta por lo menos el norte de Magallanes. Además, hay 22/23 géneros, los cuales se encuentran desde la Región Magallánica hasta la Región Central y 15 géneros compartidos sólo entre la Provincia Magallánica y la Valdiviana.

Todos estos géneros parecen tener adaptaciones muy generalizadas, ya que en el menor de los casos se los encuentra en muchas otras partes de Sudamérica y en su mayoría pertenecen a tipos de distribución holártico-orientales o cosmopolitas. En Magallanes, como en el resto de Chile neantártico, predomina un conjunto de elementos que tal vez se originara antes de la fragmentación del supercontinente mundial, Pangaea, y de aquel modo llegara a ocupar todos los continentes nacientes y a adaptarse lentamente a tipos de clima tropicales, fríos y lluviosos hasta semiáridos. Al mismo tiempo, la buena representación del elemento valdiviano en Magallanes, incluyendo bosques muy lluvio-



Mapa 6. Distribución geográfica de varios elementos gondwanianos (modificada de Brundin, 1966). Las zonas ennegrecidas o con pequeños puntos negros perfilan la distribución plenamente gondwaniana de las Subfamilias Podonominae y Aphroteninae de la Familia Chironomidae (Diptera: Nematocera). Los triángulos negros (bordeados por flechas de doble punta para indicar la extensión latitudinal del área del género en Sudamérica, Nueva Zelanda, y Australia) perfilan la distribución moderna de *Nothofagus* (Fagaceae), mientras que las flechas negras de punta única indican lugares donde se hayan encontrado fósiles de *Nothofagus*. La gran flecha de doble punta entre Sudamérica y Australia, a través de la Antártica, señala la ruta entre Sudamérica y Australia seguida por muchas plantas como *Nothofagus*, *Eucryphia*, *Embothrium*, *Gevuina*, etc., y por insectos tales como los Ichneumonidae (Hymenoptera): *Labena*, y *Meringops*, y *Labena*. La flecha de dos puntas entre la Antártica y Nueva Zelanda nos recuerda que numerosos elementos transantárticos (*Nothofagus*, *Certonotus*) también están presente en Nueva Zelanda, algunos, como *Fuchsia*, compartidos entre el Neantártico y Nueva Zelanda sin aparecer en Australia.

sos de *Nothofagus* en el oeste de la zona, más los 15 géneros de Ichneumonidae ya citados, constituye evidencia de que toda la biota Valdiviana se desplazaba hacia el sur durante períodos de clima cálido acaecidos desde el Cretácico hasta el Terciario y, más esporádicamente, en mínimas glaciales pleistocénicas (a semejanza del desplazamiento hacia el norte producido con episodios glaciales).

El único género de Ichneumonidae todavía conocido sólo de la *Provincia Magallánica*, el ya mencionado *Notostilbops*, despierta interés por pertenecer a un tipo de distribución anfitropical, ya que su único pariente cercano es *Stilbops*, que habita el Reino Holártico, y no conocemos ningún miembro tropical o subtropical de esta pequeña subfamilia Stilbopinae. Además de los Stilbopinae, el género *Nemeritis* (Porizontinae, Santiago a Cautín) es el único icneumonido neantártico, que, sin aparecer en otras partes de América Latina (los Andes incluido), reaparece en el Holártico.

Al nivel de especie, los aparentes endemismos Magallánicos son más frecuentes que los genericos, si no muy abundantes. Por ejemplo, *Itamuton* (Porter, 1987), además de una especie en la precordillera pacífica peruana y otra en la Puna central del mismo país, tiene también otras 2 restringidas a las regiones *Mediterránea* y *Valdiviana* de Chile, y 1 conocida sólo de Magallanes (Mapa 8). Como ya se ha mencionado, existen además 2 especies endémicas de *Trachysphyrus* en esta región austral (Mapa 9): *T. imperialis* y *T. penai* (muy cerca de *T. imperator* (Porter, 1967a) de los altos Andes en el norte peruano y más remotamente emparentados con *T. irinus* y *T. agenor*, especies distribuidas en la región Mediterránea chilena). Las 2 especies magallánicas, aunque normalmente de fácil individualización taxonómica, parecen ser, en terminología cladística, "especies hermanas". Se las encuentra simpátricamente en Magallanes, pero *T. penai* es la más austral, con una población aislada en las islas Falkland (o Malvinas), mientras que *T. imperialis* llega por el lado del *Desierto Patagónico* hasta la provincia argentina de Neuquén en Zapala al paralelo 39 (Porter, 1967a).

La división de la vieja estirpe *T. imperialis*-*T. penai* en 2 especies, probablemente siguió un modelo alopátrico, de acuerdo con cambios climáticos y geológicos del Pleistoceno.

La Provincia Magallánica, pues, es habitada por una fauna de Ichneumonidae mayormente ligada a los elementos neantárticos, holártico-orientales, y cosmopolitas ya citados del resto de Chile al sur de Antofagasta. No obstante, faltan muchos datos perentorios para el entendimiento de la biota magallánica y la de todo Chile. Todavía se han colectado poquísimos icneumonidos en el *Desierto Patagónico* y es difícil saber si esta estepa inhóspita debiera incluirse con el Reino Neantártico o el Neotropical.

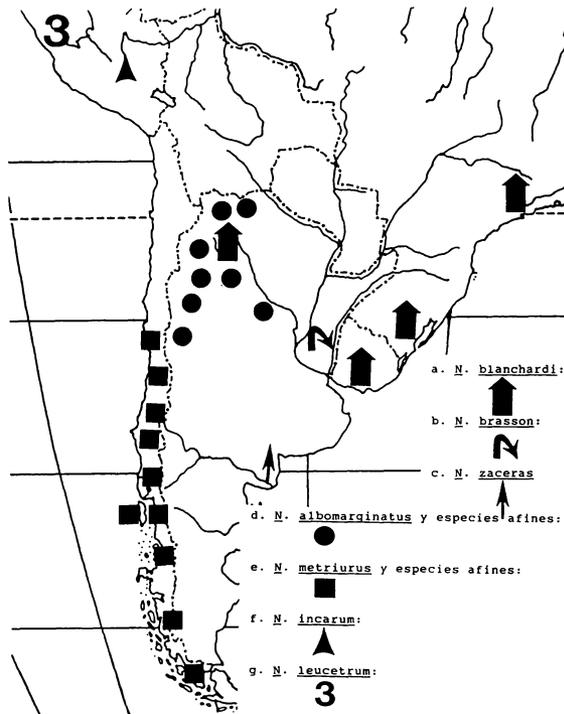
ICHNEUMONIDAE DEL NORTE GRANDE

La Primera Región de Tarapacá forma la parte más austral y más seca de la Provincia Biogeográfica del *Desierto Costero Peruano*, una subdivisión aberrante del *Reino Neotropical*. Hacia fines del Cretácico y en la primera parte del Terciario, todo lo que ahora es desierto estaba cubierto por una selva húmeda tropical (Axelrod, 1960) y la biota de la región tenía rasgos predominantemente neotropicales. Hacia mediados del Terciario los nacientes Andes peruanos iban creciendo hasta poder capturar gran parte de la lluvia, que antes llegaba a la costa en nubosidad de la cuenca amazónica. De este modo, las selvas húmedas cedían a una vegetación esclerófila y espinosa muy relacionada con el matorral o Chaco argentino (Solbrig, 1976). Ya que los vientos húmedos que venían del Pacífico todavía proporcionaban algo de lluvia en toda la zona, la provincia costera probablemente llegó a fines del Terciario con una vegetación xerófila generalmente difundida y seguramente también con bosques higrófilos en galería a lo largo de ríos permanentes y en oasis. Al empezar el Pleistoceno hace sólo 2 ó 3 millones de años, la temperatura del mundo bajó bruscamente y se formaron capas de hielo polares en ambos hemisferios, además de vastas glaciaciones en montañas de los Andes y otros sistemas orográficos. Desde la capa glacial antártica originóse la fría corriente Humboldt, que sigue toda la costa occidental de Sudamérica desde Magallanes hasta Ecuador. Ahora la lluvia marítima tropical que antes caía sobre la costa se disipaba totalmente sobre las aguas frías de la corriente Humboldt.

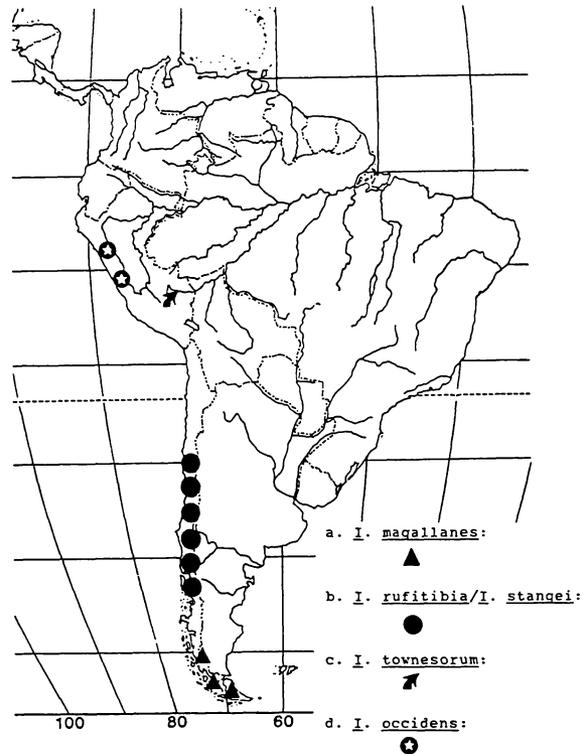
El resultado de estas dobles "sombras pluviales" fue la conversión de un matorral tropical en

un genuino desierto casi sin vida fuera de los lechos de ríos y los oasis.

Ya que la catastrófica desertificación vino en el pasado geológicamente reciente, la biota de los oasis y valles de ríos costeros permanece algo monótona, con las mismas especies en lugares fértiles separados los unos de los otros por decenas o cientos de kilómetros (p. ej., los Ichneu-



Mapa 7. Distribución geográfica del género *Neocryptopteryx* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Mesostenini). Los símbolos negros dibujan un típico esquema biogeográfico en zonas frías hasta subtropicales en la mitad austral de Sudamérica. Las flechas anchas individualizan a *N. blanchardi*, habitante de selvas húmedas andinas y brasileñas. La flecha curva localiza a *N. brasson*, especie conocida de las pampas húmedas y bosques de galería al nordeste de Buenos Aires, en la Argentina. La flecha angosta y alargada representa a *N. zaceras*, del nordeste de la estepa patagónica, en la Argentina. Los círculos abarcan las áreas geográficas de *N. albomarginatus*, *N. ocris*, y *N. uspallatae*, especies de ambientes semihúmedos hasta áridos del centro y del noroeste de la Argentina (Chaco, desierto subandino, bosques de montaña, y prepuna (Porter, 1975)). Los cuadros incluyen a 4 especies neárticas (*N. hypodyneri*, *N. oedipus*, y *N. sphaera* de la Región Mediterránea chilena y a *N. metriurus*) que se hallan en toda la Región Mediterránea, la Valdiviana, y la Magallánica continental de Chile. Ilustrase también a *N. incarum* de la Puna central peruana (punta de flecha de lados cóncavos) y a *N. leucetrum*, de la baja precordillera occidental sobre la costa pacífica peruana (Nº 3).



Mapa 8. Distribución geográfica del género *Itamuton* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Mesostenini). *Itamuton occidens* del desierto costero y de la precordillera andina entre Trujillo y Lima, en el Perú, es señalado por estrellas dentro de círculos negros, e *I. townesorum* de la Puna central peruana, se ubica por la punta de flecha curva. Los círculos negros representan a *I. stangei* de la Región Mediterránea chilena y a *I. rufitibia*, de amplia repartición en la Región Mediterránea chilena, asimismo que en la Región Valdiviana hasta Chiloé. Los triángulos negros perfilan el área de la especie magallánica, *I. magallanes*, la que habita en el ecotono entre bosques de *Nothofagus* y estepa patagónica.

monidae *Itopectis phoenogaster*, *Coccygomimus punicipes* y *Cyclaulus eremia*; euménidos en géneros como *Pachodynerus*, *Hypodynerus*, y *Zeta*; los esfécidos *Stictia signata*, *Bicyrtes mendica*, *Prionyx thomae* y *Sphex peruanus*, abejas como *Caulopolicana vestita* (Colletidae), *Agapostemon nasutus* (Halictidae), *Anthidium deceptum* (Megachilidae), *Centris bucholtzi* y *Mesonychium garleppi* (Anthophoridae)).

Por encima de 3.000 m, la precordillera occidental no dejó de recibir precipitación amazónica y actualmente la habita una biota montana andina en estepas puneñas hasta bosquesillos semi-húmedos de *Polylepis*. Más que por las lluvias relativamente escasas (hasta \pm 400 mm por

año), la rica biota de esta "Puna Occidental" parece limitada por las heladas de cada noche y la intensa insolación, o sea, por un clima que trae verano de día e invierno de noche. Consiste en elementos neotropicales resistentes, tales como Ichneumonidae del género *Carinodes* y del grupo *Albomarginatus* de *Coccygomimus*, y el apoideo *Xylocopa* (*Schoenherria*) *viridigastra* más una gran cantidad de géneros andino-patagónicos, incluidos icneumónidos como el grupo *Metallicus* de *Trachysphyrus*, *Mesostenus* (grupo *Transfuga*), *Hypsanacis*, *Cosmiocryptus*, *Aglaodina*, y varias especies de *Thymebatis*. En muchos casos, las especies de la Puna Occidental están distribuidas por grandes extensiones de los confines altoandinos del Norte chileno, del Perú, y de Bolivia (p. ej., *Coccygomimus aequalis*, *Trachysphyrus venustus*, y *Mesostenus cuzcensis*). Existen, empero, especies propias de la región (p. ej., los icneumónidos del género *Cosmiocryptus*; *Trachysphyrus aegla*, *T. agalma*, *T. carrascoi*, y *T. metallicus*; *Coccygomimus tarapacae*, y muchos más (Porter, 1985a y b)). Aparentemente, la influencia climáticamente moderadora del Pacífico influye en la meteorología de la Puna Occidental, ya que aquí la vegetación permanece verde y florecida y los insectos siguen en actividad durante más o menos todo el invierno, período durante el cual la entomofauna de la Puna Interandina casi desaparece, mientras que la flora se marchita bajo heladas más fuertes que las experimentadas sobre el lado occidental de la cordillera. Si agregamos a las mencionadas diferencias climáticas el hecho de que la Puna Occidental y la Interandina tienen que haber estado fuera de contacto biogeográfico durante las varias máximas glaciales del Pleistoceno, es fácil entender cómo una biota con muchos endemismos al nivel específico y algunos genéricos, podría haber evolucionado en la precordillera del norte de Chile y de todo el Perú (Mapas 7, 8, 9). Según los mismos criterios, la biota de abajo en el ahora desierto costero ya había seguido su propio curso adaptativo durante quizás 40 millones de años en un callejón sin salida semiárido entre los Andes y el mar.

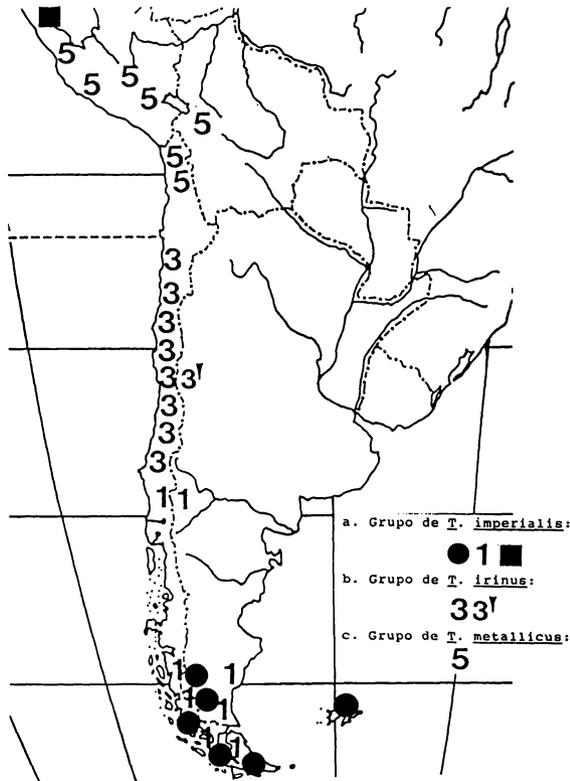
Por estas causas se puede entender cómo la fauna y flora de toda la franja occidental del Perú y del Norte de Chile presenta hoy en día un cuadro de fuerte diferenciación al nivel de especie dentro de los más amplios tipos neotro-

picales y andino-patagónicos de distribución geográfica, pero con una gradual pérdida de diversidad desde el norte hacia el sur.

En la Primera Región de Tarapacá se han registrado 41 géneros de Ichneumonidae, de los cuales 11 no llegan hasta la parte neantártica de Chile (*Itopectis* (Ephialtini), *Brachycyrtus* (Brachycyrtini), *Mesostenus*, *Cyclaulus*, *Cosmiocryptus*, e *Hypsanacis* (Mesostenini), *Eudeleboea* (Banchinae), *Cymodusa* (Porizontini), *Carinodes* (Joppini), *Phaeogenes* y *Centeterus* (Alomyini)). De éstos, *Itopectis*, *Brachycyrtus* y *Centeterus* son esencialmente cosmopolitas; *Mesostenus*, *Cymodusa* y *Phaeogenes* pertenecen al elemento neotropical-holártico-oriental; *Eudeleboea* y *Carinodes* son ampliamente neotropicales; *Cyclaulus* está concentrado en selvas húmedas de la "ceja de montaña" andina; *Hypsanacis* está en ambientes andinos húmedos, pero un poco más altos que los preferidos por *Cyclaulus*; y *Cosmiocryptus* es endémico del desierto costero y de la precordillera occidental. Los elementos compartidos entre el Norte Grande chileno y el Reino Neantártico incluyen *Calliephialtes*, *Tromatobia*, *Coccygomimus*, *Netelia*, *Trachaner*, *Isdromas*, *Hemicallidiotes*, *Trachysphyrus*, *Aglaodina*, *Campoplex*, *Venturia*, *Casinaria*, *Campoletis*, *Phobocampe*, *Meloboris*, *Hyposoter*, *Diadegma*, *Pristomerus*, *Trathala*, *Ophion*, *Alophophion*, *Enicospilus*, *Mesochorus*, *Blapticus*, *Stenomacrus*, *Syrphoctonus*, *Woldstetius*, *Hoplismenus*, *Thymebatis*, y *Platylabus*. De éstos, 23 cumplen distribuciones entre el Nuevo y el Viejo Mundo, siendo en su mayoría cosmopolitas, aunque *Calliephialtes*, *Trachaner*, y *Hemicallidiotes* son ampliamente neotropicales; *Trachysphyrus* (Mapa 9) es andino-patagónico; *Aglaodina* es andina; y *Alophophion* y *Thymebatis* se hallan desde el Pacífico hasta el Atlántico en el sur templado y subtropical de Sudamérica.

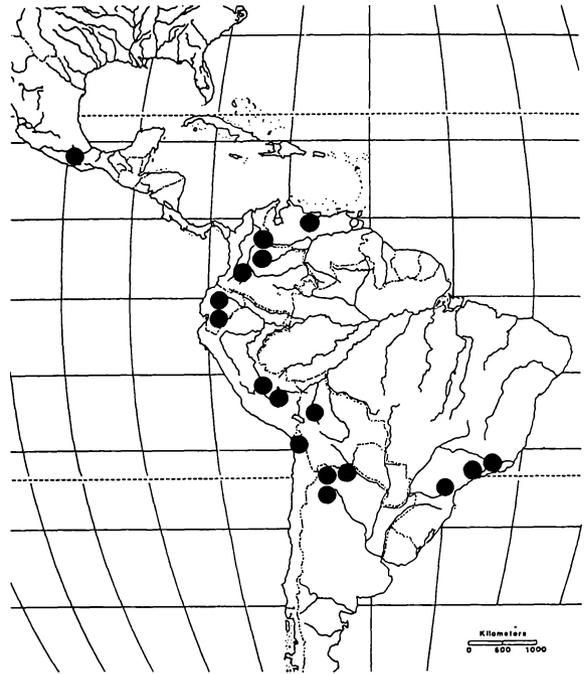
Al nivel de diferenciación específica o subespecífica puede citarse varios géneros de interés especial: *Calliephialtes*, *Tromatobia*, *Itopectis*, *Coccygomimus*, *Mesostenus*, *Cyclaulus*, *Trachysphyrus* y *Aglaodina* (los últimos 2 ya tratados con los géneros de distribución neantártica). Evidencia de especiación incipiente trasandina se detecta en *Tromatobia huebrichi* (Porter, 1979) y en *Mesostenus cuzcensis*. Poblaciones topotípicas interandinas del puno peruano en el caso de *M. cuzcensis* tienen el abdomen anaranjado, pero ejemplares probablemente específicos del norte chileno (Socoroma) lo tienen negro. *Tromato-*

bia huebrichi, al revés, en la puna cuzqueña, es negro o negruzco con diseños blancos y áreas rojas reducidas, pero en el desierto costero tiene el color de fondo del abdomen mayormente rojo y hay diseños rojos en otras partes también.



Mapa 9. Distribución geográfica del género *Trachysphyrus* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Mesostenini). El número 1 localiza a *T. imperialis* (oeste de la estepa patagónica, desde el paralelo 38 hasta Tierra del Fuego, donde se lo halla en el sur de la estepa patagónica y en bosques de *Nothofagus*). Los círculos negros representan a *T. penai*, especie que comparte Magallanes y Tierra del Fuego con la muy relacionada *T. imperialis*, pero que también se extiende a las islas Falkland (Malvinas), donde es el único *Trachysphyrus*. El grupo de especies *imperialis* también tiene *T. imperator* en la Puna central peruana, donde se la ubica por el cuadro negro. Los números 3 señalan a *T. irinus* (sur de Antofagasta hasta Malleco y mayormente por debajo de 2.000 m) y a *T. agenor*, especie muy emparentada (Aconcagua hasta Malleco y a alturas hasta 3.000 m, de modo que cruza la alta cordillera de los Andes para llegar a la provincia de Mendoza, en la Argentina (lugar argentino señalado por 3 con punta de flecha invertida)).

Los números 5 designan al distintivo grupo *metallicus*, que incluye a *T. metallicus* y *T. carrascoi* de la Puna Occidental entre el norte de Chile y el sur de Ecuador; a *T. aglaus* y *T. florezi* de la Puna centro-andina en el Perú, y a *T. praeclarus*, de la cuenca de La Paz en la Puna boliviana.



Mapa 10. Distribución geográfica del grupo *albomarginatus* del género *Coccygomimus* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Ephialtini). Los círculos negros perfilan un esquema bio-geográfico en selvas lluviosas tropicales de montaña (1.500-2.500 m), con varias especies adaptadas a las comunidades altoandinas del páramo (estepa húmeda) y de la puna (estepa semiárida), a alturas entre 3-4.000 m en Colombia, Ecuador, Perú, en el norte de Chile, y en Bolivia.

De las 13 especies del grupo, 1 se halla en México, 1 cerca de Caracas en Venezuela, 6 (4 exclusivos) en Ecuador y Colombia, 1 en el Perú y el norte de Chile, 1 solo en el norte de Chile, 1 entre Colombia y Bolivia, 2 entre Perú o Bolivia y el noroeste argentino, 1 solo en el noroeste argentino, y 1 más en las montañas del sudeste de Brasil.

Algo semejante ha ocurrido con *Itopectis phoenogaster*, la que se encuentra como endémico del bajo desierto costero entre Lima y Camarones.

Esta especie difiere de poblaciones altoandinas de su "especie hermana", *I. niobe*, sólo por unos detalles de setación y por el abdomen rojo, pero parece haber alcanzado el nivel de especie "biológica", debido, a que coexiste con poblaciones de *I. niobe*, sin intergradación, entre 1.500-2.800 m de altura en la quebrada del río Rimac al este de Lima (Porter, 1979, 1983). *Coccygomimus* presenta un cuadro más complejo que los géneros arriba citados (Porter, 1970, 1979), ya que tiene varias especies en el Norte Grande. *Coccygomimus punicipes* (miembro del grupo *Sodalis*, cuya distribución es neotropical,

holártico, y etiópico) se extiende desde el suroeste de Estados Unidos hasta los fértiles valles costeros de Tarapacá, cumpliendo así un esquema biogeográfico mesoamericano y tropical sudamericano Pacífico, cuyos miles de integrantes se concentran en las selvas tropicales entre México y la costa de Ecuador, al norte de Guayaquil. *Coccygomimus oropha* se encuentra entre 3-4.500 m en la puna de la II Región chilena, en la puna peruana, y en ambientes semejantes del noroeste argentino (Mina Aguilar en Jujuy). Representa al grupo *Aequalis*, un conjunto de especies holárticas, neotropicales (mayormente fuera de regiones con clima tropical húmedo), y neantárticas (*C. fuscipes*, que se halla en toda la región Neantártica y en el desierto patagónico). Cuadra, pues, *C. oropha*, dentro de un esquema biogeográfico aparentemente laurasiático, pero con amplia y diversa penetración en Sudamérica andina oriental y occidental, además, en muchas partes subtropicales y templadas del resto del continente hasta el Atlántico. Aparecen también en la puna del Norte Grande *Coccygomimus tarapacae*, conocido sólo de la zona de Socoroma, Putre, Chapiquiña y Belén, y su pa-

riente *C. aeolus*, que ha sido colectado en la Primera Región desde Socoroma hasta la quebrada de Chusmiza y que se extiende hasta la Puna Central (Cuzco, Perú).

Estas 2 especies integran el grupo *albomarginatus*, distribuido desde México hasta el sudeste de Brasil, con muchas especies en selvas lluviosas de montaña, en el páramo de Colombia y Ecuador, y con un subgrupo adaptado a la semidesértica puna del Perú, Bolivia y del extremo norte de Chile. El grupo *albomarginatus*, por ende, está en casi todos los sistemas orográficos de Sudamérica, pero como tantos otros taxa, llega por los Andes hasta la frontera norte de Chile, pero de allí sigue hasta la Argentina por el este de los Andes sin bajar en el lado occidental y entrar en el Reino Neantártico.

Los géneros *Calliephialtes* (Mapa 4) y *Cyclaulus* pertenecen a la categoría neotropical. *Cyclaulus* tiene varias especies en las selvas húmedas andinas entre Ecuador y el noroeste de la Argentina más *C. eremia* (Porter, 1976), esparcida disyuntivamente en quebradas húmedas desde Same (ca. Trujillo) y San Gerónimo en el valle del río Santa Eulalia al este de Lima, hasta el valle de Lluta al norte de Arica. La presencia de elementos neotropicales higrófilos en ambientes localmente favorables a lo largo del desierto costero, constituye evidencia de que en la primera mitad del Terciario (o más temprano), esta región albergaba selvas húmedas de montaña extendidas sin interrumpir desde el sur de Ecuador hasta Chile, de cuya biota ha persistido, durante la desertificación más reciente, especies relictas en refugios con agua permanente por debajo de 2.000 m. *Calliephialtes* (Mapa 4), en contraste, tiene la mayoría de sus muchas especies en la parte neotropical de América, con varios representantes en el Neártico y, como ya se ha señalado, con *C. braconoides* aislado en el Reino Neantártico. En los valles y oasis de la Primera Región de Tarapacá se encuentra la especie endémica *Calliephialtes mattai*, cuyo parentesco más cercano parece ser con *C. braconoides*. De manera que se infiere que el origen de estas especies "hermanas" dataría de los tiempos en que la biota neantártica se desplazaba más o menos lejos hacia el norte, en su mayoría no sobrepasando el paralelo 26, pero en algunos casos alcanzando latitudes más tropicales. Casos de este tipo son raros, pero algo semejante parece haber sucedido en *Dromicus* (Serpen-



Mapa 11. Distribución geográfica de *Trachypus* (Hymenoptera: Sphecidae). El mapa (Rubio, 1975) caracteriza a *Trachypus* como un elemento neotropical de amplia distribución (mayoría de especies en los trópicos de Sudamérica, pero con representación en Mesoamérica, el sur de Texas, y en el Caribe). Destácase la presencia de una especie endémica en la Provincia *Mediterránea* de Chile neantártico.

tes: Colubridae), como lo señala Donoso Barros (1966).

CONCLUSIONES

La fauna chilena de Ichneumonidae comprende \pm 131 géneros, incluidos varios ya reconocidos, pero todavía no descritos.

Debido principalmente al estudio de la vasta colección del Dr. Henry K. Townes (American Entomological Institute), ha sido posible incrementar en más de 100% el número de géneros reportado por el mismo Townes en su "Catalog and Reclassification of the Neotropic Ichneumonidae" (1966) y por Lanfranco en su lista de 1980. También han sido excluidos 4 géneros mencionados para Chile por ambos autores, pero conocidos sólo de selvas y matorrales del Reino Neotropical: *Zonopimpla* (Pimplini), *Apechoneura* (Labenini), *Thyreodon* (Ophionini), y *Areoscelis* (Joppini). Todos éstos son avispa grandes y vistosas, que hubieran sido colectadas nuevamente después de las citas originales por Morley (1914), Brullé (1846), y Szépligeti (1903), si realmente formasen parte de la biota chilena.

Lanfranco (1980) también cataloga 170 especies chilenas, pero la cifra real probablemente estaría entre 1.000 y 1.500. A pesar de sus muchos elementos monotípicos y autapomórficos, Chile cuenta, además, con bastantes géneros inmensos, cuyas especies quedan sin estudiar, tales como *Trachaner* y *Hemicallidoteis* (Gelini), *Clasis* (Claseinae), *Deleboea* (Lissonotini), varios taxa de Porizontinae, *Thymebatis* (Joppini), *Platylabus* (Pristicerotini), y los enredados e innumerables Alomyini.

En base a sus géneros y especies y tomando en cuenta las revisiones genéricas de Townes (1969, 71), los catálogos y reclasificaciones regionales del mismo autor (1961, 1965, 1966, 1973) y de Gauld (1984), resulta factible sugerir las siguientes ideas tentativas con respecto al origen y las relaciones biogeográficas de los Ichneumonidae de Chile:

I

ORIGEN MESOZOICO DE MUCHOS GENEROS DE PLANTAS E INSECTOS MODERNOS; DISPERSION MUNDIAL DE ESTOS GENEROS ANTES DE FRAGMENTARSE LA PANGAEA

Los Ichneumonidae están presentes en todos

los continentes e incluyen un gran contingente de géneros cosmopolitas (hemos ya mencionado que entre 25-35% de los géneros latinoamericanos tienen este carácter). Como los icneumonidos parecen no traspasar fácilmente barreras físicas y/o ecológicas (extensiones de agua, cordilleras altas, desiertos, etc.), es lícito suponer que la familia y sus principales líneas filéticas se originaran ya antes del fin del Cretácico y antes que la fragmentación de Pangaea (ver Michener y Grimaldi, 1988; Good, 1974; Willis, 1931 y Heywood, 1985, para casos semejantes entre abejas de la Subfamilia Meliponinae (Apidae), plantas gimnospermas y plantas angiospermas). Durante esta época, hace 200-100 millones de años, los primeros Ichneumonidae no sólo no enfrentaban barreras acuáticas a su dispersión por todo el mundo terrestre, sino también podían moverse fácilmente en las selvas húmedas templado-cálidas hasta tropicales, que constituían la vegetación más difundida de aquellos tiempos de "verano mundial", cuando el frío intenso y los desiertos apenas existían todavía.

II

ESCISION DE GONDWANA Y LAURASIA; DIFERENCIACION ALOPATRIDA DE BIOTAS EN LOS DOS NUEVOS CONTINENTES; EXTINCION DIFERENCIAL Y EL COMIENZO DE DISTRIBUCIONES DISYUNTAS; ORIGEN DE NUEVOS TAXA POR DISPERSION OCASIONAL A TRAVES DE OCEANOS Y OTRAS BARRERAS

Entre tal vez 136-100 millones de años antes del presente Pangaea se escindió en el supercontinente Austral, la Gondwana, y en otro septentrional, la Laurasia (Uyeda, 1978).

Hoy en día observamos muchos géneros, cuya distribución sigue el esquema holártico-oriental con frecuente penetración en el Hemisferio Oriental hasta Nueva Guinea y Australia o, raras veces, dentro del Etiópico también, y en el Hemisferio Occidental bien representados no sólo en Norteamérica y Mesoamérica, sino también extensivamente en Sudamérica.

Inclúyese aquí los siguientes géneros neárticos: *Liotryphon*, *Tromatobia*, *Polysphincta*, *Phobocampe*, *Colpotrochia*, *Helictes*, *Woldstetius*, *Sussaba*, *Hoplismenus*, *Stenobarichneumon*, *Eutanyacra*, *Setanta*, y *Barichneumon*; además de *Stilp-*

nus, *Ethelurgus*, *Mesostenus*, y *Apolophus* que están compartidos sólo con el Neotropical y el Holártico; más *Meloboris* y *Diphyus*, que alcanzan Africa etiópica, pero los que no han sido citados aún en el Reino Oriental; y *Nemeritis*, el cual parece ser un verdadero componente disyunto entre Chile y el Reino Holártico. Vale señalar aquí, que existen más disyunciones a nivel supragenérico entre el Neantártico y el Holártico.

Ya se ha mencionado el caso de *Stilbops* en el norte y *Notostilbops* de la provincia magallánica. También, muchos de los Mesostenini en Sudamérica templada y subtropical demuestran más afinidades con linajes holárticos que con los de otras partes del mundo (e.g., *Xiphonychidion*, *Trachysphyrus*, *Aeglocryptus*, *Cosmiocryptus*, *Itamuton*, y *Phycitiplex* en el sur y *Meringopus*, *Buathra*, e *Itamoplex* en el Hemisferio del Norte).

Por otra parte, se ha referido ya a los casos de *Labena*, *Certonotus*, *Meringops*, y *Anacis*, géneros presentes en el Nuevo Mundo y también en Australia. Este tipo de distribución es bien conocido para otros insectos, especialmente de los órdenes más antiguos (Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Mecoptera, etc.) y también aparece con frecuencia entre las plantas angiospermas. Muchas veces los elementos transantárticos no llegan o apenas pasan mucho más allá del Hemisferio del Sur (e.g., *Eucryphia*, y varios géneros de Proteaceae dentro de las angiospermas, además de *Leioproctus* (Apoidea: Colletidae), toda la Familia Thynnidae, y los ya citados *Certonotus*, *Meringops*, y *Anacis* (Ichneumonidae) de los Hymenoptera).

Existen, desde luego, casos llamativos de géneros o taxa superiores difundidos entre Sudamérica y la región australiana, los que aparecen en otros reinos biogeográficos tanto gondwanianos como laurasiáticos. La Familia Proteaceae (Angiospermae) está representada en la zona capense de Africa del Sur por abundantes especies (todas con géneros poco relacionados con el elemento transantártico de la familia) e igualmente alcanza el archipiélago japonés, siguiendo una tangente a través de las islas tropicales y subtropicales del Reino Oriental. Del mismo modo, las hayas antárticas (*Nothofagus*: Fagaceae) están íntimamente relacionadas con *Fagus* del Holártico y, a diferencia de las Proteaceae las fagáceas tienen sólo *Nothofagus* de dis-

tribución gondwaniana, pero más de 6 géneros de tipo laurasiático.

Puede deducirse, de lo antes expuesto, que la fragmentación de Pangaea en Gondwana y Laurasia permitió la evolución de 2 ingentes biotas, que durante decenas de millones de años siguieron aislados físicamente la una de la otra, salvo contacto escaso a través de quizás poco duraderos puentes terrestres o por mecanismos esporádicos de dispersión activa o pasiva. Resulta lógico, entonces, considerar que las proteáceas y las fagáceas serían, en el segundo caso, un taxón básicamente laurasiático con un género intruso en el Hemisferio del Sur y en el primero una familia de raíces gondwanianas múltiples y multiformes, de las cuales una pequeña parte pudo dispersarse hasta latitudes templadas del este palaeártico.

Este modo de pensar, sin embargo, no toma en cuenta el origen pangeico de muchos de los taxa considerados y hace caso omiso de las posibles extinciones en un continente u otro de grupos en el principio cosmopolitas. Por ejemplo, los heminópteros fósiles más antiguos provienen del Triásico de Australia y pertenecen a la Familia Xyelidae (Symphyta), cuyos representantes modernos son rigurosamente holárticos (Rasnitsyn, 1980). Otra familia de Symphyta, los Anaxyelidae (Rasnitsyn, 1980) fue cosmopolita en el Mesozoico y principios del Terciario, pero actualmente tiene una sola especie, *Syntexis libocedri* (Carlson, 1979), la cual se halla sólo en la costa pacífica de Estados Unidos entre California y Oregón. Siguiendo con el primitivo Suborden Symphyta, tenemos otro caso parecido en los Siricidae, familia ahora desconocida en Sudamérica y de distribución mayormente Holártica, Oriental, y Etiópica (Subfamilia Tremicinae solamente), pero que estaba en el sur de la Argentina durante la última parte del Terciario y representada por el género *Urocerus* (Siricinae), cuyas especies vivientes (Fidalgo y Smith, 1987) están en los bosques de Pinaceae de partes templadas a subárticas del Holártico. Así, los conceptos biogeográficos de elementos gondwanianos y laurasiáticos siguen siendo útiles, pero, antes de aplicarlos, es menester indagar igualmente en el escenario de áreas cosmopolitas antiguas y en tiempos recientes diezmadas por presiones físicas o bióticas tendientes a la extinción masiva y disyuntante.

III

AFRICA ES EL PRIMER CONTINENTE
A DESPRENDERSE DE GONDWANA; LA REGION
NEANTARTICA ACTUAL COMPARTE SOLO
UN GENERO DE ICHNEUMONIDAE
EXCLUSIVAMENTE CON AFRICA (DEL SUR);
LOS OTROS GÉNEROS COMPARTIDOS SON
COSMOPOLITAS; DESERTIFICACION
EN AFRICA COMO CAUSA POSIBLE DE
DESAPARICION DE ICHNEUMONIDAE
ORIGINADOS EN SELVAS HUMEDAS
GONDWANIANAS

Cerca de aproximadamente 100 millones de años atrás (Uyeda, 1978), la desintegración de Gondwana empezó con la separación entre Sudamérica y Africa, mientras que Australia y Antártica seguían en contacto con Sudamérica. Casi todos los géneros de Ichneumonidae presentes tanto en Chile como en el Reino Etiópico cumplen tipos de distribución semicosmopolitas o cosmopolitas. La única excepción es *Latilumbus*, de la Subfamilia Mesochorinae (Townes, 1971), que parece estar representado en Africa del Sur por especies quizás congénéricas con las sudamericanas. Los Ichneumonidae actuales de Africa al sur del desierto, incluyen muchos géneros endémicos, un gran contingente de elementos orientales tropicales (llegados por Arabia en épocas climáticas lluviosas), y un inmenso contingente de géneros cosmopolitas. Como lo señalan Raven y Axelrod (1975), las principales montañas africanas corren de este al oeste, de modo que las partes africanas pluviselváticas son mucho más restringidas que las amplias zonas semejantes de Sudamérica. Es posible, por lo tanto, que la mayor desertificación sufrida por Africa después de su separación de Sudamérica, haya determinado o la extinción o la rápida evolución diferencial de géneros de Ichneumonidae originalmente tenidos en común por los 2 continentes.

IV

EL CLIMA ENTRE PARALELOS 25-30.
EN SUDAMERICA SE TORNA ESTACIONAL
ALTAMENTE SECO; ORIGINASE EL PROTOCHACO
(SOLBRIG, 1976) CON NUEVOS TAXA DE
PLANTAS E INSECTOS XEROFILOS; SE FORMA
UNA BARRERA CLIMATICA ENTRE LAS SELVAS
HUMEDAS AUSTRALES Y SEPTENTRIONALES

Como lo expone Solbrig (1976), parece que al

empezar el Terciario no existían “grandes cadenas de montañas” en el oeste de Sudamérica, por lo menos al sur del Ecuador. Bajo estas condiciones de topografía llana, los normales tipos de circulación de vientos en todo el mundo habrían determinado la existencia de climas relativamente áridos en las latitudes subtropicales (paralelo 25-30). Dichas condiciones moderadamente áridas durante por lo menos varios meses del año, habrían favorecido la evolución en estas latitudes subtropicales de selvas semicaudifolias, a partir de las cuales y con la posterior orogenia y creciente aridez, surgieron el Matorral y Desierto Florido del centro y del Norte Chico chileno, respectivamente, la flora xerófita del desierto costero del Perú y del Norte Grande chileno y también el desierto subandino y el Chaco del norte argentino. De acuerdo a este esquema, se originaron los icneumónidos propios de las partes no forestadas de todo Chile al norte de la provincia valdiviana, mientras que se evolucionaba y se propagaba una flora con géneros ya vastamente dispersos y muy conocidos, tales como *Schinus* (Anacardiaceae); *Opuntia* y *Echinopsis* (Cactaceae); *Cordia* (Ehretiaceae); *Baccharis*, *Bidens*, *Erigeron*, *Eupatorium*, *Flaveria*, *Grindelia*, y *Tessaria* (Compositae); *Acacia*, *Senna*, *Geoffroea*, y *Prosopis* (Leguminosae); *Argemone* (Papaveraceae); *Nicotiana* y *Physalis* (Solanaceae); *Cissus* (Vitaceae); *Lippia* (Verbenaceae); más *Porlieria* y *Larrea* en las Zygophyllaceae (Navas, 1976, 1979).

V

LA BIOTA NEANTARTICA
SIGUE DIVERSIFICANDOSE AL SUR
DE 25 GRADOS; CONTACTOS TERRESTRES
CON LA ANTARTICA SE ROMPEN;
OROGENIA Y CLIMAS INESTABLES
OLIGOCENICOS PERMITEN PENETRACION
ALEATORIA DE CIERTOS GENEROS
NEANTARTICOS POR LOS ANDES HASTA
VENEZUELA Y MESOAMERICA

Al sur como al norte de la postulada zona semiárida, que en aquellos tiempos de Andes incipientes tiene que haberse extendido desde Brasil por el norte de la Argentina hasta la costa Pacífica, una selva húmeda subtropical ocupaba lo que es actualmente El Reino Neantártico chileno y el desierto patagónico argentino (cf. McGowran, 1990). Más al sur, en la Antártica,

florece una biota de árboles como *Nothofagus*, gimnospermas australes, y marsupiales (Brun-
din, 1966). Se ha preguntado cómo pudieran haber habido selvas exuberantes en regiones polares con inviernos largos y oscuros, pero (ver McGowran, 1990) existe evidencia de que plantas sean capaces de soportar largos períodos oscuros, si las temperaturas permanecen relativamente altas y cuando el porcentaje del bióxido carbónico en el aire es elevado (como lo era en el Cretácico hasta el Eoceno). Es probablemente la Selva Antártica en la cual evolucionaran muchos de los géneros de Ichneumonidae ahora exclusivos de la parte neantártica de Sudamérica, además de los linajes transantárticos, que podían aprovecharse de puentes terrestres, que todavía proporcionaban fáciles vías de dispersión a través del continente austral polar. También se puede entender por qué los futuros géneros neantárticos en su mayoría quedaban restringidos a Antártica y al sur extremo de Sudamérica. Detuvo a estos elementos higrófilos, la zona de bosques invernalmente semiáridos que se extendía a través del continente, aislando a las selvas lluviosas tropicales de latitudes por encima del paralelo 25 ó 20 de las igualmente lluviosas selvas subtropicales desarrolladas en el cono sur de Sudamérica.

Como lo expresa McGowran (1990), el concepto de un Eoceno de clima subtropical húmedo, no excluye la posibilidad de episodios fríos en las regiones polares. En realidad, existe evidencia de una glaciación en el oeste de la Antártica, la que empezó hace alrededor de 50 millones de años y que duró varios millones de años (Birkenmajer *et al.*, 1986). Por este motivo, la biota antártica de adaptación más termófila se habría desplazado por vías terrestres aún existentes a Sudamérica, por un lado, y a Australia, por el otro. Más al norte, en Sudamérica, la selva húmeda subtropical, antes restringida a latitudes subpolares en el sur del continente, se habría retirado hacia el norte desplazando y/o fragmentando el "Proto-Chaco" caducifolio de Solbrig (1976). Bajo estas condiciones o en períodos semejantes del Oligoceno, la biota ahora neantártica pudo alcanzar latitudes entre 25-20 grados Sur y extenderse desde el Pacífico hasta el Atlántico. En eso, la biota neantártica alcanzó y ocupó no sólo la antigua "Serra do Mar" brasileña por la costa atlántica, sino también las nacientes cordilleras andinas por el poniente y

sobre el Pacífico. El arraigarse en los dos sistemas de montañas, orientados ambos norte-sur y así ubicados donde siempre atraparían la lluvia en vientos húmedos oceánicos y amazónicos, garantizó a los géneros neantárticos así emplazados, rutas de escape hasta latitudes casi ecuatoriales o aún más septentrionales durante los muchos episodios fríos y/o secos que desestabilizaban con más frecuencia y rigor a partir del Oligoceno y hasta la época actual al antes benigno clima mundial del Cretácico y de gran parte del Eoceno.

A los arriba mencionados fenómenos climáticos y geológicos probablemente se debería la extensión de géneros básicamente neantárticos y chilenos a través de la mitad austral de Sudamérica y aún más al norte por los Andes y, en varios casos, por las montañas de Mesoamérica. Entre ellos, podemos citar a Ichneumonidae como *Labena* (Labenini), *Echthroopsis* y *Macrogrotaea* (Groteini), *Hemicallidiotes* y *Trachaner* (Gellini), *Anacis* (Mesostenini), *Deleboea* y *Cecidopimpla* (Lissonotini), *Coelorhacis* (Perilissini), *Alophophon* (Ophionini), y *Thymebatis* (Joppini). Otro paradigma de una distribución gondwaniana con amplia incursión en otras partes del mundo (Mapa 6), lo ofrece la Familia Thynnidae (Hymenoptera: Scolioidea). En el Nuevo Mundo, los Thynnidae tienen grandes centros de especiación en Chile Neantártico (especialmente en las regiones atacamense y central), y en el noroeste semiárido argentino, pero también llegan hasta Brasil por el nordeste y hasta Panamá por el norte (Kimsey, comunicación verbal). Los Thynnidae reaparecen en Australia con muchos géneros endémicos, pero con uno, *Aelurus*, compartido entre Australia y Sudamérica y con otros que alcanzan los trópicos orientales en las islas Filipinas. Resulta de interés agregar que la primitiva familia de plantas angiospermas, Winteraceae (incluyendo *Drimys winteri* en Chile) sigue casi el mismo esquema biogeográfico (Mapa 6) y que las gimnospermas *Dacrydium* y *Podocarpus* (Podocarpaceae) constituyen casos no idénticos, pero semejantes. En los ejemplos arriba expuestos parecemos ver fauna y flora de origen gondwaniano, que probablemente estuvieron presentes en la Antártica hasta bien avanzado el Eoceno, para moverse más tarde, durante episodios de clima frío y/o seco, hacia el norte y así entrar en los trópicos del Hemisferio Laurasiático, tanto por el oriente como por el

poniente del planeta. No debiera olvidarse, sin embargo, que los mismos esquemas podrían haber derivado de biota alguna vez cosmopolita, pero la que más recientemente iba extinguiéndose en la mayor parte de sus confines septentrionales.

VI

CLIMAS FRIOS ENTRE EL OLIGOCENO Y EL CUATERNARIO CASI ELIMINAN DE CHILE NEANTARTICO A GENEROS DE ICHNEUMONIDAE NEOTROPICALES

Durante los primeros disturbios climáticos del Eoceno y, especialmente, con el cada vez más frecuente deterioro térmico entre el Oligoceno y el presente (el que se exacerbaba en diversos lugares con el surgir de ingentes cadenas de cerros), los elementos verdaderamente neotropicales y chaqueños, antes muy difundidos en el área neantártica de Sudamérica, se extinguieron allí casi por completo (dejando atrás sólo a *Calliephialtes*, *Diradops*, *Stethantyx*, y *Diacantharius* del conjunto típicamente neotropical y a *Picrocryptoides* y *Phycitiplex* entre los géneros chaqueños (desde luego que el contingente neotropical "autóctono" enumerado aquí y "el elemento neantártico subtropical y tropical" mencionado bajo categoría 5 son difíciles de distinguir, pero lo fundamental es que la biota americana tropical indudablemente contiene géneros tanto americanos como antárticos)).

VII

GENEROS NEOTROPICALES SOBREVIVEN GLACIACIONES EN NORTEAMERICA REFUGIANDOSE EN EL SUDESTE DE MEXICO; EN CHILE QUEDAN AL SUR DE LAS SIERRAS TRANSVERSALES DE ANTOFAGASTA LOS GENEROS NEANTARTICOS ADAPTADOS A CLIMAS FRESCOS Y HUMEDOS, PERO INCAPACES DE TRASPASAR LAS MONTAÑAS GLACIADAS O VIVIR EN AMBIENTES SECOS MAS AL NORTE

Al mencionar la aparente desaparición del elemento neotropical de Ichneumonidae en Chile al sur del paralelo 20, cabe agregar que 46 géneros (12% de la fauna) alcanzan los bosques caducifolios del este de Estados Unidos, donde la mayoría se ha adaptado a un clima templado/frío con veranos cálidos, pero inviernos árticos (entre ellos inclúyense *Calliephialtes*, *Labena*, *Di-*

radops y *Stethantyx*, que pueden verse como los icneumónidos neotropicales con mayor capacidad de adaptación climática). La explicación de este fenómeno seguramente queda en el hecho de que Norteamérica oriental, en los tiempos más fríos, estuvo bajo la influencia de glaciares continentales que dejaban libre de hielo a gran parte del territorio al sudeste del paralelo 40, mucho del cual permanecía bajo un clima frío, pero marítimo y húmedo, en el cual influía como factor amortiguante la "Corriente del Golfo", que bordeaba con sus aguas tibias la costa atlántica de Norteamérica hasta justo 40 grados de latitud septentrional. En contraste, el cono sur de Sudamérica llegó, con las máximas glaciares, a cubrirse con glaciares de origen montano desde 100 km o más en cada lado de los Andes empezando alrededor del paralelo 38 sur y, por lo menos al oeste, bajo la influencia de una corriente oceánica crecientemente fría.

Por el este, en Sudamérica, los géneros termófilos pudieron escaparse del frío en retirada hacia el norte por todo el continente al este de los Andes. Al oeste de la cordillera andina, en Chile, la barrera de los Andes, ya muy altos desde el paralelo 30 para el norte y entonces muy secas y poco glaciares, canalizó a la biota chilena en un estrecho corredor y hasta dentro de 20-50 km del litoral Pacífico, tiene hoy en día una altitud promedio de 2.000 m, con muchos picos llegando a más de 3.000 m. Este complejo de sierras y llanuras altas, ubicado entre los paralelos 24 y 23 y constituido en barrera orográfica transversal entre los Andes y el Pacífico, no tiene contraparte en el resto de Chile. Lo componen cadena tras cadena de cerros (Domeyko, Peñafiel, Pláceres, Tipias, Canchas, Buitre, Bandurrias, Amarilla, Muerto, Vicuña Mackenna, Izcuna, Remiendos, y otras). No cabe duda de que aquí estamos frente a la barrera que, desde el Plioceno y hasta el presente, ha impedido el movimiento de la biota neantártica hasta latitudes tropicales y la penetración hacia el sur de elementos neotropicales. Durante episodios fríos o glaciares del Terciario y del Pleistoceno "las temperaturas anuales promedio en los Andes nortinos oscilaban entre 7-8 grados C, más frías que durante episodios interglaciales" y con el frío más intenso el hielo, que actualmente empieza alrededor, de 5.000 m, bajó hasta aproximadamente 1.300 m (Bartlett and Barghoorn, 1973).

En latitudes subtropicales, como el sur de Antofagasta, el fenómeno debiera de haber impuesto condiciones invernales más frías y durante más meses del año que en las latitudes tropicales, cuyo paleoclima fuera dilucidado por Bartlett y Barghoorn.

Durante episodios glaciales las sierras transversas habrían* estado cubiertas de glaciales (especialmente porque son sistemas orográficos antiguos, que en el Oligoceno hasta el Pleistoceno habrían alcanzado más altura para recibir ingentes pesos de hielo y nieve). Durante períodos interglaciales, al contrario, esta zona tenía temperaturas tropicales, pero ya carecía de lluvia y aun de ríos penetrantes hasta la costa, como lo apreciamos de su carácter moderno interglacial o postglacial del desierto más seco del mundo. Al sur de las sierras transversales de Antofagasta y durante los últimos 40 millones de años o más, la biota neantártica avanzaba y retrocedía según los cambios climáticos y, ya aislada de la fauna y flora neotropicales del resto de Sudamérica, siguió su propio curso evolutivo, manteniendo siempre su unidad básica desde Atacama hasta Tierra del Fuego, pero también experimentando presiones vicariantes locales, que propiciaban la especiación alopátrida interna, a la vez que recibía desde el norte o el este nuevos componentes bióticos criófilos de origen holártico u holártico-oriental.

VIII

GENEROS HOLARTICOS HAN PENETRADO
CADA VEZ MAS EN SUDAMERICA
A MEDIDA QUE SE LEVANTABAN LOS ANDES
Y SURGIAN EPISODIOS FRIOS; ELEMENTOS
HOLARTICOS EN CHILE LLEGARON
PRINCIPALMENTE EN EL EOCENO
Y OLIGOCENO; MAS TARDE EL COMPONENTE
HOLARTICO BAJABA EN GRAN PARTE
POR LAS VERTIENTES ORIENTALES
HASTA EL NOROESTE ARGENTINO

Desde el Oligoceno hasta el presente el mundo ha sufrido repetidos cambios entre regímenes

*cf. Villagrán, Arroyo, y Marticorena 1983, para otra interpretación de este fenómeno, basada en la posible aridez de estas zonas, aunque en épocas lluviosas.

climáticos fríos a tropicales y húmedos hasta áridos. "Antes del Oligoceno la Geoflora Neotropical-Terciaria latifolia y perennifolia se extendía desde el sur de Alaska... a la Patagonia" (Raven y Axelrod, 1963). En la segunda mitad del Terciario una creciente aridez favoreció la evolución de floras micrófilas y esclerófilas en latitudes subtropicales del mundo. Por ejemplo, en el suroeste de Estados Unidos y el norte de México la flora sonoreense se había consolidado "antes del fin del Oligoceno" en gran parte del área ahora por ella ocupada (Axelrod, 1958). El Desierto Sonorense, cabe decir, tiene muchos elementos en común con las regiones chaqueñas, subandinas, y pacífico-litorales de Sudamérica (*Prosopis*, *Acacia*, *Parkinsonia*, *Cercidium* (Leguminosae), *Porlieria* y *Larrea* (Zygophyllaceae), más *Opuntia* (Cactaceae)). El Oligoceno y épocas subsiguientes ofrecieron igualmente pulsos de frío que permitieron el intercambio a lo largo de los Andes y las montañas de Mesoamérica de biota holártica rumbo al sur y andino-patagónica hacia el norte.

Graham (1973), al analizar la flora del Mioceno Intermedio en Mesoamérica y el norte de Sudamérica, cita de Chiapas en el sur mexicano, a un complejo de árboles holárticos, incluyendo géneros subárticos (*Abies* y *Picea* (Pinaceae)) más otros de bosque templado-frío caducifolio (*Alnus* (Betulaceae), *Fagus* (Fagaceae), *Juglans* (Juglandaceae), y *Liquidambar* (Hamamelidaceae)). *Alnus* y *Juglans* ahora están en Sudamérica, y alcanzan las selvas subtropicales del noroeste argentino, pero no entran en Chile. No obstante, los elementos holártico/orientales son conspicuos en la flora neantártica moderna (p. ej., *Berberis* (Berberidaceae); *Caltha*, *Ranunculus*, y *Anemone* (Ranunculaceae); *Viola* (Violaceae), *Salix* (Salicaceae), *Lupinus* (Leguminosae), *Epilobium* (Onagraceae), *Geranium* (Geraniaceae), *Hydrangea* (Hydrangeaceae), *Teucrium* (Labiatae), *Taraxacum* e *Hieracium* (Compositae)).

Con los episodios de frío y humedad aumentados, los que esporádicamente caracterizaron toda la última mitad del Terciario y que han ido incrementándose en el Pleistoceno, no es sorprendente encontrar un buen contingente de icneumónidos holártico/orientales distribuidos por encima de 3.000 m en los Andes de latitudes tropicales, pero bajando al nivel del mar en partes ahora climáticamente templadas de Su-

damérica. Ya hemos enumerado 20 géneros de esta categoría, que están presentes en Chile neantártico, pero hay otros, los cuales evitan Chile, y que (como los árboles *Alnus* y *Juglans*) quizás siguieron hacia el sur por los lados orientales de los Andes, tales como *Atopotrophus* (Eclytini), *Mastrus* (Gelini), *Enytus* (Porizontini), *Synosis* (Metopiinae), *Cylloceria* (Helictinae) y *Patroclus* (Joppini), como lo señala Porter (1980).

Puede sugerirse que los géneros holárticos/ orientales de amplia difusión en Sudamérica, con especies tanto en el neantártico como en partes cálidas y plenamente neotropicales del continente, probablemente llegaron desde el norte durante el Oligoceno y Mioceno, cuando las barreras orográficas y climáticas a ambos lados de los Andes en Chile, Bolivia, y Perú eran menos difíciles de franquear, que durante el Pleistoceno. Géneros como *Liotryphon* y *Tromatobia* (Pimplini) u *Hopismenus* (Joppini) ejemplifican este tipo de distribución. *Bombus* (Apoidea: Apidae), representado en Chile por la gigantesca especie anaranjada, *B. dahlbomii* (Cochimbo hasta Magallanes), y con todo un complejo de especies en los altos Andes (hasta 5.000 m en volcán Cotopaxi del Ecuador) desde Venezuela hasta Perú, Bolivia, y el noroeste argentino, más numerosos representantes en las partes bajas de Brasil y la Argentina, y con una especie repartida por toda la ceja de montaña y la cuenca amazónica, parece darnos el caso de un taxón laurasiático con adaptaciones originales a climas templados y fríos, el cual llegó a Sudamérica antes del Pleistoceno y que así tuvo tiempo de diversificarse y llegar hasta todas las principales provincias ecológicas del continente austral.

Una vez avanzado el Mioceno y producidos los episodios glaciales del Pleistoceno, los Andes tiene que haber empezado a mostrar las características biogeográficas que han durado hasta el presente. Así llegaron a formar, entre el noroeste argentino al paralelo aproximadamente 27 sur y hasta Colombia y Ecuador al norte del paralelo 0, una ruta de desplazamiento hacia el sur para elementos holárticos y hacia el norte para taxa neotropicales. La biota andino-patagónica y holártica ya podía moverse entre 3-5.000 m en la árida estepa puneña al sur de Ecuador central y por el norte en las húmedas praderas del páramo, mientras que la biota neo-

tropical disponía de selvas y bosques montanos entre 1.500-3.000 m y presentes en forma continua sobre las vertientes orientales desde Tucumán en la Argentina hasta Mérida en Venezuela.

El esquema arriba propuesto parece adecuado para explicar la presencia en Chile neantártico de relativamente numerosos géneros holárticos de Ichneumonidae. No debe olvidarse, sin embargo, que muchos de estos taxa podrían haber nacido en la última parte del Cretácico, cuando las placas continentales de Pangea aún estaban en contacto y proporcionaban rutas terrestres que facilitaban el intercambio biótico entre las masas gondwanianas y laurasiáticas. Como lo demuestra el descubrimiento (Fidalgo y Smith, 1987) en el Mioceno argentino de un *Urocerus* (Hymenoptera: Siricidae) o el hallazgo de una abeja sin agujón (Apidae: Meliponinae) en el Cretácico de New Jersey en el nordeste de Estados Unidos (Michener y Grimaldi, 1988), aunque los Meliponinae modernos están restringidos a latitudes tropicales y los *Urocerus* hoy en día cumplen un tipo de distribución holártico (como fue mencionado arriba), es difícil decidir, en base a datos cuaternarios, si una distribución no cosmopolita determinada sería el resultado de extinción diferencial de taxa originalmente pangeico o el producto de evolución en aislamiento sobre placas continentales ya mayormente desligadas.

IX

NO OBSTANTE EL ACTUAL AISLAMIENTO DE LA BIOTA NEANTARTICA ES EVIDENTE QUE AL ELEMENTO NEOTROPICAL SE HAN INCORPORADO NUMEROSAS TAXA DE ORIGEN NEANTARTICO; ESTOS, PROBABLEMENTE, DATAN DEL PALEOCENO Y DEL EOCENO TEMPRANO, CUANDO LA UNICA BARRERA ENTRE LOS DOS CONJUNTOS ERA, COMO MAXIMO, SELVAS ESTACIONALMENTE SEMIARIDAS

Volviendo a la biota neantártica, tenemos que llamar nuevamente la atención a los géneros godwaniano-subtropicales y/o neotropicales, cuyas áreas geográficas trascienden los límites espaciales del Reino Neantártico, pero que, a diferencia de los elementos cosmopolitas y holártico-orientales, están restringidos en el Hemisferio del Norte a la provincia Neártica. De

los Ichneumonidae, tenemos *Calliephialtes*, *Labena*, *Grotea* (muy vecina a *Macrogrotea*, pero distribuida entre el norte argentino y los Estados Unidos), *Charitopes*, *Deleboea* (especies no descritas de Carolina del Sur y de Michigan en la colección de Townes), *Diradops*, *Coelorhacis* (hasta el sur de Texas), *Prochas*, *Stethantyx*, y *Diacantharius* (sur de Texas). Entre otros Hymenoptera podemos citar a *Pepsis* (Pompilidae); *Trachypus* (sur de Texas; Sphecidae); *Caupolicana* (Colletidae); *Psaenythia* y *Heterosarus* (Andrenidae); *Centris*, *Melissodes*, *Svastra*, y *Diadasia* (Anthophoridae). Todavía persisten en Chile Neantártico, entonces, un grupo de géneros, los que atraviesan los neotrópicos y alcanzan, muchas veces profundamente, el territorio neártico. Puede inferirse que, antes de los cambios climáticos y geológicos entre el Oligoceno y el Cuaternario, tanto Chile como Norteamérica tenían biotas tropicales y subtropicales, las cuales se extinguieron o (más frecuentemente) se retiraron a regiones de clima más benigno, frente a la desertificación y el enfriamiento de la última mitad del Terciario. En realidad, el inmenso complejo de géneros, ahora denominados Neotropicales, probablemente surgió con la fusión de biotas higrotermófilas y selváticas que evolucionaron hacia fines del Cretácico en el mismo centro del continente sudamericano tropical, en las selvas húmedas y subtropicales al sur de la zona de flora semiárida postulada por Solbrig (1976) para las latitudes entre paralelo 25-30 sur, y en las pluviselvas laurasiáticas tropicales que en ese mismo período se extendían en el Hemisferio del Norte hasta el paralelo 50 ó 55. A partir de fines del Eoceno, con la expansión de elementos neantárticos hacia el norte en las vertientes orientales de los Andes y con el establecimiento del primer puente terrestre entre los nacientes continentes sur y norteamericano, se produjo la unión de estas 3 grandes biotas, las que han seguido juntas ya durante tantos millones de años, que es problemático cualquier intento de separarlas entre la fauna y flora del Reino Neotropical de hoy.

X

LA BIOTA NEANTARTICA, COMO AHORA REPRESENTADA EN CHILE Y EL SUROESTE ARGENTINO EN LATITUDES TEMPLADAS, ES UNA DE LAS MAS EXTRAÑAS DEL MUNDO, EN PRIMER TERMINO, POR SU ALTO PORCENTAJE DE GENEROS ENDEMICOS Y, EN SEGUNDO, POR LA AUSENCIA DE TAXA NEOTROPICALES TAN MASIVAMENTE DESARROLLADOS EN EL RESTO DEL CONTINENTE

Quedaron atrás, rápidamente aislados por la surgiente cordillera andina al este, por la fría estepa patagónica al sudeste, al oeste por el Pacífico y la influencia climática de la corriente Humboldt, y masivamente al norte por el desierto extremo y las cordilleras transversales del sur de Antofagasta (Hollingsworth y Guest, 1967), los taxa que hoy en día denominamos neantárticos y cuya composición sería de viejos elementos que se originaron en las selvas húmedo-templadas de la Antártica, de géneros resistentes neotropicales, de elementos xerófilos provenientes del "Proto-Chaco" de Solbrig (1976), y de géneros cosmopolitas y holártico-orientales adaptados a climas templados hasta fríos y mayormente llegados al Neantártico durante los climáticamente perturbados tiempos a partir del Oligoceno. De esta suerte, la biota neantártica, ya dotada a partir de mediados del Terciario con una biota fuertemente diferenciada en comparación con ella del resto del Nuevo Mundo, llegó a tener sus modernos límites geográficos y extraña composición genérica durante los últimos 2-3 millones de años de glaciación y desglaciación pleistocénicas. Ingentes barreras geológicas y la influencia de los glaciares actuaron juntos e impulsaron los eventos disyuntivos tendientes a la evolución alopatrida, para formar, así, una de las biotas más maravillosas del planeta y una biota sobremaneira intrigante por ser no insular, sino continental, donde existe al lado de la vasta biota neotropical, de la cual, sorprendentemente, participa sólo en forma marginal.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio, el cual empezó con un maravilloso viaje de recolección entomológica hecho a Chile en octubre y noviembre de 1964, ha sido subvencionado por la Fundación Nacional de Ciencias de los Estados Unidos (subsidios BSR-8313444, DEB-752246, y GB-6925) y en los años 1973-75, 1979, y 1981 por el Comité para Investigación y Exploración de la Sociedad Geográfica Nacional (Estados Unidos). Asimismo, el proyecto fue facilitado mediante licencias sabáticas otorgadas en 1984 y en 1989-90 por Fordham University.

Es un placer muy grato reconocer aquí también la cordial y paciente ayuda brindada a través de los años por el profesor Dr. Raúl Cortés P., actualmente del Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación en Santiago. Además, el Dr. Daniel Frías L. y los profesores Christian R. González y Abel Henry, de la misma institución, aportaron generosamente de su tiempo y conocimientos tanto en el laboratorio como en campo. El profesor Ch. González no sólo ayudó a mantener una Trampa Malaise durante 9 meses en la Reserva Nacional de Río Clarillo, sino también separó y preparó todo el material de Ichneumonidae obtenido. Desde luego que el apoyo y la comprensión de las autoridades de la Reserva de Río Clarillo fue imprescindible para el éxito de nuestro estudio. También, en Santiago, los señores Luis Peña G., Manuel Rivera T., y Roberto Pérez de Arce Figueroa contribuyeron con valioso material de Ichneumonidae e indicaciones muy acertadas con respecto a localidades de colecta. A la vez, el Ing. Agr. Juan Enrique Barriga (Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile), generosamente dio de sus conocimientos de la flora chilena y de los hospederos de varios géneros de Ichneumonidae, Aulacidae, y Orussidae (cuya biología antes había sido desconocida).

En la I Región de Tarapacá y desde el año 1975, he contado con la constante y cordial colaboración de autoridades y empleados del Instituto de Agronomía de la Universidad de Tarapacá, entre los cuales figuran los Ingenie-

ros Agrónomos Héctor Vargas C., Alfonso Aguilera y Alfonso Matta V., el Técnico Agrícola Nelson Hichins O. y, de los auxiliares, Gerardo Díaz P., Ricardo Mendoza y Angel Gallardo.

La profesora Dolly Lanfranco L., de la Universidad Austral de Valdivia, también proporcionó información y consejos muy valiosos, basados en su larga experiencia con la icneunofauna del sur y especialmente del extremo austral de Chile. El Sr. Ernesto Kramer, también de Valdivia, contribuyó al valiosísimo dato del hospedero de *Ecphysis* (Claseinae). Asimismo, los esposos Gonzalo y Mariana Ulloa, dueños de la Hostería Araucarias, en Pucón (Cautín), muy amablemente ayudaron a orientarme en la hermosa región del volcán Villarrica.

El señor Thomas J. O'Neill, entonces estudiante en el Departamento de Biología de Fordham University, sirvió de muy buen grado como ayudante de campo y preparador durante viajes en Chile, realizados en 1984 y 1986. También, desde Estados Unidos, he recibido el sostenido apoyo de la Sección Entomología del Departamento de Agricultura y Servicios al Consumidor del Estado de Florida, entre cuyo personal es grato mencionar especialmente al Sr. Harold Denmark, al Sr. James Wiley y a los Drs. Howard V. Weems, Jr. y Lionel A. Stange. Como siempre, reconozco además a los Drs. Henry y Marjorie Townes, en cuya colección de Ichneumonidae (la más completa del mundo y producto de casi 50 años de dedicación incansable) he podido encontrar muchos de los datos imprescindibles para este y tantos otros trabajos.

Los Drs. Jaime Solervicens y Haroldo Toro, del Instituto de Entomología de UMCE, leyeron y revisaron el manuscrito. Les agradezco con infinita gratitud por haber dedicado su tiempo a corregir este complejo trabajo. Si el trabajo ha sido mejorado, es por las críticas constructivas y pacientes de los árbitros, cuyos méritos como científicos y alta calidad humana han sido destacados durante la revisión. Los numerosos errores que quedan son de exclusiva responsabilidad del autor.

APÉNDICE I

Lista de Géneros

- Calliephialtes* (Ashmead, 1900).
Liotryphon (Ashmead, 1900).
Tromatobia (Foerster, 1868).
Clistopyga (Gravenhorst, 1829).
Polysphincta (Gravenhorst, 1829).
Itopectis (Foerster, 1868).
Coccygomimus (Saussure, 1892).
Netelia (Gray, 1860).
Euceros (Gravenhorst, 1829).
Labena (Cresson, 1864).
Certonotus (Kriechbaumer, 1889).
Echthrospis (Brèthes, 1916).
Macrogrotea (Brèthes, 1916).
Pedunculus (Townes, 1969).
Brachycyrtus (Kriechbaumer, 1880).
Clasis (Townes, 1966).
Echphysis (Townes, 1969).
Trachaner (Townes, 1969).
Acidnus (Townes, 1969).
Isdromas (Foerster, 1868).
Aclastus (Foerster, 1868).
Dichrogaste (Doumerc, 1855).
Xenolytus (Foerster, 1868).
Gelis (Thunberg, 1827).
Atractodes (Gravenhorst, 1829).
Stilpnus (Gravenhorst, 1829).
Ethelurgus (Foerster, 1868).
Rhabdosis (Townes, 1969).
Surculus (Townes, 1969).
Meringops (Townes, 1969).
Charitopes (Foerster, 1868).
Hemicallidiotes (Havrylenko y Winterhalter, 1947).
Stiboscopus (Foerster, 1868).
Bilira (Townes, 1969).
Teluncus (Townes, 1969).
Mesostenus (Gravenhorst, 1829).
Cyclaulus (Townes, 1969).
Dotocryptus (Brèthes (1918), 1919).
Periplasma (Porter, 1967).
Xiphonychidion (Porter, 1963).
Sciocryptus (Porter, 1987).
Trachysphyrus (Haliday, 1836).
Aeglocryptus (Porter, 1987).
Picrocryptoides (Porter, 1965).
Aeliopotes (Porter, 1985).
Aglaodina (Porter, 1987).
Xylacis (Porter, 1987).
Nothischnus (Porter, 1967).
Caenopelte (Porter, 1967).
Dochmidium (Porter, 1967).
Anacis (Porter, 1967).
Cosmiocryptus (Cameron, 1902).
Chilecryptus (Porter, 1987).
Neocryptopteryx (Blanchard, 1947).
Araucacis (Porter, 1987).
Oecetipectis (Porter, 1987).
Hypsanacis (Porter, 1987).
Itamuton (Porter, 1987).
Phycitiplex (Porter, 1987).
Myrmecacis (Porter, 1987).
Notostilbops (Townes, 1969).
Exetastes (Gravenhorst, 1829).
Deleboea (Cameron, 1903).
Cecidopimpla (Brèthes, 1920).
Eudeleboea (López Cristóbal, 1935).
Diradops (Townes, 1946).
Stipomoles (Townes, 1969).
Cacomisthus (Townes, 1969).
Petilium (Townes, 1969).
Scolomus (Townes, 1949).
Tetrambon (Townes, 1969).
Coelorhacis (Townes, 1966).
Cataptygma (Townes, 1969).
Pedinopa (Townes, 1969).
Campoplex (Gravenhorst, 1829).
Venturia (Schrottky, 1902).
Casinaria (Holmgren, 1859).
Dusona (Cameron, 1900).
Nemeritis (Holmgren, 1860).
Cymodusa (Foerster, 1868).
Campoletis (Foerster, 1868).
Phobocampe (Foerster, 1868).
Campoctonus (Viereck, 1912).
Meloboris (Holmgren, 1859).
Hyposoter (Foerster, 1868).
Diadegma (Foerster, 1868).
Pristomerus (Curtis, 1836).
Trathala (Cameron, 1899).
Stethantyx (Townes, 1969).
Ophion (Fabricius, 1798).
Alophophion (Cushman, 1947).
Enicospilus (Stephens, 1835).
Cidaphus (Foerster, 1878).
Lepidura (Townes, 1969).
Latilimbus (Townes, 1969).

Mesochorus (Gravenhorst, 1829).
Colpotrochia (Holmgren, 1855).
Hypsicera (Latreille, 1829).
Carria (Schmiedeknecht, 1924).
Apolophus (Townes, 1969).
Habronyx (Foerster, 1868).
Parania (Morley, 1913).
Therion (Curtis, 1829-30).
Apoclima (Foerster, 1868).
Tatogaster (Townes, 1969).
Megastylus (Schidte, 1838).
Helictes (Haliday, 1837).
Symplecis (Foerster, 1868).
Blapticus (Foerster, 1868).
Stenomacrus (Foerster, 1868).
Syrphoctonus (Foerster, 1868).
Woldstetius (Carlson, 1964).

Diplazon (Nees, 1818).
Sussaba (Cameron, 1909).
Diacantharius (Schmiedeknecht, 1902).
Hoplismenus (Gravenhorst, 1829).
Stenobarichneumon (Heinrich, 1962).
Barichneumon (Thomson, 1893).
Carinodes (Hancock, 1926).
Thymebatis (Brèthes, 1909).
Ctenichneumon (Thomson, 1894).
Pterocormus (Foerster, 1850).
Eutanyacra (Cameron, 1903).
Setanta (Cameron, 1901).
Diphyus (Kriechbaumer, 1890).
Platylabus (Wesmael, 1844).
Centeterus (Wesmael, 1844).
Phaeogenes (Wesmael, 1844).

BIBLIOGRAFIA

- AXELROD, D.I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *Bot. Rev.* 24(7): 433-509.
- . 1960. The evolution of flowering plants, pp. 227-305 in "Evolution after Darwin", vol. 1, S. Tax ed. Univ. Chicago Press.
- BARTLETT, A.S. and BARGHOORN, E.S. 1973. Phytogeographic history of the Isthmus of Panama, pp. 203-299 in "Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America", A. Graham, ed. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- BEQUAERT, J. 1928. *Microtrimeria cockerelli*, a new genus and species of South American masarids (Hymenoptera). *Psyche*: 35: 191-198.
- BIRKENMAJER, K., M.C. DELITALA, W. NAREBSKI, M. NICOLETTI and C. PETRUCCIANI. 1986. Geochronology of Tertiary islandarc volcanics and glacial deposits, King George Island, South Shetland Islands (West Antarctica). *Bull. Polish Acad. Sci., Earth Sci.* 34: 257-272.
- BOHART, R.M., and MENKE, A.S. 1976. Sphecids Wasps of the World, a generic revision. i-ix plus 695 pp. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- BRANDÃO, C.R.F., MARTINS-NETO, R.G. and VULCANO, M.A. 1989. The earliest known fossil ant (first Southern Hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Psyche* 96: 195-205.
- BRUNDIN, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the Subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiidae. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Fjaerde Serien. Band 11(1)*: 1-472.
- CABRERA, A.L. and WILLINK, A. 1973. Biogeografía de América Latina, pp. 1-220. Organización de los Estados Americanos, Serie de Biología, Monografía 13. Washington.
- CARLSON, R. 1979. Family Ichneumonidae in Krombein, K., et. al. *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*, vol. 1. Symphyta, Apocrita (Parasitica), pp. 1-1198. Smithsonian Institution Press. Washington.
- CORTÉS, R. and HIGGINS, N. 1969. Taquinidos de Chile. Distribución geográfica y huéspedes conocidos, pp. 1-92. Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago.
- DARLINGTON, P.J., Jr. 1957. Zoogeography: The geographical distribution of animals. Wiley, New York.
- . 1965. Biogeography of the southern end of the world. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- DONOSO BARROS, R. 1966. Reptiles de Chile. Ediciones Universidad de Chile, 458 pp. + 138 pp. illus. Santiago de Chile.
- FIDALGO, P. and SMITH, D. 1987. A fossil Siricidae (Hymenoptera) from Argentina. *Ent. News* 98(2): 63-65.
- FRITZ, M. 1973. Una nueva especie de *Microtrimeria* de Chile. *Rev. Chil. Ent.* 6: 69-71.
- GAULD, I. and HOLLOWAY, G.A. 1983. A new genus of endaseine Ichneumonidae from Australia. *Contrib. Amer. Ent. Inst.* 20: 191-197.
- . 1984. An introduction to the Ichneumonidae of Australia. British Museum (Natural History): Publication N° 895: 1-413.
- GOOD, R. 1974. The geography of flowering plants. Longman, London.
- GRAHAM, A. 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin American Biota. In A. Graham ed. *Vegetation and Vegetational History of northern Latin America*, pp. 301-312. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- HERSHKOVITZ, P. 1972. Neotropical recent mammals. In Keast, A., Erk, F.C., and B. Glass (eds.). *Evolution, mammals, and southern continents*, pp. 311-431. State University of New York Press (Albany).
- HEYWOOD, V.H. 1978. *Flowering Plants of the World*, pp. 1-336 Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J., EE.UU.
- HOLLINGSWORTH, S.E. and GUEST, J.E. Pleistocene Glaciation in the Atacama Desert, Northern Chile. 1967. *Journal of Glaciology* 6(47): 749-751.

- LANFRANCO, L.D. 1974. Contribución al conocimiento de la Ichneumonofauna de la Región de Magallanes (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Anales Inst. Patagónico* 5(1-2): 199-208.
- . 1980. Contribución al conocimiento de los icneumonidos de Chile. *Rev. Chilena Ent.* 10: 77-84.
- MARTIN, P.S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gómez Farías Región, Tamaulipas, México. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. 101: 1-102.
- McGOWRAN, B. 1990. Fifty million years ago. *Amer. Scientist*: 78(10): 30-39.
- MICHENER, C.D. and GRIMALDI, D.A. 1988. A *Trigona* from late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *American Museum Novitates* 2917: 1-10.
- MILLER, L. 1989. Butterflies in the West Indies (Lepidoptera). In Woods, Ch.A. (ed.). *Biogeography of the West Indies*, pp. xviii-878. Sandhill Crane Press. Gainesville, FL. EE.UU.
- NAVAS, L.E. 1973, 76-79. Flora de la Cuenca de Santiago de Chile. 1(Pteridophyta, Gimnospermae, Monocotyledoneae): 1-301; 2(Dicotyledoneae: Archichlamydeae): 1-557. 3(Dicotyledoneae: Metachlamydeae): 1-509. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago.
- PEÑA, G.L. 1966. A preliminary attempt to divide Chile into entomofaunal regions, based on the Tenebrionidae. *Postilla* 97: 1-17. Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Connecticut, EE.UU.
- PORTER, C. 1963. A new genus of the Tribe Mesostenini from Chile. *Psyche* 70: 117-119.
- . 1965. *Picrocryptoides*: a new genus of the Tribe Mesostenini from Argentina and Chile. *Psyche* 72: 167-174.
- . 1967a. A revision of the South American species of *Trachysphyrus*. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 10: 1-368.
- . 1967b. A review of the Chilean genera of Mesostenini. *Studia Entomologica* 10: 369-416.
- . 1970. A revision of the South American species of *Coccygomimus*. *Studia Entomologica* 13(1-4): 1-192.
- . 1975. Relaciones zoogeográficas y origen de la fauna de Ichneumonidae en la provincia biogeográfica del monte del noroeste argentino. *Acta Zool. Lilloana* 31(15): 175-252.
- . 1975. A new Floridian *Polycyrtidea* with comments on zoogeography of Florida Mesostenini. *Florida Ent.* 58(4): 247-255.
- . 1976. *Cyclaulus* in the Peruvian Coastal Desert. *Florida Ent.* 59(4): 353-360.
- . 1977. Ecology, zoogeography, and taxonomy of the Lower Rio Grande Valley Mesostenini. *Psyche* 84: 28-91.
- . 1978. *Periceros* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in Mexico, with comments on insect distribution in the northern neotropics. *Florida Ent.* 61: 69-74.
- . 1979. Ichneumonidae de Tarapacá. I. La Subfamilia Ephialtinae. *Idesia*. 5: 157-187.
- . 1980. Zoogeografía de la fauna latinoamericana de Ichneumonidae. *Acta Zool. Lilloana* 36(1): 5-46.
- . 1981. *Certonotus* Kriechbaumer (Hymenoptera: Ichneumonidae), an Australian genus newly recorded in South America. *Florida Ent.* 64: 235-244.
- . 1983. Ichneumonidae (Hymenoptera) in the coastal desert of Peru and North Chile. *Natl. Geographic Soc. Research Reports* 15: 523-547.
- . 1985. *Trachysphyrus* and the new genus *Aeliopotes* in the coastal desert of Peru and north Chile. *Psyche* 92(4): 513-545.
- . 1985. A revision of *Cosmiocryptus* in the coastal desert of Peru and north Chile. *Psyche* 92(4): 463-492.
- . 1987. A revision of the Chilean Mesostenini. *Contrib. Amer. Ent. Inst.* 23(3): 1-164.
- RASNITSYN, A.P. 1980. Origin and evolution of the Hymenoptera. *Trans. Palaeont. Inst. Acad. Sciences URSS*. Vol. 174. (en ruso, traducción preliminar a inglés disponible del Smithsonian Institution, Washington, D.C., EE.UU.).
- RAVEN, P. and AXELROD, D. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *American Scientist* 63(4): 420-429.
- SOLBRIG, O. 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate deciduous and semidesert regions, pp. 7-49, in *Evolution of Desert Biota*. D. Goodall, ed. University of Texas Press, Austin, EE.UU.
- TORO, H. 1986. Lista preliminar de los ápidos chilenos (Hymenoptera: Apoidea). *Act. Ent. Chilena* 13: 121-132.
- TOWNES, H.K. 1966. A catalog and reclassification of the Neotropical Ichneumonidae. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 8: 1-367.
- TOWNES, H.K. 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.
- TOWNES, H.K. and GUPTA, V. 1961. A catalog and reclassification of the Indo-Australian Ichneumonidae. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 1: 1-522.
- TOWNES, H.K. and MARJORIE TOWNES. 1962. Ichneumonflies of America north of Mexico. 3. Subfamily Gelinae: Tribe Mesostenini. *U.S. Natl. Museum Bulletin*: 3(3): 1-602. Smithsonian Institution, Washington.
- TOWNES, H.K. and MOMOI, S. 1965. A catalog and reclassification of the eastern Palearctic Ichneumonidae. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 5: 1-661.
- TRONCOSO, A., C. VILLAGRÁN, M. MUÑOZ. 1980. Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 37: 117-152.
- UYEDA, S. 1978. The new view of the earth: Moving continents and moving oceans. Freeman, San Francisco (EE.UU.).
- WHITE, BRIAN N. 1986. The isthmian link, antitropicality, and American biogeography: distributional history of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). *Systematic Zoology* 35(2): 176-194.
- WHITE, M.E. 1990. Plant life between two ice ages down under. *American Scientist* 78(3): 1-602.
- VILLAGRÁN, C., KALIN ARROYO, MARY T. y MARTICORENA, CLDOMIRO. 1983. Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 137-157.
- WILLINK, A. and M. DEL V. AJMAT DE TOLEDO. 1979. Una nueva especie de *Gayella* (Hym., Masaridae: Gayellinae). *Acta Zool. Lilloana* 19: 427-434.
- WILLIS, J.C. 1931. A dictionary of the flowering plants and ferns. 6th edition, pp. xii, 1-752. Cambridge University Press (England).