

**FILOGENIA Y BIOGEOGRAFIA DEL GENERO *EURYMETOPUM* BLANCHARD, 1844 (COLEOPTERA: CLERIDAE: PHYLLOBAENINAE)**

**PHYLOGENY AND BIOGEOGRAPHY OF *EURYMETOPUM* BLANCHARD, 1844 (COLEOPTERA: CLERIDAE: PHYLLOBAENINAE)**

JAIME SOLERVICENS A.\*

RESUMEN

Se efectúa un estudio filogenético en base a los postulados de Hennig (1968). En primer lugar se plantean las relaciones del género *Eurymetopum* con otros Phyllobaeninae australes (*Lemidia*, *Isolemidia*, *Parmius* y *Paupris*), los que constituyen el grupo externo.

El reconocimiento de los caracteres apomórficos posibilita efectuar proposiciones filogenéticas para las diferentes especies, las cuales se presentan en 4 cladogramas: uno para las especies no asignadas a grupos, pero que incluye los ancestros de éstos, y los tres restantes dedicados a cada uno de los grupos. Se describe y discute en todos los casos la divergencia de las especies, la monofilia de los grupos hermanos justificada por las sinapomorfias y los fenómenos de convergencia y paralelismo (homoplasia) o regresión que puedan manifestar, buscando la solución más parsimoniosa.

Desde el punto de vista biogeográfico se aplican los conceptos y métodos sobre vicarianza para efectuar una interpretación de la distribución de las especies de los grupos.

Luego de reconocer las áreas de endemismo de las especies, se construyen cladogramas de área para cada grupo, los cuales se comparan entre sí en busca de zonas de congruencia, expresadas más tarde en el cladograma de área reducido.

Se elabora una secuencia teórica de eventos vicariantes que se relaciona con los fenómenos geográficos y climáticos experimentados por el área, reconociéndose la importancia de los acontecimientos glaciales pleistocénicos en la diferenciación de la biota. Se discute el papel de la dispersión en la modificación del patrón alopatrico de distribución original que lleva a la configuración actual de la repartición de las especies de los grupos.

Se hace referencia, finalmente, a la situación biogeográfica de las especies no asignadas a grupo, todas, excepto una, endémicas de la región valdiviana, postulándose para ellas un período precuaternario de diferenciación, seguido de fenómenos de dispersión que explicarían la simpatría actual.

ABSTRACT

A phylogenetic analysis of a genus of Chilean Cleridae (Coleoptera) is carried on in this paper, following the principles postulated by W. Hennig (1968) and later authors. The relationships of *Eurymetopum* to other austral *Phyllobaeninae* genera (*Lemidia*, *Isolemidia*, *Parmius* and *Paupris*, which conform the external group), are discussed.

The recognition of apomorphic characters makes possible to formulate phylogenetic propositions for the different species, which are shown in four cladograms: one for species not assigned to groups, but which include the ancestors of them, and the rest of three cladograms are for each of the groups.

In all involved cases a description and a discussion of the divergence of species, the monophyly of sister groups justified by synapomorphies and the phenomena of convergence and paralelism (homoplasia) or regression that might show, are duly treated looking for a parsimonious explanation.

From a biogeographic viewpoint the concepts and methods of vicariance are applied in order to interpret the distribution of the species of the groups.

After recognizing the areas of endemism, area cladograms for each species group were prepared, which were then compared looking for congruence zones, later shown in the reduced area cladogram.

A theoretical sequence of vicariant events is made and related to geographic and climatic phenomena experienced in the area. The importance of the pleistocene glacial phenomena in the differentiation of the biota is recognized. The influence of dispersion in the modification of the original allopatric distribution pattern which brings to the present configuration of the distribution of the species, is also discussed.

\*Instituto de Entomología. Facultad de Ciencias, UMCE, Casilla 147. Santiago, Chile.

Reference is finally made to the biogeographic situation of the species not assigned to groups, all but one endemic to the valdivian region, postulating for them a pre-quadernary period of differentiation, followed by dispersion which would explain their present sympatry.

Key Words: Coleoptera, Cleridae, *Eurymetopum*, phylogeny, biogeography.

## INTRODUCCION

Con anterioridad se ha efectuado una revisión de las especies del género *Eurymetopum*, la cual permitió aclarar la situación taxonómica de sus especies y describirlas, reconocer agrupaciones de especies, definir los límites del taxon desde los puntos de vista morfológico y geográfico y establecer su parentesco con otros géneros de la subfamilia (Solervicens, 1986).

El análisis morfológico puso en evidencia la diversidad estructural de los últimos segmentos abdominales y de la genitalia masculina y en menor grado femenina, además de ciertos caracteres externos. Se reconoció también, la presencia de patrones cromáticos que, independientemente de su variabilidad, son atributos de los grupos de especies o de las especies. En cuanto a distribución se visualizó la existencia de varias regiones con diversos grados de confluencia de especies.

El presente estudio intenta profundizar el conocimiento del género mediante el análisis filogenético cladista y biogeográfico vicariante.

## AGRADECIMIENTOS

El autor expresa su sincero reconocimiento al Profesor Haroldo Toro G., por su constante estímulo y fecunda discusión de los manuscritos y al Señor Raúl Cortés P., por la traducción del abstract.

## FILOGENIA

El estudio de las relaciones de parentesco de las especies del género *Eurymetopum* se ha abordado apoyándose en los principios de sistemática filogenética propuestos por Henning (1968).

Los planteamientos y metodologías de Henning han sido suficientemente divulgados y discutidos por diferentes autores (Brundin, 1966; Schlee, 1969; Darlington, 1970; Wiley, 1976, 1981; Maddison, Donoghue y Maddison, 1984), en tanto que otros han aplicado dichos principios a diversos grupos taxonómicos (Plat-

nick y Shadab, 1976; Ekis, 1977; Raven, 1985; Wheeler, 1986; Herman, 1986; Calder, 1986; Davis, 1986).

Otras contribuciones al problema de la reconstrucción de filogenias son las de Crisci y Stuessy (1980) y Wheeler (1986), que se refieren a la determinación del estado primitivo de los caracteres y a la valoración de los caracteres, respectivamente.

Considerando que existe un conocimiento detenido de los principios hennigianos y de las modificaciones que han experimentado sus planteamientos originales, se estima innecesario efectuar una nueva presentación de los mismos en este trabajo.

### *Relaciones filogenéticas del género*

No se han efectuado análisis cladísticos de los géneros de *Phyllobaeninae*. Si embargo, el autor ha revisado los caracteres morfológicos externos y de la genitalia de representantes de la casi totalidad de los géneros atribuidos a la subfamilia, pudiendo constatar, en los territorios australes, la existencia de un grupo monofilético, caracterizado fundamentalmente por la presencia de 4 garfios en la parte subapical del lóbulo medio del edeago. (Figs. 5A, B y C).

Los taxa en cuestión son: *Lemidia*, presente en Australia, Tasmania y Nueva Zelanda, *Paupris* y *Parmius* de Nueva Zelanda, *Isolemidia* de la región tropical de América del Sur y *Eurymetopum* de la parte templada de Sudamérica.

Las relaciones entre estos taxa no están establecidas. Se requiere previamente la realización de un intenso trabajo taxonómico, como el efectuado para *Eurymetopum*, con el objeto de definir sus exactos límites, pues una observación previa revela que ellos incluyen elementos extraños, altamente convergentes, como los segregados del género recién citado (Solervicens, 1986).

Al carecer de relaciones intragenéricas claras en este grupo monofilético de géneros de *Phyllobaeninae* australes, se emplea el conjunto de

ellos como grupo externo para el análisis de caracteres de *Eurymetopum* (Maddison *et al.*, 1984).

Las especies estudiadas en cada género son las siguientes. Entre paréntesis se indica el número de taxa asignados a cada uno.

<i>Lemidia</i> : <i>L. nitens</i> , <i>L. hilaris</i> y <i>L. pictipes</i>	(90)
<i>Parmius</i> : <i>P. debilis</i> y <i>P. longipes</i>	( 4)
<i>Paupris</i> : <i>P. aptera</i>	( 1)
<i>Isolemidia</i> : <i>I. pulchella</i> e <i>I. batesi</i>	(15)

#### Tendencias evolutivas:

Los caracteres más significativos parecen ser el desarrollo del proceso lateroventral del último tergo abdominal masculino (Fig. 2) y las modificaciones experimentadas por el borde del quinto esterno de los machos (Fig. 1), caracteres ambos que presentan series de transformación, a través de las cuales es posible relacionar las diferentes especies y grupos de especies. Otro carácter importante que compromete a todos los taxa corresponde a modificaciones diversas del quinto o sexto esternos o último tergo abdominal de los machos, fenómeno que alcanza a manifestarse ocasionalmente en hembras. Gran trascendencia tienen también los cambios estructurales del aparato genital masculino que afectan a los parámetros, parte apical del lóbulo medio y garfios. En menor grado aparecen diferenciaciones a nivel de genitalia femenina en el ovipositor y espermateca. Bastante significativo es también la tendencia a reducción o desaparición de la puntuación-estriación elitral y el desarrollo de diversos patrones cromáticos. En menor grado y afectando fundamentalmente al grupo *maculatum*, se observa variación en la relación largo/ancho del pronoto por predominio del primer parámetro y una diferente disposición de la pilosidad.

#### Relaciones de las especies de *Eurymetopum*

Los resultados del análisis filogenético se presentan en cuatro cladogramas: uno para las especies no asignadas a grupos, pero que incluye los ancestros de éstos, y los tres restantes dedicados a cada uno de los grupos.

La numeración de los caracteres se ha efectuado siguiendo un ordenamiento correlativo en los cuatro cladogramas.

La secuencia filogenética de especies no asignadas a grupos y de los ancestros de éstos se

presenta en cladograma 1, el que se basa en los caracteres sinapomorfos enumerados a continuación:

Tabla 1

#### SINAPOMORFIAS DE LAS ESPECIES

(Entre paréntesis estado plesiomórfico del carácter).

- Ancho cefálico mayor que el humeral (menor o igual).
- Antenas largas (moderadas).
- Lóbulos laterales pronoto poco sobresalientes (sobresalientes).
- Superficie pronoto con arrugamiento escamiforme (no escamiforme).
- Garra anterior interna de machos con un diente suplementario (simple).
- Borde quinto esterno abdomen machos con 2 concavidades laterales, 2 protuberancias mesales a ellas y subrecto entre protuberancias (Fig. 1B) (recto o subrecto) (Fig. 1A).
- 6a. Borde quinto esterno abdomen machos con fuerte escotadura central (Fig. 1C) (con 2 concavidades laterales, 2 protuberancias mesales y tramo central subrecto) (Fig. 1B).
- 6b. Borde quinto esterno abdomen machos con tramo central entre protuberancias curvado ventralmente (Fig. 1D) (con tramo central subrecto) (Fig. 1B).
- 6b1. Borde quinto esterno abdomen machos cóncavo (Fig. 1E) (con tramo central subrecto y curvado ventralmente) (Fig. 1D).
- 6c. Borde quinto esterno abdomen machos con tramo central entre protuberancias cóncavo (Fig. 1H, I) (con tramo cenral subrecto) (Fig. 1B).
- Superficie quinto esterno abdomen machos deprimida en subcírculo entre concavidades laterales (Fig. 1I, J, K, L) (no deprimida en subcírculo entre concavidades laterales).
- 8b. Sexto esterno abdomen machos con un esclerito central bien esclerosado (Fig. 1Ic, 1Jd, 1Ke y 1Lf) (transverso, poco esclerosado, frecuentemente subdividido al medio) (Fig. 1Aa).
- Proceso lateroventral último tergo abdomen machos fusionado en mitad basal (Fig. 2Ba) (débilmente unido en parte basal) (Fig. 2Aa).
- 9a. Proceso lateroventral último tergo abdomen machos fusionado en mayor parte salvo en el ápice (Fig. 2Ca, D2a) (fusionado en mitad basal) (Fig. 2Ba).
- 9b. Proceso lateroventral último tergo abdomen machos fusionado en toda su longitud (Fig. 2Ea, 2Fa) (fusionado en mayor parte salvo en el ápice) (Fig. 2Ca).
- 9c. Proceso lateroventral último tergo abdomen machos ancho (Fig. 2Fa) (angosto) (Fig. 2Ea).
- Angulos posteriores último tergo abdomen machos prolongados en gran espina (Fig. 1Hg) (no prolongados en gran espina).
- Protuberancia de los costados último tergo abdomen machos presente (Fig. 1Fh) (ausente).
- Borde distal último tergo abdomen machos escotado en U (Fig. 1A) (no escotado en U).



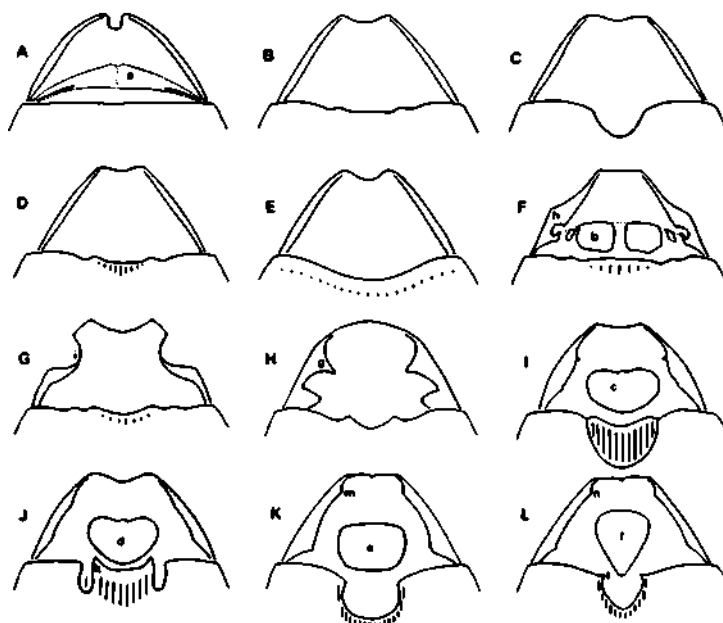


Figura 1. Representación esquemática de la organización de los últimos segmentos abdominales del macho en que se aprecia, principalmente, las modificaciones del 5° y 6° esternos. A: *E. maculipes*, a: sexto esterno; B: condición hipotética de la primera modificación del borde del 5° esterno; C: *E. fulvipes*; D: condición hipotética de la organización del quinto esterno del ancestro de *E. parallelum* y especies del grupo *modestum*; E: *E. parallelum*; F: *E. modestum*, b: sexto esterno, h: protuberancias laterales del último tergo; G: *E. breve*, i: constricción subapical del costado del último tergo; H: organización de los últimos segmentos en especies del grupo *maculatum*; g: ángulos posteriores del último tergo prolongados en gran espina; I: *E. semirufum*, c: sexto esterno reniforme; J: *E. bispinosum*, d: sexto esterno reniforme, j: estrecha escotadura a nivel de concavidades laterales, k: protuberancias mesales angulosas; K: *E. brevvittatum*, e: sexto esterno subrectangular, m: ángulos posteriores último tergo marcados; L: *E. eburneocinctum*, f: sexto esterno triangular, i: ángulos de la escotadura espiniformes, n: ángulos posteriores último tergo marcados.

mente *maculipes* y *vittula* (Fig. 1A y 2A), plesiomórficos en estas estructuras.

El hecho de no participar de estas series de transformación, que parecen ser los caracteres que definen al género, hace cuestionarse la ubicación de estas dos especies dentro de *Eurymetopum*. Sin embargo, por compartir otras tendencias evolutivas del género se las mantiene en él, pero en una posición basal, a la espera de un análisis de todos los Phyllobaeninae con 4 garfios en el lóbulo medio del edeago.

Los mencionados taxa se reúnen a través de 3 sinapomorfías: la escotadura en U del último tergo de los machos y los parámetros del edeago, cortos y convergentes, y se diferencian netamente a través de múltiples autapomorfías. La especie *maculipes* se destaca por la mayor ampli-

tud de la cabeza, la longitud de las antenas, el arrugamiento escamiforme del pronoto, la lámina dorsal del ovipositor trilobulada, la mancha basal de los élitros de posición humeral y la presencia de una banda oblicua elitral convergente hacia la base. Este último carácter es homoplásico pues está presente también en las especies del grupo *eburneocinctum*, filogenéticamente distanciado. Se estima que la presencia de esta banda oblicua blanca en un fondo negro tiene por objeto producir un efecto mimético con hormigas del género *Camponotus* o similares, comunes en los ramajes en que se encuentra a aquellos insectos. De hecho, bandas oblicuas, pero convergentes hacia el ápice, se encuentran en especies del grupo *modestum*, donde producen tal vez el mismo efecto.

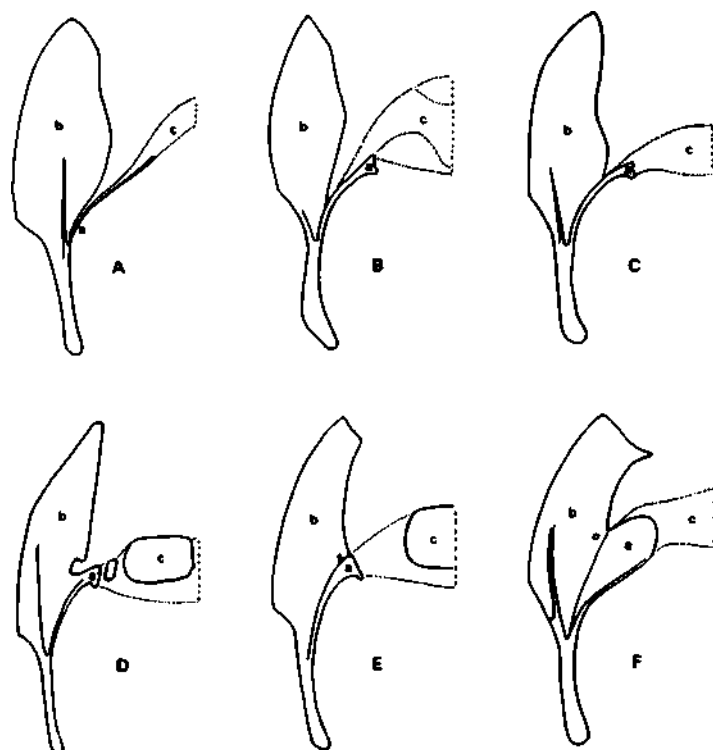


Figura 2. Representación esquemática de la evolución del proceso lateroventral del tergo. A: *E. maculipes* y *E. vittula*; B: *E. fulvipes*; C: *E. parallelum*; D: *E. longulum*; E: *E. eburneocinctum*; F: *E. maculatum*; a: proceso lateroventral, b: tergo en vista lateral, c: mitad del sexto esterno.

*E. vittula* se diferencia por tener protuberancias laterales en el último tergo abdominal de machos y hembras y presenta además dos homoplasias: superficie deprimida del último tergo de hembras y banda longitudinal en los élitros, por las cuales se asocia con *parallelum*.

Se ha estimado más parsimoniosa la asociación *vittula-maculipes* por cuanto *parallelum*, así como las especies del grupo *modestum*, con las cuales se relaciona, ha experimentado modificaciones estructurales importantes en el borde del quinto esterno, proceso lateroventral del último tergo (Fig. 2C) y, particularmente, en un complejo sistema de flexión de los parámetros, que difícilmente puede ser objeto de convergencia o paralelismo, por su mismo grado de complejidad (Wheeler, 1986). Por el contrario, la depresión del último tergo de hembras es un carácter que parece estar insinuado en otras especies en la forma de un canal central, mientras que la semejanza en la coloración puede

tener también un carácter adaptativo y, por lo tanto, surgir independientemente más de una vez.

Una de las especies ancestrales producto de la primera dicotomía, el antecesor de las restantes especies del género, inicia la transformación del borde del quinto esterno y del proceso lateroventral del último tergo de los machos. En su forma más simple, la modificación del borde del quinto esterno consiste en el desarrollo de dos concavidades laterales y dos protuberancias mesales a ellas, en tanto que el tramo central se mantiene subrecto (Fig. 1B). Por su parte, el proceso lateroventral del tergo, que en su origen es el sector lateral del esterno, se fusiona al tergo en su parte basal (Fig. 2B). En este estado, la especie ancestral se divide generando *fulvipes* y el antecesor de las restantes especies. *E. fulvipes* se ha ubicado a este nivel por la organización del proceso lateroventral, el cual se ha estimado como uno de los dos elementos que enmarcan la

evolución del género, a pesar de que presenta caracteres que pueden relacionarlo con el grupo *eburneocinctum*. Dichos caracteres son: profunda escotadura del quinto esterno (compartido con 3 especies del grupo *eburneocinctum*) (Fig. 1C, K y L), esclerificación de la lámina dorsal del ovipositor (presente también en *brevittatum*), amplia esclerificación de la lámina ventral del ovipositor y esclerificación de coxitos y báculos moderada a fuerte, ambos caracteres desarrollados en todas las especies del grupo *eburneocinctum*. Si se considera que la fuerte escotadura del quinto esterno es un carácter que aparentemente surgió en forma independiente al interior del grupo *eburneocinctum*, ya que la especie ancestral del grupo no lo poseía, (ver cladograma 3), que la esclerificación de la lámina dorsal del ovipositor se habría desarrollado de la misma manera en tanto es exclusiva de sólo una especie del grupo, que la amplia esclerificación de la lámina ventral está desarrollada también en una especie del grupo *maculatum* (*figridum*) y por lo tanto parece haber surgido más de una vez y que para relacionar *fulvipes* con el grupo *eburneocinctum* es necesaria una regresión del proceso lateroventral del tergo, ya ampliamente incorporado a dicha placa en el grupo *eburneocinctum*, se ha estimado más parsimonioso darle a *fulvipes* la posición subbasal en el cladograma. Una autopomorfía, el ápice del lóbulo medio del edeago de forma triangular, define la especie.

El antecesor de las restantes especies evolucionaria perfeccionando el proceso lateroventral del tergo que se fusiona en su mayor parte a esta placa, conservando sólo su ápice libre (Fig. 2C), y experimenta una nueva dicotomía. Una de las especies hermanas así constituidas representa el antecesor del grupo *modestum* y de *parallelum* y se caracteriza por las siguientes sinapomorfías: tramo central del borde del quinto esterno del abdomen de los machos doblado ventralmente (Fig. 1D), abertura del lóbulo medio del edeago terminal y parámetros con un complejo sistema de flexión en el que se desarrolla un lóbulo lateral móvil (Fig. 3Ab y 3Bd). Esta especie se diferencia en el antecesor del grupo *modestum*, en el cual se modifican los parámetros del edeago en forma de láminas, provistas ventralmente de un reborde acanalado, apomorfías que justifican el carácter monofilético del grupo (Fig. 3Aa y c). La especie hermana del

grupo *modestum* es *parallelum*, caracterizada por varias autopomorfías, en algunas de las cuales se ha reconocido una condición homoplásica, como ya ha sido comentado en parte al hacer referencia a *vittula*. Distinto de *parallelum* es la presencia de un diente suplementario en la garra anterior interna de los machos, la compleja organización de la parte distal del lóbulo medio del edeago, provista de expansiones dorsoventrales y con unión de las láminas dorsal y ventral en su sector basal, y la proyección lateral de la espermateca. Un carácter homoplásico con una especie del grupo *modestum* (*obscurum*) es la concavidad del borde del quinto esterno de los machos (Fig. 1E), situación que debe haber surgido independientemente, puesto que la inclusión de *parallelum* en el grupo *modestum* supondría reconocer regresiones en la organización de sus parámetros y el desarrollo de estructuras divergentes en el lóbulo medio y el patrón cromático, lo cual no es en absoluto parsimonioso.

El antecesor de las restantes especies del género modifica los dos caracteres básicos: la parte central del borde del quinto esterno de los machos se hace cóncava (Fig. 1H), y el proceso lateroventral del tergo se fusiona totalmente a él (Figs. 2Ea y 2Fa). Dos especies hermanas se generan a partir de la especie ancestral definida por estas sinapomorfías, una de las cuales se diversifica más tarde en las distintas especies del grupo *eburneocinctum*. La monofilia de este grupo está dada por la conformación del quinto esterno de los machos, deprimido en subcírculo entre las concavidades laterales (Figs. 1I, J, K, y L), sexto esterno con un esclerito central bien esclerosado (Figs. 1Ic, 1Jd, 1Ke, 1Lf), ápice del lóbulo medio del edeago con reborde (Fig. 5Aa, Ba y Ca), y por tres caracteres cuya condición homoplásica con *fulvipes* y *maculipes* ya ha sido discutida.

La especie hermana del grupo *eburneocinctum* desarrolla un amplio proceso lateroventral del tergo (Fig. 2Fa), antes de volver a diferenciarse. Como producto de esta dicotomía se genera *iridescens*, distinguible por la iridescencia de su coloración, y el antecesor del grupo *maculatum*. La condición monofilética de este grupo está avalada por cinco sinapomorfías: escasa dilatación de los lóbulos laterales del pronoto, último tergo abdominal de machos con ángulos prolongados en gran espina (Fig. 1Hg), superficie

dorsal de parámetros acanalada, patrón cromático caracterizado básicamente por bandas marginales y pilosidad más o menos densa y apegada a la superficie.

### Relaciones de las especies de los grupos

#### *Grupo modestum*

Las proposiciones de parentesco filogenético entre las especies de este grupo se presentan en el cladograma 2 que se basa en las apomorfias siguientes.

Tabla 2

#### SINAPOMORFIAS DE LAS ESPECIES

(Entre paréntesis estado plesiomórfico del carácter).

- |     |  |       |   |
|-----|--|-------|---|
| 6b1 | Borde quinto esterno abdomen machos cóncavo (con tramo central subrecto y curvado ventralmente) (Fig. 1D).   | 45    | Superficie dorsal último tergo abdomen hembras abultada, con 2 promontorios y fuerte surco (moderadamente convexa y con leve surco).  |
| 6b2 | Borde quinto esterno abdomen machos subcóncavo o al menos con tramo central cóncavo (Fig. 1G), (con tramo central subrecto y curvado ventralmente) (Fig. 1D).  | 46    | Parte distal lóbulo medio edeago más de 2 veces el largo de los garfios (Fig. 3Ac) (menos de 2 veces el largo de los garfios)   |
| 38  | Borde quinto esterno abdomen machos suavemente deprimido (curvado ventralmente).   | 47    | Superficie parte distal lóbulo medio edeago con dientes (Fig. 3Af) (sin dientes).   |
| 39  | Borde quinto esterno abdomen machos no curvado ventralmente en tramo central (curvado ventralmente).   | 47a   | Superficie parte distal lóbulo medio edeago sin dientes (con dientes).  |
| 40  | Superficie quinto esterno abdomen machos levemente deprimida al centro (no deprimida).   | 48    | Garfios lóbulo medio edeago truncados (Fig. 3Ag) (aguzados).  |
| 41  | Superficie quinto esterno abdomen machos fuertemente deprimida en semicírculo entre las protuberancias (no deprimida).   | 48a   | Garfios lóbulo medio edeago con ápice escotado (Fig. 3C) (con ápice no escotado).   |
| 42  | Borde quinto esterno abdomen hembras con escotadura central (Fig. 3E) (recto o subrecto).  | 21a   | Lóbulo lateral móvil de parámetros edeago bastante doblado mesalmente (Fig. 3Ab) (apenas doblado mesalmente).   |
| 8a  | Sexto esterno abdomen machos con un esclerito central subrectangular, a veces subdividido, y dos pequeños escleritos laterales, todos poco esclerosados (Fig. 1Fb) (transverso, poco esclerosado, frecuentemente subdividido al medio) (Fig. 1Aa). | 21al  | Lóbulo lateral móvil de parámetros edeago no doblado mesalmente (Fig. 3Dh) (bastante doblado mesalmente).   |
| 43  | Protuberancias angulosas de los costados último tergo abdomen machos presente (Fig. 1Fh) (ausente).  | 22a   | Reborde acanalado ventral de parámetros edeago moderado a fuerte (débil).   |
| 43a | Protuberancias angulosas último tergo abdomen machos fuertes (moderadas).  | 49    | Borde mesal parámetros edeago fuertemente curvado hacia el ápice (Fig. 3Di) (subrecto) (Fig. 3Aj).  |
| 43b | Protuberancias angulosas último tergo abdomen machos poco marcadas (moderadas).  | 50    | Apice parámetros edeago aguzados (menos aguzados).  |
| 44  | Constricción subapical de costados último tergo abdomen machos presente (Fig. 1Gi) (ausente).  | 51    | Élitros marcadamente convexos (moderadamente convexos).   |
| 9a1 | Proceso lateroventral último tergo abdomen machos débilmente unido en parte basal (fusionado en mayor parte salvo en el ápice).  | 52    | Élitros con 1 mancha apical pequeña (Fig. 4Aa) (élitros con coloración uniforme).   |
| 9a2 | Proceso lateroventral último tergo abdomen machos fusionado en toda su longitud (fusionado en mayor parte salvo en el ápice).  | 52a   | Manchas apicales de élitros ausentes en la especie (Fig. 4B) (mancha apical presente).  |
|     |  | 52b   | Mancha apical élitros extendida submarginalmente o desde esta zona a la sutura, pudiendo reducirse o desaparecer (Fig. 4C, D, G, H, I y J) (mancha apical pequeña, no extendida). |
|     |  | 52bl  | Mancha apical de élitros extendida por tercio posterior del ala, frecuentemente en hembras (Fig. 4D) (mancha apical extendida por zona submarginal o desde esta a la sutura).     |
|     |  | 52bla | Mancha apical élitros extendida por tercio posterior del ala, frecuente en hembras y machos (mancha apical extendida por tercio posterior del ala, frecuente en hembras).         |
|     |  | 52b2  | Mancha apical élitros generalmente no extendida (mancha apical élitros extendida).  |
|     |  | 52b3  | Banda submarginal élitros generalmente comunicada con la oblicua (Fig. 4If, Jf) (banda submarginal élitros generalmente no comunicada con la oblicua).                            |
|     |  | 52b3a | Manchas apicales mal delimitadas e invadidas por puntos oscuros (Fig. 4Ji) (manchas bien delimitadas y sin pigmentación oscura).  |
|     |  | 53    | Élitros con banda oblicua convergente hacia el ápice, susceptible de fragmentarse, hacerse subtransversa o desaparecer (Fig. 4Ag) (élitros con coloración uniforme).              |
|     |  | 53a   | Banda oblicua élitros transversa (Fig. 4F) (subtransversa).   |
|     |  | 53b   | Banda oblicua élitros prolongada hasta ángulo humeral (Figs. 4Ih, Jh) (no prolongada hasta ángulo humeral).   |



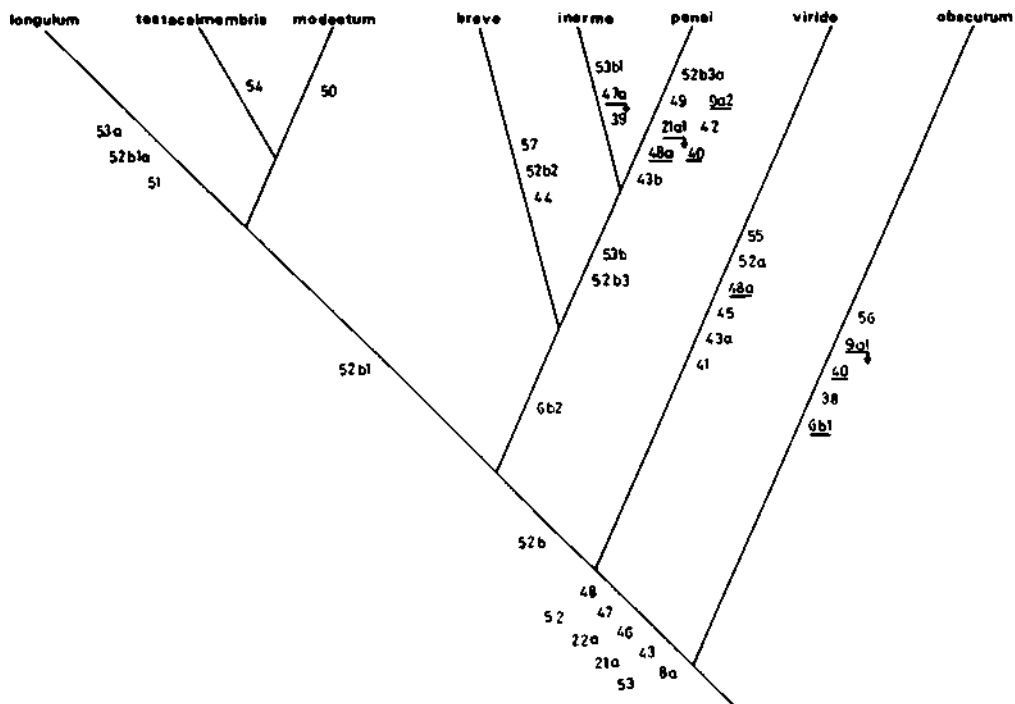
- 53bl Banda oblicua élitros siempre reducida por extremo sutural (Fig. 4Ij) (banda generalmente no reducida por extremo sutural).
- 54 Desaparición total en la especie de manchas apicales y banda oblicua elitral (Fig. 4E) (presencia de dibujos elitrales).
- 55 Elitros de color verde y/o morado (café negruzcos).
- 56 Elitros con superficie fuertemente rugosa y a veces con granulaciones (moderadamente rugosos).
- 57 Tamaño pequeño (moderado).

La monofilia del grupo ha sido establecida a base de las sinapomorfías de los caracteres 20 y 22 de la Tabla 1.

Una primera dicotomía separa a *obscurum*, especie que se diferencia escasamente. Sus autapomorfías se refieren al borde del quinto esterno del abdomen de los machos que se hace cóncavo, estableciendo así una homoplasia con *parallelum*, ya discutida, y a la depresión de dicho borde y de la superficie adyacente. Esta última situación es homoplásica con *penai*, dentro del mismo grupo, y lo más probable es que haya surgido independientemente pues en mu-

chos otros caracteres, como se verá luego, las especies están notablemente distanciadas. Otro aspecto de la morfología de *obscurum* obliga a plantearse una regresión: se trata del proceso lateroventral del tergo que en esta especie se presenta, contrariamente a lo esperado, con su organización más primitiva (similar a Fig. 2Aa); sin embargo como los caracteres que definen la monofilia del grupo *modestum* y del antecesor de *modestum-parallelum* son de gran consistencia (parámetros laminosos, con un lóbulo lateral móvil, reborde acanalado ventral y complejo sistema de flexión, lóbulo medio del edeago con abertura terminal y modificaciones del borde del quinto esterno), por parsimonia se ha adoptado esta interpretación.

El ancestro de las restantes especies del grupo evoluciona notoriamente. Sus apomorfías son la especialización del sexto esterno del abdomen de los machos que constituye un esclerito central, subrectangular y dos pequeños escleritos laterales (Fig. 1 Fb), desarrollo de protuberancias angulosas en costados del último tergo



Cladograma 2. De especies del grupo *modestum*. La denominación de caracteres relativos al borde del quinto esterno (6b), sexto esterno (8), protuberancia del último tergo (43), coloración elitral (52 y 53) no tienen necesariamente una secuencia filogenética. Los números subrayados corresponden a homoplasias (6b1 es homoplásico con el carácter de igual denominación en cladograma 1 y 9a2 es homoplásico con 9b de ese mismo cladograma). Los números con flecha representan regresiones.

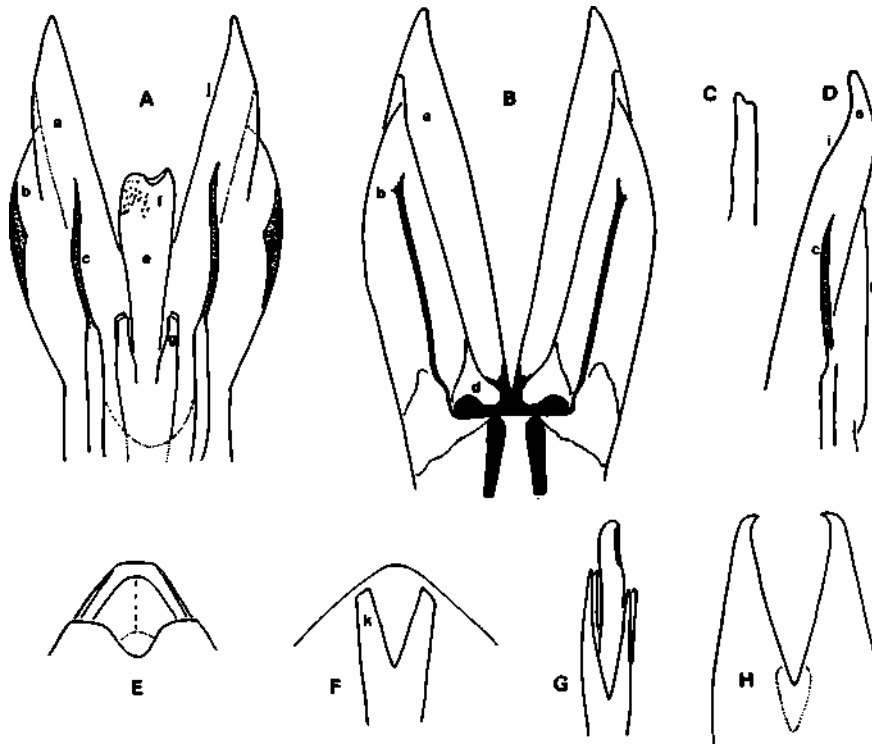


Figura 3. Apomorfias en especies de los grupos *modestum* y *maculatum*. A: mitad distal del edeago de *E. modestum*, ventral, a: parámetros laminosos, b: lóbulo lateral móvil de los parámetros, c: reborde acanalado ventral de los parámetros, e: parte distal lóbulo medio, f: denticulaciones del lóbulo medio, g: garfios lóbulo medio truncados; B: vista dorsal del edeago de *E. viride*, d: aparato de flexión provisto de zonas de escasa esclerificación (claras) y barras fuertemente esclerosadas (negras), a y b como en figura A; C: ápice garfio lóbulo medio en *E. viride* truncado y escotado; D: *E. penai*, a: parámetro, c: reborde acanalado, i: curvatura del borde mesal del parámetro, h: lóbulo lateral no doblado mesalmente; E: últimos segmentos del abdomen de la hembra de *E. penai* que muestran quinto esterno escotado; F: ápice lámina ventral ovipositor de *E. maculatum*, k: esclerificación central dividida en el ápice; G: parte distal lóbulo medio edeago de *E. maculatum*, con garfios de diferente longitud; H: *E. frigidum*, parámetros con ápices curvos y terminados en espina.

de machos (Fig. 1Fh), alargamiento y denticulación de la parte distal del lóbulo medio del edeago (Fig. 3Ae, f), truncamiento del ápice de los garfios del lóbulo medio (Fig. 3Ag), modificaciones del lóbulo lateral móvil de los parámetros y de su reborde acanalado ventral y presencia de manchas apicales y oblicuas en los élitros (Fig. 4A).

Un nuevo proceso de especiación genera a *viride* que se caracteriza por la superficie del quinto esterno abdominal de machos fuertemente deprimida en semicírculo, acentuación de los ángulos de las protuberancias tergaes del macho, abultamiento y acanalamiento del último tergo abdominal de hembras, escotadura

del ápice truncado de los garfios del lóbulo medio (Fig. 3C), situación homoplásica con *penai* que debe haber surgido independientemente, pérdida de las manchas apicales y pigmentación verde y/o morada de los élitros.

La especie hermana de *viride* modifica su patrón cromático por extensión de la mancha apical de los élitros submarginalmente o desde esta zona a la sutura (Figs. 4Cb y 4Dc), pigmentación afecta a numerosas variaciones, y, luego, experimenta una nueva dicotomía. Una de las especies hijas cambia la curvatura del borde del quinto esterno abdominal de los machos a subcónica o cóncava en el tramo central (Fig. 1G) y vuelve a dividirse, producto de lo cual se gene-

ra *breve*, caracterizada por una fuerte constricción subapical de los costados del último tergo abdominal masculino (Fig. 1Gi), mancha apical de los élitros generalmente no extendida y pequeño tamaño.

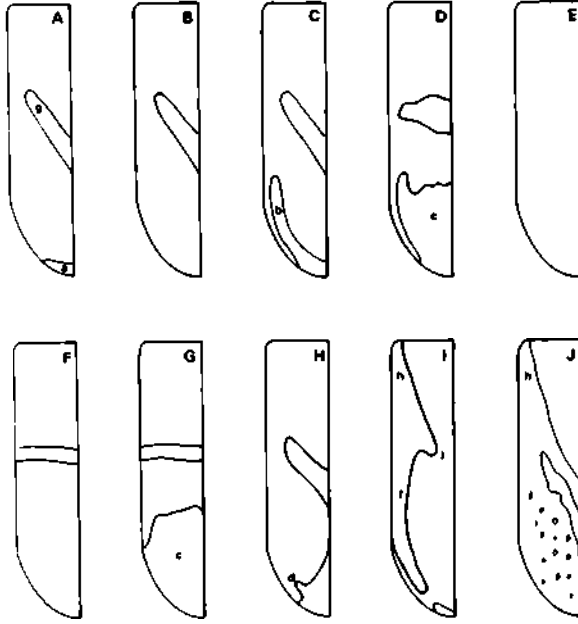


Figura 4. Variaciones del dibujo elitral de las especies del grupo *modestum*. A: condición plesiomórfica; B: *E. viride*; C: *E. modestum*; D: *E. modestum*, hembras; E: *E. testaceimembris*; F: *E. longulum*; G: *E. longulum*; H: *E. breve*; I: *E. inerme*; J: *E. penai*; a: mancha apical, b: mancha apical ampliada submarginalmente, c: mancha apical ampliada por tercio posterior del ala, d: esbozo de mancha submarginal en un ejemplar de *E. breve*; f: mancha submarginal comunicada con la oblicua, g: mancha oblicua, h: mancha oblicua prolongada hasta ángulo humeral, i: manchas apicales mal delimitadas e invadidas por puntos oscuros, j: mancha oblicua reducida por extremo sutural.

La especie hermana de *breve* desarrolla dos apomorfías: comunicación de la banda submarginal de los élitros con la banda oblicua y prolongación de la banda oblicua hasta el ángulo humeral (Figs. 4If, h y 4Jf, h). Estos dos caracteres son las sinapomorfías que justifican la monofilia de las dos últimas especies generadas en esta rama: *inerme* y *penai*. La caracterización de *inerme* se efectúa en base a la ausencia de curvatura ventral del borde del quinto esterno de los machos, pérdida de la denticulación de la parte apical del lóbulo medio del edeago y reducción de la banda oblicua por su sector sutural (Fig. 4Ij). Las autapomorfías de *penai* son numerosas e incluyen algunas homoplasias: quinto esterno

de machos levemente deprimido al centro, así como en *obscurum*, caso ya analizado, escotadura del quinto esterno abdominal de las hembras (Fig. 3E), redondeamiento de los ángulos de las protuberancias tergaes del macho, fusión total del proceso lateroventral al tergo, del mismo modo que en los grupos *eburneocinctum* y *maculatum*, condición evidentemente paralela, escotadura del ápice de los garfios del lóbulo medio, homoplásico con *viride*, reducción del lóbulo lateral móvil de los parámetros (Fig. 3Dh), estilización de los parámetros (Fig. 3Di) y manchas apicales de los élitros mal delimitadas e invadidas por puntos oscuros (Fig. 4Ji).

Volviendo atrás, la especie hermana del ancestro de *breve*, *inerme* y *penai* se diferencia aumentando la frecuencia del carácter: mancha apical extendida por todo el tercio posterior del ala, como condición exclusiva de hembras (Fig. 4Dc). En este estado se divide aislándose *longulum* en la que los élitros se hacen marcadamente convexos, la mancha apical extendida por el tercio posterior se constituye en atributo de ambos sexos y la banda oblicua elitral se hace transversa (Fig. 4F, G). La especie hermana de *longulum*, *modestum*, presenta como única apomorfía el agudizamiento del ápice de los parámetros. Si se reconoce la validez de *testaceimembris* como especie, situación discutida previamente (Solervicens, 1986) ésta debería desprenderse de un antecesor común con *modestum* y su carácter derivado sería la pérdida de todo dibujo elitral (Fig. 4E).

#### Grupo *eburneocinctum*

Las proposiciones de parentesco filogenético de las especies de este grupo se presentan en el cladograma 3, que se basa en las apomorfías de la Tabla 3. No se ha considerado la situación de *E. gayi* por el probable carácter sinónimo de esta especie (Solervicens, 1986).

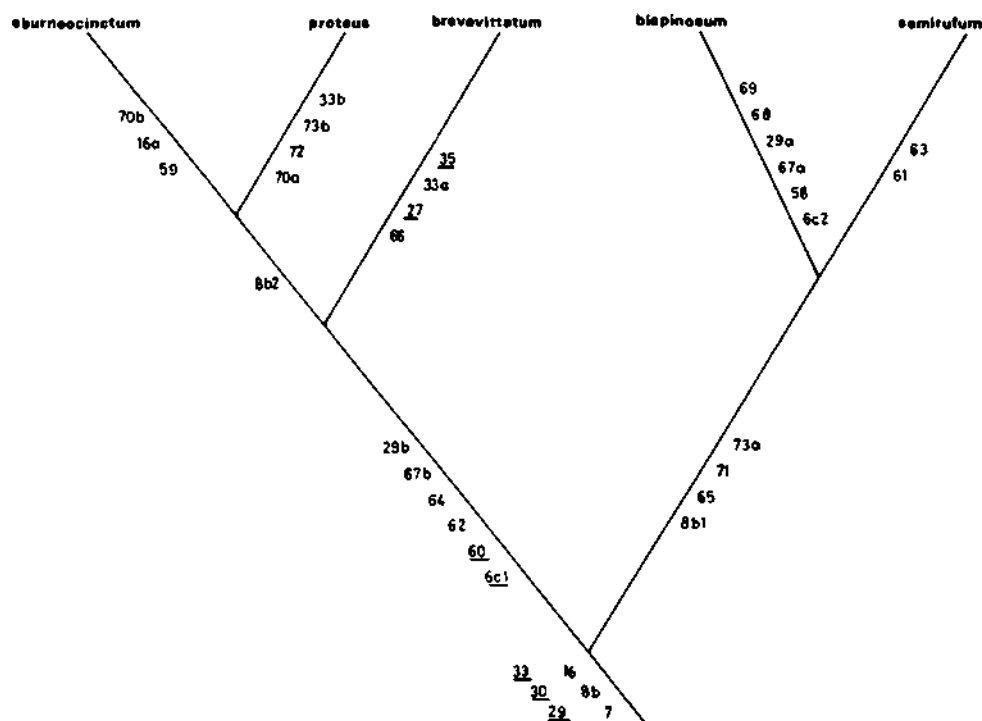
Tabla 3

#### SINAPOMORFIAS DE LAS ESPECIES

(Entre paréntesis estado plesiomórfico del carácter).

- 6c1 Borde quinto esterno abdomen machos con fuerte escotadura central (Fig. 1K, L) (con 2 concavidades laterales, 2 protuberancias mesales y tramo central cóncavo) (Fig. 1 I).
- 6c2 Borde quinto esterno abdomen machos con estrechas escotaduras a nivel de concavidades laterales (Fig. 1Jj),

- (con 2 concavidades laterales, 2 protuberancias mesales y tramo central cóncavo).
- 58 Borde quinto esterno abdomen machos con protuberancias mesales angulosas (Fig. 1Jk) (con protuberancias redondeadas).
- 59 Borde quinto esterno abdomen machos con ángulos de escotadura formando espina (Fig. 1Ll) (ángulos no formando espina).
- 8b1 Sexto esterno abdomen machos reniforme (Figs. 11c, 1Jd) (subrectangular).
- 8b2 Sexto esterno abdomen machos triangular (Fig. 1Ll) (subrectangular).
- 60 Sexto esterno abdomen hembras no deprimido al centro (deprimido al centro).
- 61 Angulos posteriores último tergo abdomen machos con pequeña espina (Fig. 5Jc) (sin espina).
- 62 Angulos posteriores último tergo abdomen machos bien marcados (Fig. 1Km, 1Ln) (débilmente marcados).
- 63 Borde distal último tergo abdomen machos cóncavo a los costados (Fig. 5Jb) (subrecto a los costados).
- 64 Apice último tergo abdomen hembras doblado ventralmente (Fig. 5E) (recto o subrecto) (Fig. 5F).
- 65 Dorso último tergo abdomen machos con suave depresión o surco medio (convexo).
- 66 Apice parámetros edeago con proyección mesal acentuada (Fig. 5Dd) (con proyección mesal débil).
- 67a Expansiones laterales parte distal lóbulo medio edeago con ángulos fuertemente pronunciados (Fig. 5Ce) (de contorno anguloso).
- 67b Expansiones laterales parte distal lóbulo medio edeago de contorno redondeado (Fig. 5Af, 5Bf) (de contorno anguloso).
- 16a Reborde del ápice parte distal lóbulo medio edeago angosto (Fig. 5Ba) (más ancho).
- 27 Lámina dorsal ovipositor esclerosada (membranosa).
- 29a Lámina ventral ovipositor con esclerificación en trompo (Fig. 5I) (con esclerificación trapezoidal).
- 29b Lámina ventral ovipositor con esclerificación en flecha (Fig. 5G, H) (con esclerificación trapezoidal).
- 68 Superficie lámina ventral ovipositor estriada (lisa).
- 69 Superficie lámina dorsal ovipositor con rebordes longitudinales (sin rebordes).
- 70a Apice parte esclerosada lámina ventral ovipositor redondeada (Fig. 5Hg) (trapezoidal).
- 70b Apice parte esclerosada lámina ventral ovipositor aguzada (Fig. 5Gh) (trapezoidal).
- 71 Cuerpo con coloración anaranjada o amarillenta (negra).
- 72 Protórax, gula y submentón rojos en hembras (negros).
- 73a Elitros con mitad anterior anaranjada o amarillenta y posterior negra o negruzca (negros).



**Cladograma 3.** De especies del grupo *eburneocinctum*. La denominación de caracteres relativos al borde del quinto esterno (6c), expansiones laterales de la parte distal del lóbulo medio del edeago (67), lámina ventral ovipositor (29), coloración de los élitros (73 y 33) no siguen una secuencia filogenética. Los números subrayados corresponden a homoplasias con caracteres del cladograma 1. (El carácter 60 se discute en el texto y 6c1 es homoplásico con 6a del cladograma 1).

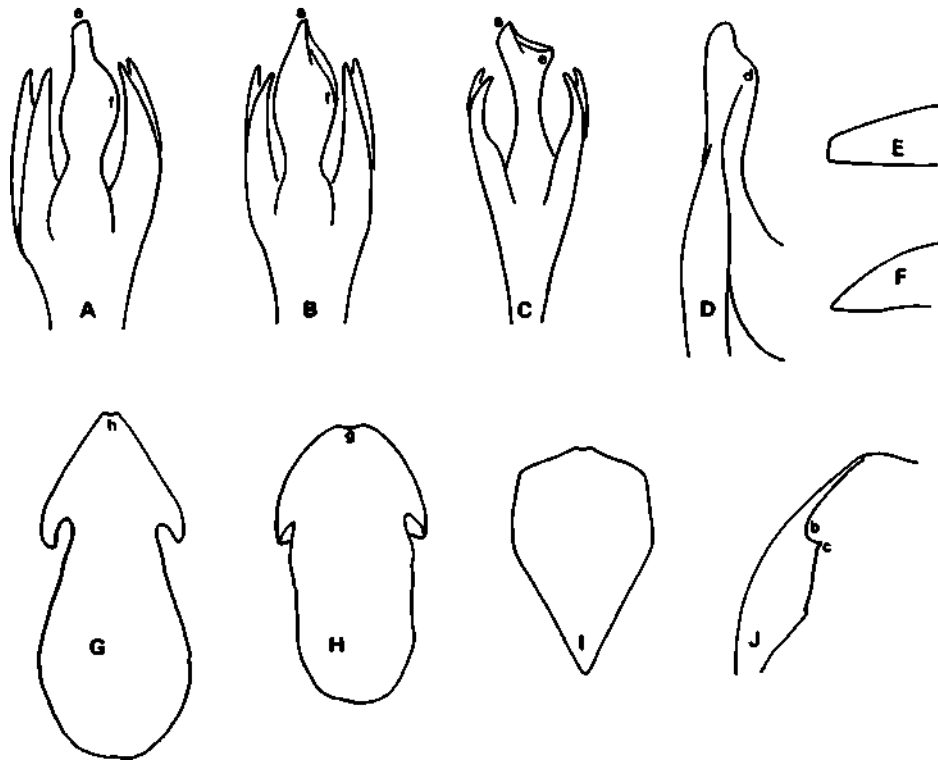


Figura 5. Apomorfias de las especies del grupo *eburneocinctum*. A: Parte distal lóbulo medio edeago de *E. proteus*, a: reborde del ápice, f: expansiones laterales redondeadas; B: parte distal lóbulo medio de *E. eburneocinctum*, a: reborde del ápice angosto, f: expansiones laterales redondeadas; C: parte distal lóbulo medio de *E. bispinosum*, a: reborde del ápice, e: expansiones laterales fuertemente angulosas; D: parámero de *E. brevivittatum*, d: proyección mesal; E: ápice último tergo hembras doblado ventralmente; F: ápice último tergo hembras subrecto; G: lámina ventral ovipositor de *E. eburneocinctum* esclerificada en flecha, h: ápice aguzado; H: lámina ventral ovipositor de *E. proteus* esclerificada en flecha, g: ápice redondeado; I: lámina ventral ovipositor de *E. bispinosum* con esclerificación en trompo; J: costado del último tergo de *E. semirufum*, b: borde distal cóncavo a los costados, c: espina del ángulo posterior.

- 73b Elitros azul metálico, cobrizos o con ambos colores (negros).  
 33a Banda oblicua élitros incompleta (completa).  
 33b Banda oblicua élitros generalmente ausente (presente).  
 35 Elitros con banda amarillenta longitudinal (negros).

Los caracteres que definen la monofilia de este grupo de especies aparecen en Tabla 1 y ya han sido comentados.

La primera dicotomía genera dos especies netamente diferenciadas. Una de ellas, caracterizada por sexto esterno abdominal de machos reniforme (Figs. 11c, 11d), dorso último tergo de machos suavemente deprimido o surcado, coloración del cuerpo anaranjada o amarillenta

y élitros con mitad anterior de este color y posterior negra, constituye el ancestro de *semirufum* y *bispinosum*. De estas especies hermanas, *semirufum* se distingue por la modificación del último tergo de los machos, cuyo borde distal se hace cóncavo a los costados y los ángulos posteriores que desarrollan una pequeña espina (Fig. 5Jb, c). *E. bispinosum* es mucho más apomórfico: el borde del quinto esterno de los machos se excava profundamente a nivel de las concavidades laterales y las protuberancias mesales se tornan fuertemente angulosas (Fig. 1J), la parte distal del lóbulo medio del edeago acentúa notoriamente los ángulos de las expansiones laterales (Fig. 5Ce), la lámina ventral del ovipositor se esclerifica en forma de trompo (Fig. 5I) y su

superficie se estría, mientras la lámina dorsal desarrolla rebordes longitudinales.

La especie hermana del ancestro de *bispinosum* y *semirufum*, evoluciona especializando el borde del quinto esterno de los machos que forma una profunda escotadura (Fig. 1K, L), lo que constituye una convergencia con un carácter similar presente en *fulvipes*, como se ha analizado previamente. Una nueva situación homoplásica, la ausencia de depresión longitudinal del sexto esterno abdominal de las hembras, se establece con *parallelum* y *vittula*, muy distanciados filogenéticamente, por lo que se supone una adquisición independiente del carácter en los diferentes taxa. Las siguientes son claras autapomorfias de la especie: último tergo de machos con ángulos posteriores bien marcados (Fig. 1Km, 1Ln), último tergo de hembras con ápice doblado ventralmente (Fig. 5E), expansiones laterales de la parte distal del lóbulo medio del edeago de contorno redondeado (Fig. 5Af, 5Bf) y lámina ventral del ovipositor con esclerificación en flecha (Fig. 5G, H).

Una vez logradas estas diferenciaciones, la especie experimenta una dicotomía que genera *brevevittatum* y el ancestro de las restantes especies del grupo. *E. brevevittatum* se distingue por una proyección mesal acentuada del ápice de los parámetros, el esclerosamiento de la lámina dorsal del ovipositor, como en *fulvipes*, situación ya comentada, fragmentación de la banda oblicua de los élitros y desarrollo de una banda amarillenta longitudinal, condición similar a la de *parallelum* y *vittula* y evidentemente homoplásica.

La especie hermana de *brevevittatum* desarrolla una placa triangular en el sexto esterno de los machos (Fig. 1Lf) y luego se divide en *proteus* y *eburneocinctum*. La primera de estas especies se caracteriza por las siguientes autapomorfias: ápice de la parte esclerosada de la lámina ventral del ovipositor redondeada (Fig. 5Hg), protórax, gula y submentón rojos en hembras, élitros azul metálico o cobrizos y tendencia a la desaparición de la banda oblicua elitral. Por su parte, *eburneocinctum* desarrolla espinas en ángulos de la escotadura del quinto esterno de los machos (Fig. 1Ll), ápice del lóbulo medio del edeago con reborde angosto (Fig. 5Ba) y ápice de la parte esclerosada de la lámina ventral del ovipositor aguzada (Fig. 5Gh).

### Grupo *maculatum*

Las proposiciones de parentesco filogenético de las especies de este grupo se presentan en el cladograma 4, que se basa en las apomorfias de la Tabla 4. Confirmando lo revelado por el estudio morfológico de las especies (Solervicens, 1986) que postula el probable carácter sinónimo entre *maculatum-pallens* y *multinotatum semiprasinum*, en el análisis filogenético dichos taxa tampoco se separan por lo que se les trata juntos en el cladograma.

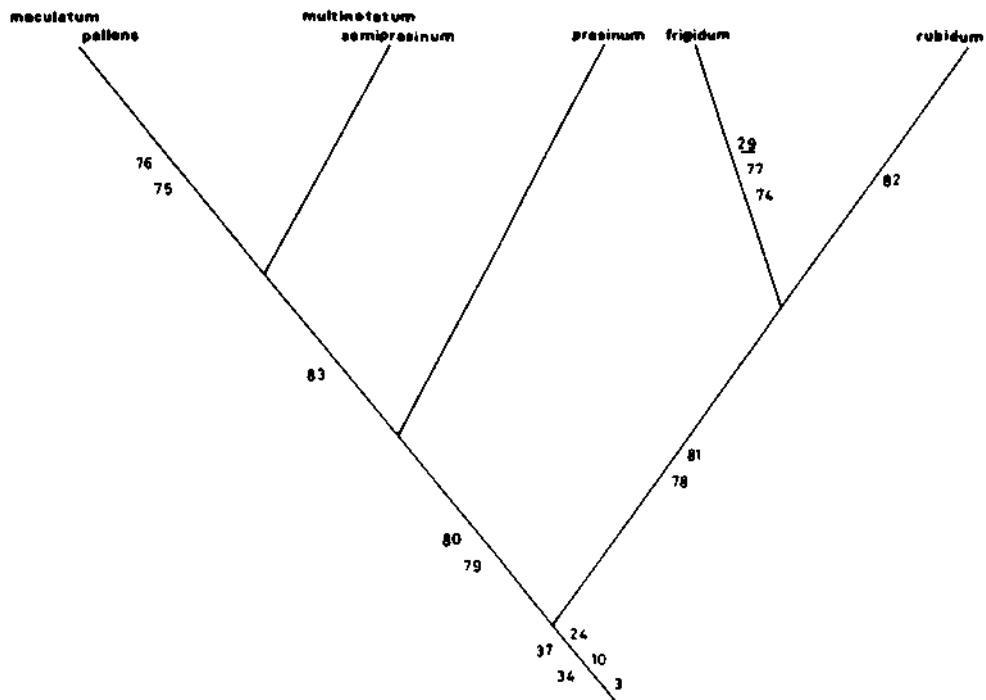
Tabla 4

#### SINAPOMORFIAS DE LAS ESPECIES

(Entre paréntesis estado plesiomórfico del carácter).

- 74 Borde externo mandíbula con escotadura (convexo).
- 75 Promontorios pronotales bien marcados, los laterales forman reborde longitudinal fuerte (promontorios poco marcados, reborde lateral débil o ausente).
- 76 Relación largo/ancho pronoto mayor (menor).
- 77 Borde distal último tergo abdomen machos fuertemente escotado en V (no escotado).
- 78 Apice parámetros edeago curvo y con espina (Fig. 3H) (ápice recto o subrecto y con reborde anguloso ventral).
- 79 Garfios del lóbulo medio edeago de diferente longitud (Fig. 3G) (iguales o subiguales).
- 80 Esclerificación lámina ventral ovipositor dividida en el ápice (Fig. 3Fk) (esclerificación no dividida).
- 29 Lámina ventral ovipositor con esclerificación ancha (angosta).
- 81 Esclerificación ápice lámina dorsal ovipositor presente (ausente).
- 82 Semicírculo oscuro del élitro fragmentado o prolongado en banda longitudinal (semicírculo entero y no prolongado en banda longitudinal).
- 83 Presente en formaciones de matorral xérico y esclerófilo (presente en ambientes de bosque valdiviano).

La monofilia del grupo está avalada por 5 sinapomorfias enumeradas en Tabla 1 y ya comentadas. Tras la primera dicotomía una de las especies hermanas diferencia el ápice de los parámetros que se curva y constituye una espina terminal (Fig. 3H) y al mismo tiempo se produce esclerificación del ápice de la lámina dorsal del ovipositor. En esta condición la especie vuelve a dividirse generando a *rubidum*, caracterizada por una autapomorfía: semicírculo oscuro del élitro fragmentado o prolongado en banda longitudinal. En su especie hermana, *frigidum*, se modifica el borde externo de la mandíbula que desarrolla una escotadura, carácter único en el género y grupo externo, el borde distal del último tergo de los machos, fuertemente esco-



Cladograma 4. De especies del grupo maculatum. El número subrayado corresponde a una homoplasia con igual carácter del cladograma 3. No se encontraron apomorfías para *prasinum* y *multinotatum* - *semiprasinum*.

tado en V, situación que se presenta en forma similar en especies del grupo *eburneocinctum* y que parece surgir independientemente, y la esclerificación de la lámina ventral del ovipositor que se amplía de modo semejante a *fulvipes*, situación ya analizada

La especie hermana del ancestro de *frigidum* y *rubidum* desarrolla garfios del lóbulo medio del edeago de diferente longitud y una bifurcación apical de la esclerificación de la lámina ventral del ovipositor (Fig. 3F, G). Un primer proceso de especiación separa a *prasinum*, para la cual no se encontró apomorfías, y el ancestro de las restantes especies que se caracteriza por modificar su hábitat inicial al ocupar formaciones de matorral xérico y esclerófilo. Este ancestro se divide una vez más y genera *multinotatum-semiprasinum*, que conserva sus caracteres originales, y *maculatum-pallens* en la cual se acentúan los promontorios pronotales y se forma un reborde lateral, además de modificarse la relación largo/ancho del pronoto por predominio del primer parámetro.

## BIOGEOGRAFIA

Los datos sobre la repartición alopátrica de una

especie o grupo de especies pueden ser explicados por dispersión o vicarianza. Las hipótesis de dispersión suponen procesos azarosos, por lo cual no pueden ser falseadas, en tanto que las vicariantes presentan dicha posibilidad (Rosen, 1978).

Un aporte fundamental de las modernas concepciones biogeográficas (vicarianza, panbiogeografía) es el haber reconocido que forma, tiempo y espacio constituyen un todo. Es decir, la estructura evoluciona en el tiempo y en relación a un espacio determinado (Croizat, 1980). Según esto, las modificaciones que afectan al espacio repercuten sobre la biota que lo habita, lográndose congruencia en la repartición de animales y plantas de una región. Estos patrones congruentes de distribución sugieren que sus componentes están ligados históricamente entre sí y con los eventos geográficos experimentados por el área (Rosen, 1978)

El método biogeográfico vicariante intenta relacionar los nexos filogenéticos de las especies, sus áreas de congruencia y fenómenos geológicos, geográficos o climáticos que afectaron dichas áreas. Es decir, si se acepta que la cladogénesis está relacionada con la historia de la

tierra, se debería esperar que la secuencia de cambios geológicos y geográficos de un área (eventos vicariantes) muestren correspondencia con la posición relativa de los taxa en un cladograma y con sus disyunciones geográficas (Rosen, 1978).

Con este propósito, en primer lugar se trata de averiguar si el patrón alopátrico de dispersión de un grupo monofilético es único o corresponde a un patrón general de interrelaciones de área (Platnick y Nelson, 1978), lo que se consigue comparando la distribución de varios grupos monofiléticos en busca de áreas endémicas congruentes. Previamente es necesario reconocer las áreas de endemismo de las especies, numerarlas y analizarlas en relación a las interrelaciones que manifiestan con sus respectivas faunas. (Wiley, 1981).

Para esto el nombre de una especie en el cladograma filogenético es reemplazado por el número del área que ocupa, lográndose así un cladograma de área (Rosen, 1978; Wiley, 1981). Más tarde, se comparan los cladogramas de áreas de las distintas especies en busca de zonas de congruencia. Tomando en consideración sólo estas zonas de congruencia se elabora un cladograma de área reducido, el que representa los factores comunes que actuaron sobre las distintas especies determinando una misma historia evolutiva (Rosen, 1978; Wiley, 1981).

La importancia del cladograma de área reducido reside no tanto en el hecho de que los grupos en consideración compartan las mismas áreas sino en que ellos incluyen las mismas áreas en la misma secuencia cladística (Rosen, 1978).

Es preciso tener presente que el agrupamiento de áreas se efectúa mediante las interrelaciones de los taxa endémicos, esto es, en base a sus homologías de forma (sinapomorfías) (Craw, 1983; Craw y Weston, 1984).

El paso siguiente es elaborar un *cladograma geográfico* en que se establece la secuencia de eventos geológicos y geográficos que afectaron al área (Platnick y Nelson, 1978). Si hay correspondencia entre el cladograma geográfico con el de área, se puede inferir que las causas asociadas al cladograma geográfico también provocaron la secuencia vicariante de la hipótesis filogenética (Wiley, 1981).

En resumen, las condiciones requeridas para un estudio biogeográfico vicariante incluyen análisis filogenéticos de grupos de especies o

géneros, distribución alopátrica de las especies y antecedentes sobre la historia geográfica del área. Además, para efecto de su verificación, las hipótesis biogeográficas deben comprender un número de especies y áreas involucradas igual o superior a tres (Platnick y Nelson, 1978). Las especies del género *Eurymetopum* cumplen en gran parte con estos requisitos por lo que se ha abordado su estudio biogeográfico.

Las especies no asignadas a grupos tienen distribución simpátrica en la zona sur del país, en el ámbito del bosque valdiviano, excepción hecha de *maculipes*, presente en la parte central del territorio. La acentuada simpatría de los elementos valdivianos (Fig. 6A y B) no permite abordar un estudio sobre su repartición, ya que en términos de biogeografía vicariante, simpatría implica dispersión, y las hipótesis de dispersión no pueden ser verificadas. Los grupos de especies, por el contrario, tienen distribución en gran parte alopátrica y sobrepasan los requerimientos de la hipótesis biogeográfica básica de 3 taxa y 3 áreas (Platnick y Nelson, 1978).

Tratándose de 3 grupos de especies que ocupan un mismo territorio es posible verificar si el patrón alopátrico de dispersión de un grupo es único o congruente con los restantes, constituyendo un patrón general. Como se ha señalado, la primera tarea es establecer las áreas de endemismo de las especies de cada grupo, para lo cual se toma como base su repartición actual conocida.

Es necesario destacar que los taxa *maculatum - pallens*, *multinotatum-semiprasinum* y *modestum - testaceimembris*, han sido tratados como probables sinónimos en un estudio taxonómico previo (Solervicens, 1986), situación corroborada en el presente análisis filogenético. Desde el punto de vista biogeográfico tampoco es posible separar adecuadamente a dichos taxa, por cuanto se trata de elementos muy próximos entre sí, morfológicamente casi indiferenciables y altamente simpátricos, para los cuales se esperaría, por vicarianza, una distribución alopátrica. Por esto, en adelante, se hará referencia sólo a los taxa que tienen prioridad nomenclatural: *maculatum*, *semiprasinum* y *modestum*. Tampoco se incluye en el análisis a *E. gayi* por su probable carácter sinónimo.

Por otra parte, los cladogramas de área que se presentan más adelante, incluyen dos nuevas especies, no consideradas en el análisis filoge-



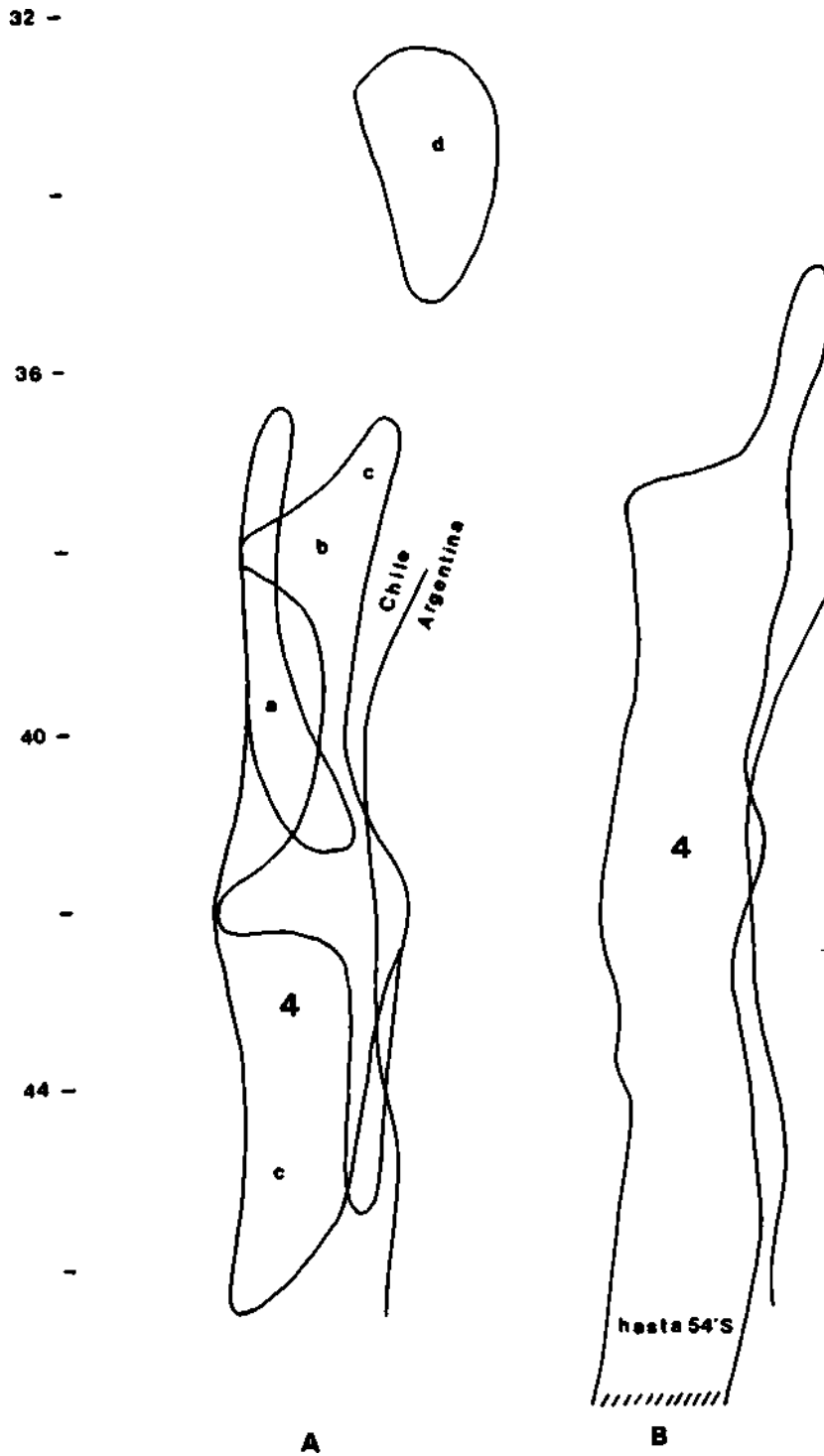


Figura 6A y B: Distribución de las especies de *Eurymetopum* no asignadas a grupos. Todas las especies, salvo *maculipes*, ocupan al área 4. A: a: *E. vittula*, b: *E. iridescens*, c: *E. parallelum*, d: *E. maculipes*; B: *E. fulvipes*.

nético, pero necesarias para apoyar el estudio de distribución, cuyas relaciones se establecen al interior de los grupos *eburneocinctum* y *maculatum*. Finalmente, en el grupo *modestum* se ha omitido la información relativa a *obscurum*, la especie más plesiomorfa del grupo, por su simpatria con *viride* y la consiguiente imposibilidad de interpretación biogeográfica por vicarianza.

#### Áreas de distribución

Las áreas de distribución y endemismo reconocidas se aprecian en figuras 7 a 9. Se distingue netamente el área 4 que se ubica hacia la parte meridional de la distribución del género (37 a 42° Sur, aproximadamente), la cual puede presentar proyecciones hacia el norte por la cordillera andina o por la costa y está caracterizada vegetacionalmente por el bosque valdiviano (bosque con *Nothofagus*). En esta área ocurren dos especies del grupo *modestum*, una de *prasinum* y dos de *eburneocinctum*, así como 4 de las especies no asignadas a grupos y, secundariamente, otros taxa, lo que determina una amplia simpatria, situación que será discutida más adelante (Figuras 6, 7A, 8A y 9A).

El área 2, ocupada por *brevevittatum* (Figura 8A) representa un sector septentrional del área 4, pero se ha reconocido como tal por cuanto el análisis filogenético muestra un aislamiento previo de esta especie en un fenómeno vicariante exclusivo. Otro sector claramente diferenciable es el 5 ubicado en la costa de la IV y V regiones (alrededor de 30 y 33° sur), que contiene representantes de los 3 grupos de especies (Figuras 7A, 8A y 9A). También se reconoce con facilidad el sector 9 que comprende el llano central al norte del río Bío-Bío, la correspondiente precordillera andina y costera, la zona de la costa central y el norte chico (aproximadamente entre 30 y 37° sur) en donde ocurren representantes de los grupos *maculatum* y *modestum* (Figuras 7A y 9A).

En la zona central del país se han desarrollado 2 pequeñas áreas de endemismo (sectores 6 y 7, Figura 7A), ocupados por igual número de especies del grupo *modestum*. El área 6, en donde se encuentra *breve*, incluye localidades de Valparaíso y Santiago; el área 7, en que habita *inermis*, presenta dos sectores disyuntos en las provincias de Quillota y Colchagua.

Finalmente, 7 especies se ubican en las cordilleras andina y costera, mostrando diversos grados de penetración en las áreas 4 y 9. Con el auxilio del estudio filogenético se ha distinguido en la zona cordillerana dos regiones distintas: una que se ha denominado Cordillera de altura y otra Precordillera. La primera (áreas 1 y 3, Fig. 8B y 9B) se caracteriza por la presencia de bosques caducifolios de *Nothofagus* (*N. pumilio*, lenga; *N. antarctica*, ñirre, ambas en el sur y *N. obliqua*, roble, en el norte), los cuales soportan una cubierta de nieve invernal. Las cuatro especies que habitan esta área son dos parejas de especies hermanas de los grupos *maculatum* y *eburneocinctum*. Ellas habrían desarrollado originalmente una asociación estricta a dichas formaciones forestales, como aún la presenta hoy día *bispinosum* y *rubidum*, aunque esta última con algunas excepciones. De las otras dos especies presentes en el sector, *frigidum* aún conserva su relación original a la vegetación, pero está presente también en bosques húmedos de Chile central y sur, mientras que los escasos datos relativos a *semirufum* la hacen aparecer en formaciones de matorral xérico, situación aparentemente secundaria. Esta zona cordillerana de altura se fragmentó, diferenciándose poblaciones australes y septentrionales como aún lo muestran *semirufum* y *bispinosum* (Figura 8B), cuyas áreas se han denominado 1 y 3, respectivamente. Sin embargo, como actualmente es posible reconocer gran superposición entre ambos sectores, lo cual es muy manifiesto entre las especies hermanas *frigidum* y *rubidum* (Figura 9B), esta zona se ha denominado por la sumatoria de sus partes (1 + 3).

La segunda región, llamada Precordillera (área 8, Figuras 7B, 8A y 9A), corresponde a sectores más bajos en que las formaciones vegetacionales están constituidas por matorrales. Un representante de cada grupo de especies ocupa esta zona cuya área inicial se estima como la precordillera de Chile central entre 33 y 37° sur aproximadamente, por cuanto el grupo hermano de dos de las especies precordilleranas se encuentra en el llano central a estas latitudes, alcanzando incluso más al norte (30° sur). Considerando que actualmente las especies de la precordillera se extienden más al sur, pasando incluso a territorio argentino en la vertiente oriental de los Andes, es evidente que han experimentado dispersión. Por otra parte, el he-

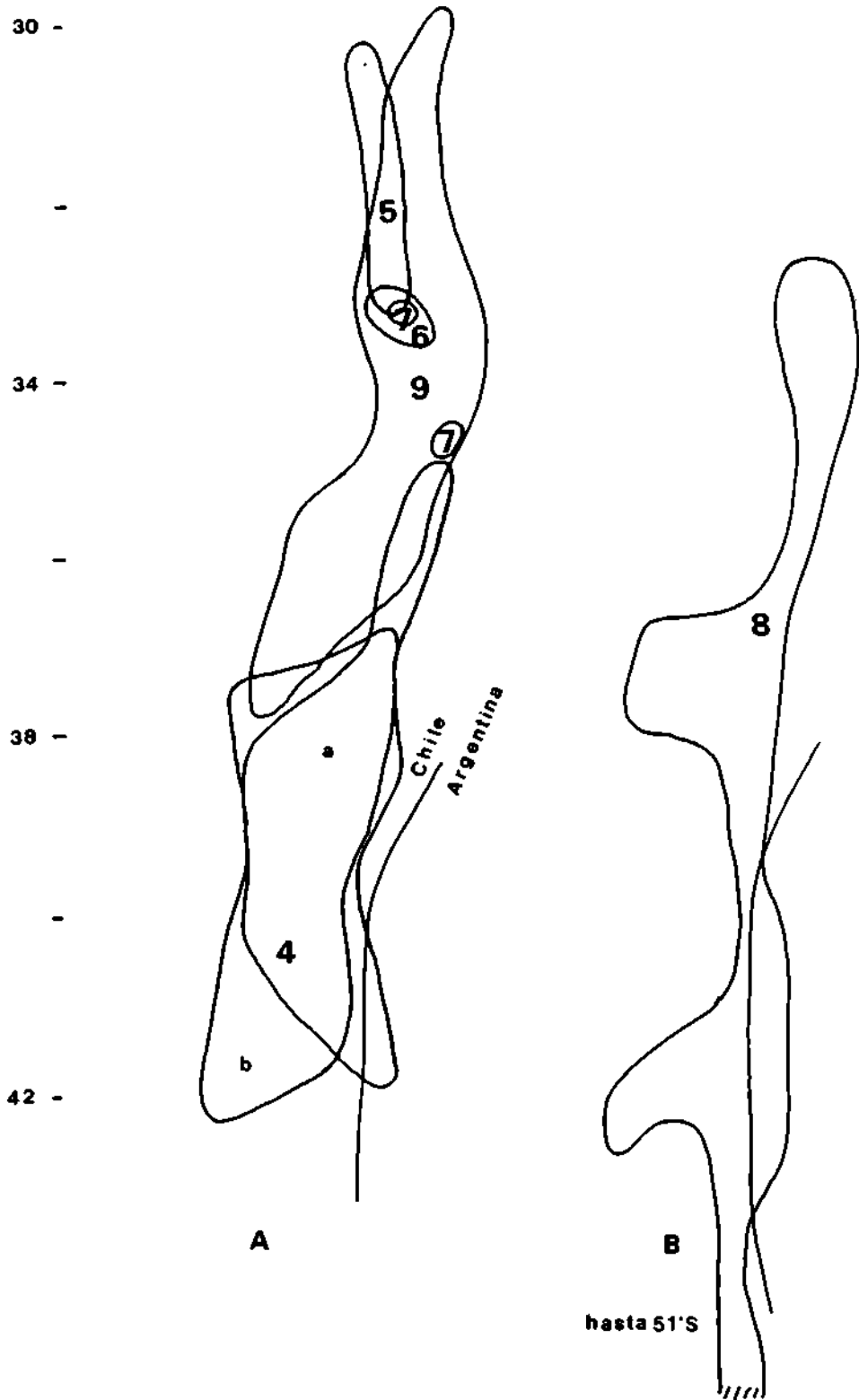


Figura 7A y B. Distribución de las especies del grupo *modestum*. A: 4a: *E. obscurum*, 4b: *E. viride*, 5: *E. penai*, 6: *E. breve*, 7: *E. inerme*, 9: *E. longulum*, B8: *E. modestum*.

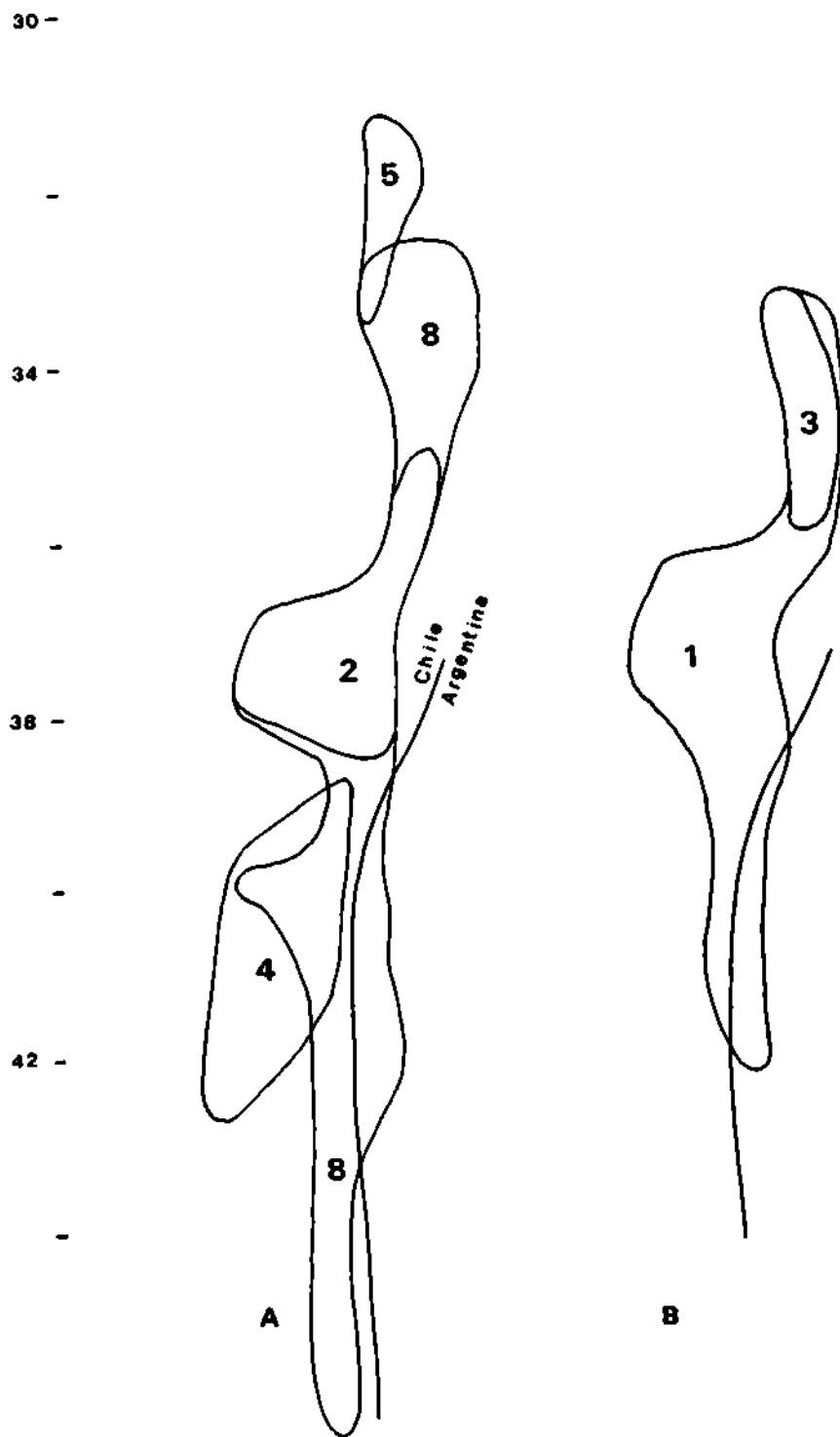


Figura 8A y B. Distribución de las especies del grupo *eburneocinctum*. A: 4: *E. proteus*, 2: *E. brevevittatum*, 5: nov. sp., 8: *E. eburneocinctum*, B1: *E. semirufum*, 3: *E. bispinosum*.

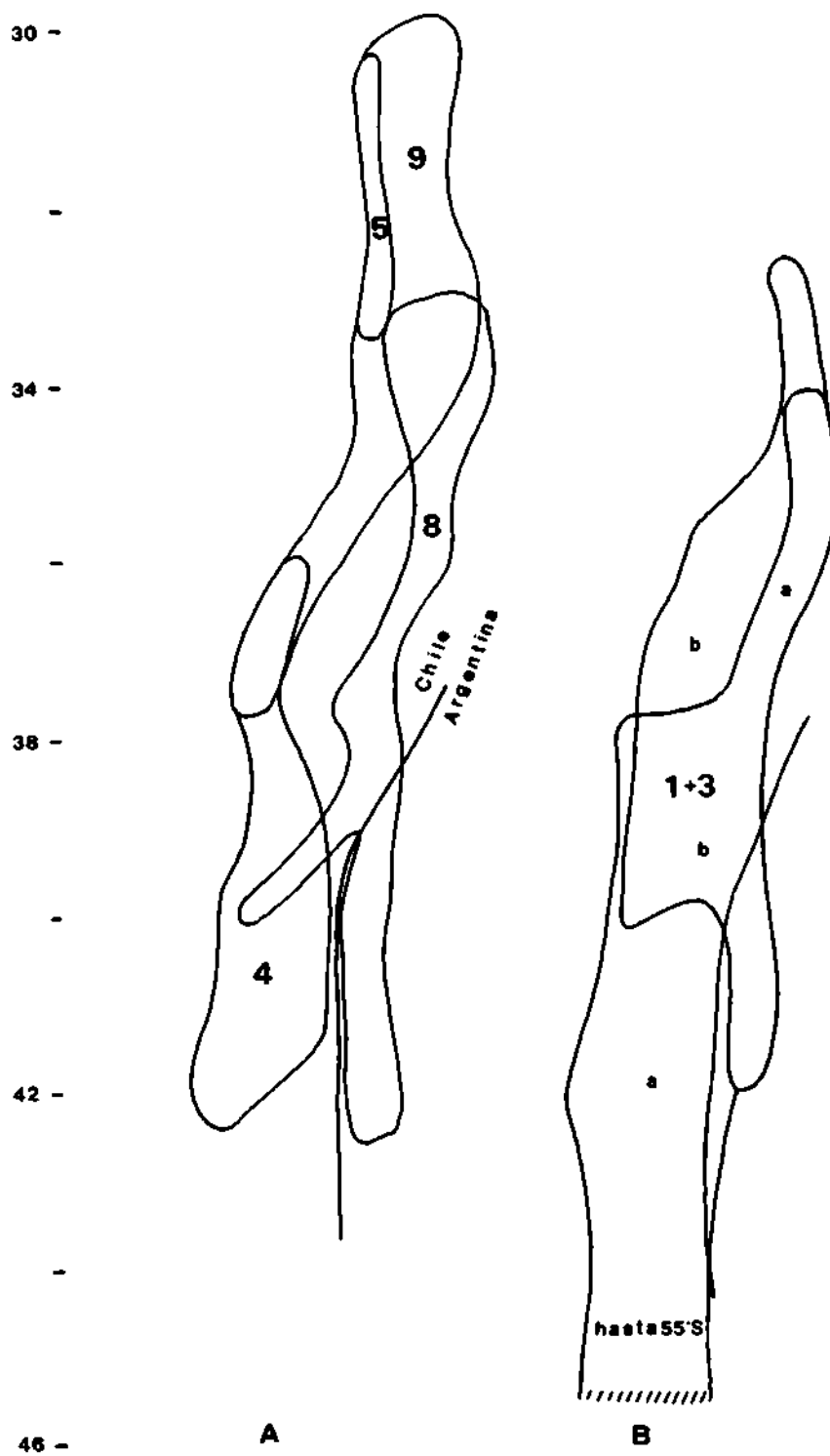


Figura 9A y B. Distribución de las especies del grupo *maculatum*. A: 4: *E. prasinum*, 5: nov. sp., 8: *E. semiprasinum*, 9: *E. maculatum*, B: 1+3a: *E. rubidum*, 1+3 b: *E. frigidum*.

cho de que las especies de esta área penetren escasamente en el bosque valdiviano y tiendan a prolongar su distribución por el sector oriental de los Andes, más seco, está en relación con su supuesto origen en la zona precordillerana central. En la parte norte del área 8 las especies se encuentran también en la cordillera costera de la V y VI regiones.

#### Cladogramas de áreas

En la etapa siguiente del análisis biogeográfico se compara las áreas de endemismo de los diferentes grupos de especies para reconocer zonas de congruencia, lo cual se efectúa mediante los cladogramas de áreas, construidos reemplazando en los cladogramas filogenéticos el nombre de cada especie por el número del área que ocupa. En la figura 10A, B y C se presentan dichos cladogramas; es posible distinguir tres situaciones distintas: áreas compartidas por los 3 grupos, áreas comunes sólo a 2 y áreas exclusivas de 1 especie.

Las áreas de endemismo comunes a los 3

grupos de especies son las 4 y 5 que corresponden a la región valdiviana y a la costa de Chile central y norte chico. Los grupos *eburneocinctum* y *maculatum* comparten el área 1 + 3 de cordillera de altura, mientras que los grupos *modestum* y *maculatum* presentan separación en las áreas 9 y 8, de llano central y precordillera central, respectivamente, lo cual no se produce en el grupo *eburneocinctum*. Al respecto es preciso destacar que si bien la especie *eburneocinctum* ocupa particularmente el área 8, al norte de su repartición se encuentra también en sectores del área 9, situación que se ha expresado en el cladograma de área respectivo. Los casos particulares están dados por el área 2 de *brevevittatum* y las áreas 7 y 6 de *inermis* y *breve*, respectivamente.

El cladograma de área reducido (Fig. 10D), en que se han eliminado los endemismos exclusivos, pone de manifiesto las áreas comunes a la mayor parte de las especies y, lo que es más importante, revela que las áreas comunes están ordenadas en la misma secuencia cladística en todos los grupos. Esto significa que las con-

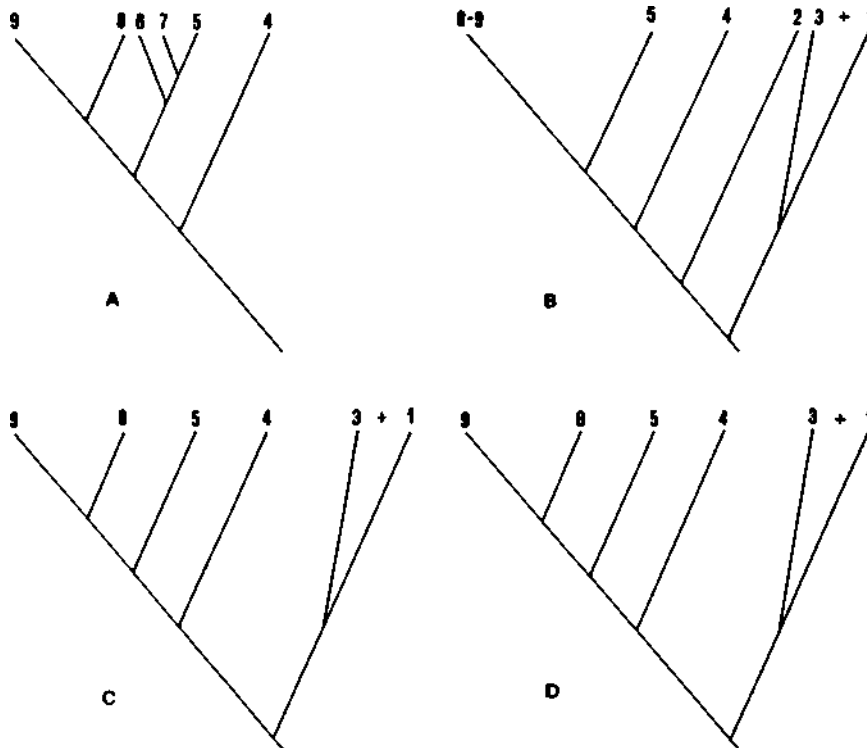


Figura 10. Cladogramas de área. A: grupo *modestum*; B: grupo *eburneocinctum*; C: grupo *maculatum*; D: cladograma de área reducido.

gruencias observadas se deben a factores de aislamiento que han actuado en cierto momento sobre los tres grupos simultáneamente (eventos vicariantes), determinando su diferenciación (cladogénesis), es decir, los tres grupos monofiléticos tienen básicamente una misma historia evolutiva.

La secuencia de eventos vicariantes se representa en la figura 11. El área total equivale a la repartición actual del género hasta el paralelo 42 S, aproximadamente; a su izquierda se construye el cladograma de área de cada grupo de especies. La primera fragmentación del área original separó las poblaciones de cordillera de altura (área 1) de las de valle y precordillera, situación que afectó a los ancestros de los grupos *maculatum* y *eburneocinctum*, pero que fue indiferente para el de *modestum*. Al respecto es preciso recordar los planteamientos de Rosen (1978) de que no todos los componentes de la biota necesitan responder a una determinada barrera o evento vicariante. Las especies que allí se diferenciaron, como se ha señalado, habrían desarrollado originalmente una asociación estricta a las formaciones de bosques deciduos de *Nothofagus*. El segundo evento vicariante es propio del grupo *eburneocinctum* y significó el aislamiento del área 2, en que se especió *brevevittatum*, en la región sur del país. Más tarde se constituyó una barrera transversal, probablemente a la latitud del río Bío-Bío, que comprometió toda la amplitud del territorio segregando poblaciones australes y septentrionales. En el valle, precordillera y costa del sur se aísla el área 4 o del bosque valdiviano, en que se diferencia 1 especie por cada grupo, mientras que al norte queda un área que volverá a dividirse. La cordillera de altura experimentó igualmente esta barrera que separó el área 1 en 1 y 3, provocando la diferenciación de la especie ancestral de cada uno de los 2 grupos que la ocupan.

La zona del valle, precordillera y costa del centro y el norte chico del país sufren una fragmentación en la zona costera (área 5) donde se aisló poblaciones de los 3 grupos de especies, que habitaban los bosques húmedos costeros postulados para dicha área (Troncoso *et al.*, 1980). La asociación a dichas formaciones vegetacionales es aún manifiesta por las especies que allí se diferenciaron. La nueva especie del grupo *eburneocinctum*, por ejemplo, tiene pobla-

ciones muy abundantes en bosques de pantano en Illapel, El Nague y Quintero, en cambio en los sectores intermedios entre estos manchones boscosos, ocupados por matorrales, se encuentran esporádicamente individuos aislados de la especie. La misma asociación presenta la nueva especie del grupo *maculatum*. Por su parte, *penai*, parece tener preferencias por los bosques de neblina de Fray Jorge y Talinay, aunque se encuentra también en los sectores intermedios dominados por el matorral costero.

El último evento vicariante separó las poblaciones del valle central al norte del Bío-Bío (área 9) de sus respectivas poblaciones precordilleranas (área 8). Los grupos *maculatum* y *modestum* presentan especies hermanas ubicadas en estos dos sectores, mientras que *eburneocinctum* no responde a esta barrera y por lo tanto no se diferencia.

#### *Eventos vicariantes*

Aunque no es posible establecer en este momento un cladograma geográfico, en que se determine la secuencia exacta de eventos geológicos, geográficos y climáticos que actuaron en el territorio, se puede señalar que el período de glaciaciones pleistocénicas tuvo un papel preponderante en la diferenciación de la biota chilena al establecer barreras geográficas y producir modificaciones climáticas caracterizadas por incremento o disminución de precipitaciones y temperaturas. Varios autores señalan la extensión de los glaciares y las fluctuaciones climáticas durante este período (Varela, 1976; Simpson, 1979; Heusser, 1983 y Mercer, 1983) mientras que otros (Simpson, 1979, 1983; Heusser, 1983; Troncoso *et al.*, 1980; Villagrán y Armesto, 1980) se refieren a la influencia de dichos factores sobre la biota, lo que significó migración, aislamiento o extinción.

A base de estos antecedentes se puede plantear los siguientes eventos vicariantes: la segregación de poblaciones de cordillera de altura que lleva a la distinción del área 1, podría entenderse por aislamiento, a causa de glaciaciones, de sectores boscosos cordilleranos que no habrían quedado afectados por el hielo, lo que favorecería la diferenciación de sus poblaciones. Al modificarse las condiciones climáticas, las nuevas especies habrían tenido oportunidad de ampliar su rango de distribución. Este modo

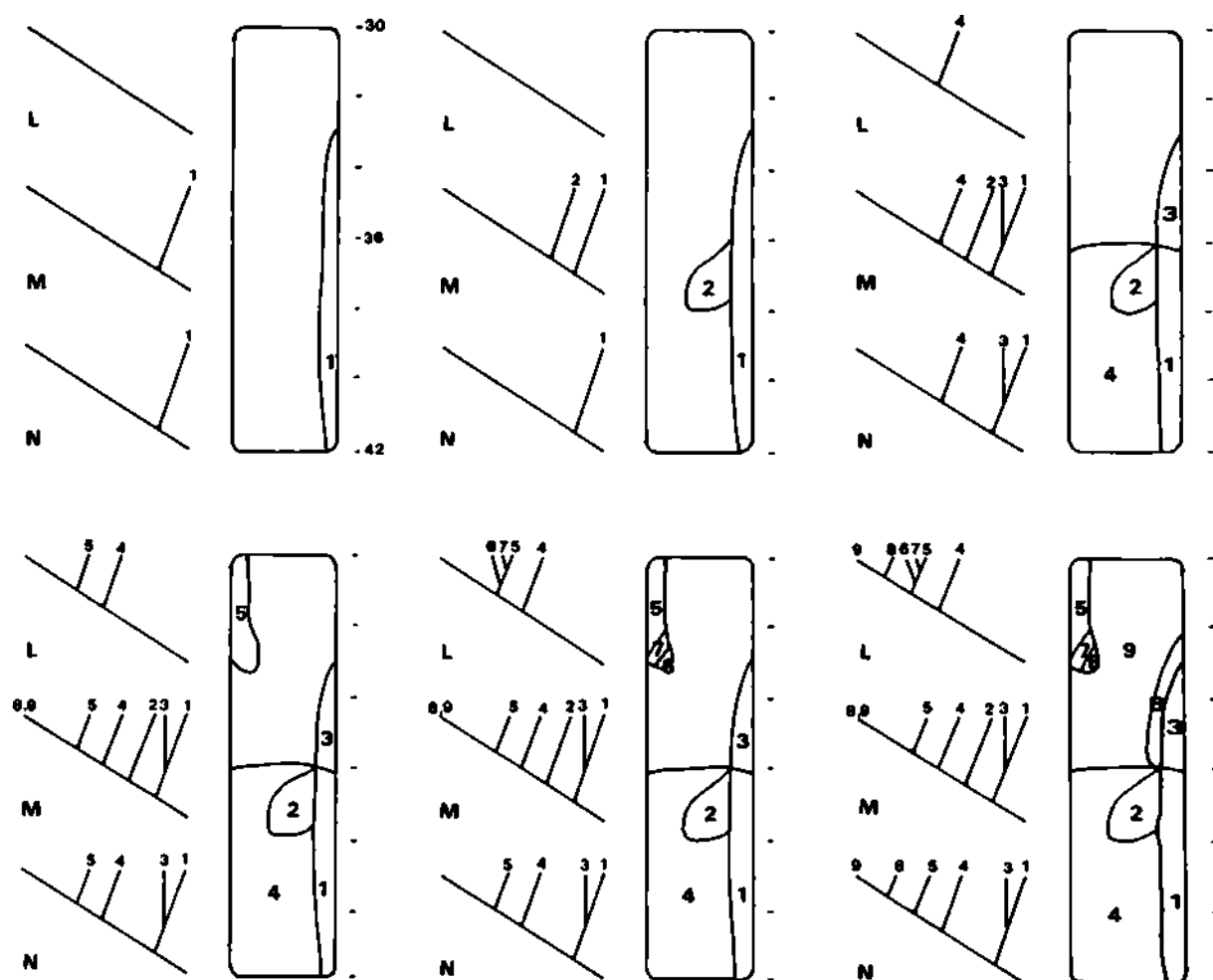


Figura 11. Secuencia de eventos vicariantes y especiación del género *Eurymetopum*. L: grupo *modestum*; M: grupo *eburneocinctum*; N: grupo *maculatum*. La numeración de las áreas corresponde a la de las figuras 6-9. Se ha representado sólo el sector entre el límite norte de repartición del género (aproximadamente paralelo 30°S) y el paralelo 42°S, puesto que el resto estuvo cubierto por hielos durante el último avance glacial.

de especiación ha sido formulado en Chile para lagartijas (Fuentes y Yaksic, 1979).

Otro evento vicariante de importancia es el que divide transversalmente el territorio. Simpson (1979) postula una "barrera Bío-Bío" señalando que constituye una "barrera moderna y glacial para la dispersión norte-sur a causa del cambio climático a esta latitud, la presencia del río mismo y del hielo glacial que siguió el curso del río". La distribución de muchas especies coincide con esta barrera que deja al sur la zona valdiviana (área 4) rica en endemismos. Este fenómeno explica la separación de las áreas 4 y 1 con respecto a las ubicadas al norte de ellas.

La separación de las restantes áreas de endemismo parece producto de los cambios climáticos del pleistoceno que determinaron la formación de aislados. Un análisis de la distribución de algunas especies muestra este proceso en marcha. En el grupo *eburneocinctum*, *bispinosum* es una especie con estricta asociación a bosques de *Nothofagus* en Chile central. La aridificación manifestada por el clima actual, ha restringido en la cordillera costera la distribución de dichos bosques a los sectores altos que presentan exposición sur. El carácter estenoico de *bispinosum* que no le permite colonizar otro tipo de ambiente, ha determinado que sus poblacio-



nes se encuentren hoy día al menos en 3 áreas disyuntas (sector Cerro La Campana-Vizcachas, Cerro Cantillana y Cordillera de los Andes entre San Fernando y Talca), las cuales muestran ya cierto grado de diferenciación (Solervicens, 1980).

Un caso similar se observa en la nueva especie del grupo *eburneocinctum* del área 5 que, como se ha señalado, tiene poblaciones abundantes en bosques de pantano del norte chico y zona central, mientras que en las zonas intermedias caracterizadas por matorrales, sólo existen individuos aislados. Los escasos ejemplares de las zonas intermedias deben mantener un flujo genético débil entre las grandes poblaciones, ya que éstas han desarrollado cierto grado de diferenciación cromática entre sí. De acentuarse la aridez es probable que dicho flujo se interrumpa, favoreciendo la diferenciación de los grandes núcleos poblacionales. La situación de *penai*, que habita también el área 5, parece tener características similares.

Estos ejemplos se refieren a eventos recientes, holocénicos, que tienden a producir o ya han logrado aislamiento de poblaciones de diversas especies. El mismo mecanismo debió actuar en el pasado; así se habrían diferenciado, por ejemplo, *breve* e *inermis*, probablemente en la zona costera y cordillera de la costa de la V Región. La diversidad de ambientes que se encuentra hoy día en la cordillera de la costa central, en espacios reducidos y próximos entre sí (bosques de robles, estepa andina, matorral xerófilo, bosques esclerófilos, bosques higrófilos, etc.) dependiendo de la exposición o la altura, permite entender cómo pudieron desarrollarse zonas de refugio a causa del cambio climático. Un análisis de la fauna, especialmente higrófila, permite reconocer numerosos endemismos en la cadena montañosa costera, particularmente en la cima de las montañas o en pequeños valles, que tienen una fisonomía faunística "insular" (di Castri, 1968). Las líneas filéticas se habrían fragmentado en esta zona a causa de la heterogeneidad de su estructura y los cambios climáticos; fenómenos de especiación se habrían visto acelerados por el aislamiento en pequeñas poblaciones (di Castri, 1968).

En términos generales se puede decir que el fenómeno climático caracterizado por la tendencia a la aridez promovería la segregación

espacial de poblaciones o especies propias de ambientes húmedos (Villagrán y Armesto, 1980; Troncoso *et al.*, 1980) en tanto que favorecería la dispersión de elementos más xéricos.

#### Dispersión

El patrón vicariante de distribución resultante de la especiación alopátrica puede ser objeto de alteración posterior (expansión, contracción, desplazamiento del área de repartición original o incluso extinción) a causa de los cambios geográficos, climáticos u otros (eventos epigenerativos de Rosen, 1978).

Parece ser que en el caso de las especies que se analizan, las mismas fluctuaciones climáticas glaciales que indujeron la especiación, afectaron más tarde a los nuevos taxa alterando su repartición inicial y creando diversos grados de simpatria. Tal es el caso de las especies hermanas *frigidum* y *rubidum* (Fig. 9B) que presentan amplia y mutua sobreposición, además de extenderse fuera del área cordillerana original o hacia latitudes mayores (*rubidum*). Situación similar presentan *bispinosum* y *semirufum* (Fig. 8B), aunque la primera parece haber conservado su distribución inicial así como su asociación a los hábitats de altura.

Estas extensas superposiciones de áreas de especies hermanas podrían indicar un proceso de aislamiento y diferenciación relativamente antiguo que ha dejado tiempo a la dispersión. Confirmaría este planteamiento la posición que ocupa en la secuencia de eventos vicariantes (Fig. 11) el fenómeno que aísla estas regiones (barrera Bío-Bío). No ocurre lo mismo entre las especies del valle, separadas simultáneamente con las cordilleranas, porque aquí se establece una acentuada y persistente barrera climática entre poblaciones australes y septentrionales, en contraste con la mayor uniformidad del hábitat cordillerano, la cual ha sido sobrepasada sólo moderadamente por la costa y la precordillera andina.

Por el contrario, fenómenos vicariantes recientes presentan sólo leves zonas de simpatria en las áreas limítrofes, como es el caso de *maculatum* - *semiprasinum* y *modestum* - *longulum*.

La distribución de especies en la vertiente oriental de la cordillera andina (Neuquén a Chubut) parece ser también un fenómeno reciente de dispersión, producto de la aridifica-

ción de holoceno, que ha permitido que especies con exigencias más xéricas extiendan su rango hacia el sur gracias a los menores aportes hídricos de ese lado de la cordillera y al incremento estival de la temperatura, evitando así la barrera climática impuesta por el bosque valdiviano. Esta región transandina argentina es la continuación natural de la región oceánica trasandina definida por di Castri (1968) para territorios chilenos ubicados más al sur. La característica climática de la zona es la aparición de la aridez determinada principalmente por el incremento de temperatura en primavera y verano, mientras que desde el punto de vista vegetacional se observan bosques de transición del tipo valdiviano, aunque menos higrófilos, los cuales se degradan rápidamente en la estepa patagónica, conservando, en lugares protegidos, zonas de matorral. Especies de las áreas 3 y 8, ubicadas en zonas cordilleranas al norte del río Bío-Bío (*semiprasinum*, *eburneocinctum*, *modestum*, *frigidum*) (Fig. 7B, 8A, 9A y 9B) habrían extendido su repartición de esta manera, agregándose a aquellas propias de dicha región (*rubidum*, *semirufum*, *obscurum*, *parallelum*, *fulvipes*, *iridescens*) (Fig. 6A y B, 7A, 8B y 9B).

Este paso hacia el este se verifica en la cordillera de Malleco y parece funcionar también en sentido opuesto aportando fauna patagónica a las cordilleras centrales.

Otro fenómeno de dispersión muy evidente es el experimentado por las especies que ocupan la región austral del territorio, al sur del paralelo 43 que estuvo totalmente cubierta por hielo durante el último avance glacial (15.000-14.500 BP.), al cual siguió una rápida e ininterrumpida deglaciación (Mercer, 1983). Características de esta zona son *rubidum*, *modestum*, *fulvipes* y *parallelum*, las cuales han alcanzado latitudes entre 46 y 55° sur (Fig. 6B, 7B y 9B).

En resumen, el esquema alopatrico original ha sido modificado por dispersión hasta lograr la configuración actual de distribución de las especies.

#### *Especies no asignadas a grupos*

Hasta este momento se ha considerado sólo la situación biogeográfica de los 3 grupos de especies del género, por la posibilidad que ellos ofrecen de realizar un análisis por vicarianza. Persiste, sin embargo, el problema de distribu-

ción de los restantes componentes de *Eurymetopum* y aunque no es posible intentar una interpretación biogeográfica, resulta interesante destacar algunos hechos en comparación con la situación de los tres grupos de especies:

1. — En cuanto a distribución, todas las especies no asignadas a grupo, salvo *maculipes*, son endémicas de la región valdiviana (área 4).
  - Los grupos de especies tienen representantes en la región valdiviana, pero presentan además una fuerte diversificación en Chile central y norte chico.
2. — Las especies de la región valdiviana son altamente simpátricas.
  - La repartición de las especies de los grupos muestra patrones de distribución en gran parte alopatricos.
3. — Los elementos valdivianos no asignados a grupo e incluso ciertas especies de los grupos que habitan esta región (*prasinum* y *obscurum*) son más plesiomórficos.
  - Los taxa de los grupos de especies manifiestan en general mayor apomorfía.
4. — Las especies no asignadas a grupo, a pesar de su condición más plesiomorfa, son fácilmente diferenciables.
  - La distinción de especies al interior de los grupos ofrece dificultades en algunos casos.

Estas consideraciones permiten plantear que:

- La selva tipo valdiviano parece haber sido el hábitat original del género, el cual, secundariamente, habría ocupado ambientes méxicos y xéricos.
- La acentuada simpatria de los elementos valdivianos implicaría fenómenos de aislamiento y diferenciación antiguos, seguidos de procesos de dispersión.
- La condición alopatrica de las especies de los grupos representaría fenómenos evolutivos más recientes.

El primero de estos planteamientos se apoya en la simpatria y mayor distinción entre especies, presentes en los taxa de la región valdiviana, en contraposición con la alopatría y menor diferenciación entre especies de los grupos, presentes en Chile central y norte chico.

Todo lo anterior lleva a postular que la evolución del género habría experimentado dos etapas sucesivas: la primera sería precuaterna-

ria y habría determinado la especiación de los elementos más plesiomórficos del género así como de los ancestros de los tres grupos de especies (cladograma 1). Las variaciones climáticas del terciario y la elevación de la cordillera andina habrían sido los agentes determinantes de la diferenciación de las poblaciones ancestrales ubicadas en la extremidad sur de Sudamérica en ambientes dominados por bosques de *Nothofagus*, cuya presencia data según Simpson (1983) del Eoceno. Dichos agentes habrían provocado fenómenos de desplazamiento, expansión, retracción y disyunciones de las áreas ocupadas por la biota austral caracterizada por *Nothofagus*, causando finalmente su diferenciación, simpatria y distribución actuales.

La segunda etapa habría sido cuaternaria donde el agente fundamental de especiación de la biota son las modificaciones geográficas y climáticas causadas por los diferentes periodos glaciales. Los ancestros de los tres grupos de especies respondieron a estos cambios dispersándose hacia el norte y diferenciándose. Este fenómeno de reciente especiación se manifiesta a través de dificultades en la distinción de algunos elementos dentro de cada grupo de especies y en la presencia de zonas de alopatría.

Un patrón semejante de especiación ha sido planteado para la región tropical de América del Sur por Simpson (1978).

#### REFERENCIAS

- BRUNDIN, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svenska Vetensk. Handl., 4<sup>a</sup> Ser.*, 11(1), 472 págs.
- CALDER, A. 1986. Classification, relationships and distribution of the Crepidomeninae (Coleoptera: Elateridae). *Aust. J. Zool. Suppl. Ser.* 122: 1-222.
- CRACRAFT, J. 1982. Geographic differentiation, cladistics and vicariance biogeography: reconstructing the Tempo and Mode of Evolution. *Amer. Zool.* 22: 411-424.
- CRAW, R.C. 1979. Generalized tracks and dispersal in biogeography: a response to R.M. McDowall. *Syst. Zool.* 28(1): 99-107.
- CRAW, R. 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different? *Syst. Zool.* 32(4): 431-438.
- CRAW, R. y WESTON, P. 1984. Panbiogeography: a progressive research program? *Syst. Zool.* 33(1): 1-13.
- CRISCI, J. y STUESSY, T. 1980. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Syst. Botany.* 5(2): 112-135.
- CROIZAT, L. 1980. La biogeografía desde mi punto de vista. *Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, pp. 165-175.
- CROIZAT, L.; NELSON, G. y ROSEN, D.E. 1974. Centers of origin and related Concepts. *Syst. Zool.* 23(2): 265-287.
- DARLINGTON, P. 1970. A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic systematics" and antarctic biogeography. *Syst. Zool.* 19(1): 1-17.
- DAVIS, D. 1986. A new family of Monotrysiian moths from Austral South America (Lepidoptera: Palaephatidae) with a phylogenetic review of the Monotrysiia. *Smithsonian Contributions to Zoology.* 434: 1-202.
- DI CASTRI, F. 1968. Esquisse écologique du Chili. En: *Biologie de l'Amérique Australe.* 4: 7-60.
- EXIS, G. 1977. Classification, phylogeny and Zoogeography of the genus *Perilypus* (Coleoptera, Cleridae). *Smithsonian Contributions to Zoology.* 227: 1-138.
- FUENTES, E.R. y JAKSIC, F.M. 1979. Lagartijas y roedores: una explicación para su diversidad relativa en Chile. *Arch. Biol. Med. Exper.* 12: 179-190.
- HENNIG, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Eudeba, Buenos Aires. 353 págs.
- HERMAN, L. 1986. Revision of *Bledius*, part. IV. Classification of species groups phylogeny, natural history and catalogue (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 184: 1-367.
- HEUSSER, C.J. 1983. Late quaternary climates of Chile. *Sasqua International Symposium, Swaziland.*
- MADDISON, W.; DONOGHUE, M. y MADDISON, D. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33(1): 83-103.
- MERCER, J.H. 1983. Late Cenozoic glacial variations in South America south of equator. *Sasqua International Symposium, Swaziland.*
- NELSON, G. y PLATNICK, N.I. 1980. A vicariance approach to historical biogeography. *Bioscience.* 30(5): 339-343.
- PLATNICK, N. y SHADAB, M. 1976. A revision of the Mygalomorph Spider genus *Neocteniza* (Araneae, Actinopodidae). *American Museum Novitates.* 2603: 1-19.
- PLATNICK, N.I. y NELSON, G. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.* 27: 1-16.
- RAVEN, R. 1985. The spider infraorder Mygalomorphae (Araneae): cladistics and systematics. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 182: 1-180.
- ROSEN, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27(2): 159-188.
- SCHLEE, D. 1969. Henning's principle of Phylogenetic Systematics, an "intuitive, statistico-phenetic taxonomy"? *Syst. Zool.* 18(1): 127-133.
- SIMPSON, B.B. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 497-518.
- SIMPSON, B.B. 1979. Quaternary biogeography of the high Montane regions of South America. En: W.E. Duellman. Editor. *The South American herpetofauna, its origin, evolution and dispersal.* Museum of Natural History. The University of Kansas Monograph N° 7, pp. 1-485.
- SIMPSON, B.B. 1983. An historical phytogeography of the high Andean flora. *Revista Chilena de Historia Natural.* 56: 109-122.
- SOLERVICENS, J. 1980. Dos nuevas especies del género *Eurymetopum* Blanchard de la región central de Chile y consideraciones biogeográficas y evolutivas para una de ellas

- (Coleoptera - Cleridae). An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso. 13: 193-207.
- SOLERVICENS, J. 1986. Revisión taxonómica del género *Eurymetopum* Blanchard, 1844 (Coleoptera, Cleridae, Phyllobaeninae). Acta Ent. Chilena. 13: 11-120.
- TRONCOSO, A.; VILLAGRÁN, C. y MUÑOZ, M. 1980. Nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile. 37: 117-152.
- VARELA, J. 1976. Geología del cuaternario de Laguna de Tagua-Tagua (Provincia de O'Higgins). Actas Primer Congreso Geológico Chileno. Tomo 1D. pp. 81-114.
- VILLAGRÁN, C. y ARMESTO, J. 1980. Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y Zona Central con el Bosque del Sur de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile. 37: 87-101.
- VUILLEUMIER, B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science. 173: 771-779.
- WHEELER, Q. 1986. Character weighting and cladistic analysis. Syst. Zool. 35(1): 102-109.
- WHEELER, Q. 1986. Revision of the genera of Lymexylidae (Coleoptera: Cucujiformia). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 183: 113-210.
- WILEY, E.O. 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ. 64. 111 págs.
- WILEY, E.O. 1981. Phylogenetics, the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons. New York. 439 págs.