SOCIEDAD DE BIOLOGIA DE CONCEPCION
CHILE

LA FAUNA DE SUDAMERICA

ERNST J. FITTKAU

(Traducción del inglés de Alberto Larraín P.)

(Publicación Especial)

Imprenta Universidad de Concepción

1974

Dr. Jorge N. Artigas

Editor

LA FAUNA DE SUDAMERICA

POR

ERNST JOSEF FITTKAU (*)

Traducido del inglés por Alberto Larraín. Dpto de Zoología
Universidad de Concepción. 1973

El mundo animal sudamericano es extraordinariamente rico y diversificado. Cierto es que en este continente los mamíferos espectacularmente grandes de la región Afro-Asiática no tienen representantes, pero hallamos aquí una abundancia exhuberante y sin parangón de muchos otros grupos animales, como por ejemplo moluscos, insectos, peces y aves. No faltan tampoco los superlativos. El insecto más grande del mundo, el escarabajo *Titanus giganteus* vive en la jungla amazónica, en la que también se encuentran los anuros más grandes y más pequeños, la serpiente de mayor longitud, *Anaconda (Eunectes),* el roedor de mayor tamaño, el capivara o "cerdo de agua" *(Hydrochoerus),* la especie más pequeña de picaflor y en las aguas continentales, el mayor de los peces de agua dulce, *Arapaima gigas.* Más aún, el cóndor, la más poderosa de las aves voladoras, es típico de Los Andes. En ningún otro lugar de los trópicos los colores de las mariposas y pájaros son tan magníficos como en la Pluvisilva del Neotrópico. Esto va acompañado con un desarrollo sin parangón del mimetismo en diferentes clases y órdenes de animales, lo que constituyó la base sobre la cual Bates reconoció por primera vez el fenómeno de la coloración protectora, hace un siglo atrás y sobre la cual Fritz Muller, un poco después logró hacer descubrimientos fundamentales que permitieron una comprensión más profunda de este fascinante juego de la naturaleza. También son exclusivas de aquí las correlaciones que se han establecido entre diferentes grupos de animales y plantas, como las hormigas criadoras de hongos, o habitantes de plantas, y los pájaros polinizadores de flores. Particularmente notable es la riqueza grupos animales endémicos, sólo conocidos en esta parte del mundo. Es también interesante recordar a este respecto que Darwin fue estimulado en sus revolucionarios pensamientos concernientes al origen de las especies en no poca medida al confrontarse directamente con el mundo viviente de Sudamérica.

(*) Publicado en Fittkau, E. J. et al. eds. Biogeography and Ecology in South America, 1969. Reproducido con autorización del autor y editores.

Nota para la traducción al Castellano: La publicación de la traducción de "The Fauna of South America" ha sido posible gracias a la gentileza del autor, Dr. E. J. Fittkau, y editores, Dr. W. Junk N. V., The Hague, quienes dieron su autorización para ello. Han colaborado en forma especialmente desinteresada y amable, los profesores Lajos Biró (Jefe Depto. Geología, U. de C.), Dr. Jorge N. Artigas (Jefe Depto. Zoología, U. de C.) y H. L. Moyano (Depto. de Zoología, U. de C.), los dos primeros proveyendo los medios para llevar la cinta grabada a la presente publicación y el último aportando valiosas sugerencias en la lectura del original traducido. Deseo agradecer a la secretaria que mecanografió el texto, la Srta. Marta Jiménez L., su paciente labor; al dibujante Sr. Arnaldo Ruiz, quien copió los dibujos del original, su acertada realización. Asimismo a la Sociedad de Biología de Concepción, por intermedio de cuyo Boletín ha sido posible poner este valioso trabajo de zoogeografía interpretativa de nuestro continente al alcance de sus habitantes hispanoparlantes.

Delimitación de las Regiones Faunísticas Sudamericanas.

Desde los principios de la Zoogeografía clásica, la Región Neotropical o Neogaea (incluyendo además de Sudamérica, la parte tropical de Centroamérica, las Antillas y las islas del Pacífico y Atlántico adyacentes) ha sido considerada como una entidad separada, bastante diferente de las regiones Neártica y del Viejo Mundo. En ninguna de estas regiones faunísticas, ni tampoco en la Región Australiana, el número de especies endémicas es tan alto como aquí. Esta abundancia de órdenes, familias y géneros endémicos es un testigo tanto de la posición de aislamiento del continente por un largo período, como del desarrollo inalterado de su fauna por un largo tiempo. Los hallazgos paleontológicos y geológicos aportan evidencias de que Sudamérica, junto con una parte de Centroamérica y las Antillas estuvo separada de Norteamérica por una conexión marina Atlanto-pacífica en el Terciario y tal vez a fines del Jurásico (cf. Harrington, 1962). Esta barrera marina pudo sólo ser cruzada por pequeños animales ("saltadores de islas", en el sentido de Simpson). El puente terrestre contemporáneo de Centroamérica emergió sólo en el Plioceno superior, alrededor de 2 a 3 millones de años atrás, es decir, en un tiempo geológico cercano. Sólo desde entonces fue posible un intercambio faunístico directo, el que podemos suponer ha proseguido en forma continua. Así encontramos, por ejemplo, diferentes aves (Griscom, 1935) o arañas (Petrunkewitch, 1929) en biotopos comparables de Colombia y Panamá, mientras que por otra parte, hay numerosos elementos neotropicales que se extienden hasta el Canadá y viceversa, formas neárticas que penetran profundamente en Los Andes del Sur.

El área de extensión actual de la fauna Neotropical termina, generalmente, en el borde Norte de la región de clima Tropical de México o en la parte Sur de U.S.A. En Centroamérica, particularmente en las zonas montañosas, las regiones faunísticas se superponen como resultado de las frecuentes y extensas fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, pudiéndose efectuar mezclas de la fauna de esta región. Así es explicable, por ejemplo, que encontremos formas neárticas aisladas ecológicamente en ubicaciones montañosas templadas o frías, rodeadas por tierras bajas tropicales.

Adicionalmente, las numerosas especies endémicas de Centroamérica y particularmente en las Antillas, indican que esta región ha tenido una historia faunística propia y diferente (Schmidt, 1954). La distribución de varios grupos antiguos de artrópodos ancestrales como Arachnida, Diplopoda y Chilopoda nos obligan a presumir que algunas partes de la Centroamérica de nuestros días fueron secciones tropicales del Neártico durante el Terciario, y tal vez desde fines del Mesozoico (Kraus, 1964). Una serie de elementos faunísticos centroamericanos, sustraídos originalmente no sólo de Norte sino también de Sudamérica, pudieron haber sido devueltas como formas más desarrolladas a ambas regiones, después del fin de un período pre-Terciario o Terciario-inferior durante el cual habría durado el aislamiento. Especies que hoy en día son consideradas en la Región Neotropical como formas neárticas, o en la Región Neártica como formas neotropicales, pudieron haber evolucionado en la Región Centroamericana. A causa del rol intermediario que ha tenido la Región Centroamericana-Indoccidental entre dos continentes, que en términos biológicos fueron dotados en forma tan diferente, interpone considerables dificultades en el análisis de la fauna de este "distrito transicional". Despreciando sus numerosas formas endémicas, la Región Centroamericana es generalmente incluida, sin embargo, dentro de la Neogaea. Las objeciones a una interpretación opuesta (Schmidt,

1954) son refutadas por Herschkowitz (1958); él interpreta la región de la meseta central mejicana como la zona transicional verdadera entre el Neártico y Neotrópico, e incluye aquellas partes de Centroamérica que yacen al Este y Sur de esta zona, incluyendo el distrito costero del Noroeste colombiano, en una sola Provincia unida a la Sub-región Brasileña (cf. Tabla 1). El origen de la fauna Centroamericana es tan heterogéneo, de acuerdo a Herschkowitz, que él considera la región insular de las Indias Occidentales como una cuarta sub-región del Neotrópico. Las interpretaciones divergentes pueden probablemente ser explicadas sobre la base de selección y evaluación diferentes de los grupos animales considerados, y esto es sumamente difícil de evitar, a causa de la gran cantidad de formas de vida biológica y ecológica.

TABLA 1

DIVISION ZOOGEOGRAFICA DE LA *REGION NEOTROPICAL*

REGION	SUB REGION	PROVINCIA
Neotrópico	Indo-Occidental	
	Guayano-Brasileña	Centroamericana Caquetio Hylaea Bororo Carirí Tupí Guaraní Incásica
	Andino-Patagónica	Pampásica Patagónica Subandina Chilena Andina

Relaciones Faunísticas Interamericanas.

Si se incluye la Región Centroamericana-Indoccidental completa en el "Neotrópico", este distrito faunístico aparece entonces tan completamente homogéneo que el intercambio faunístico entre las dos Américas (Norte y Sud) debe haber permanecido bastante limitado para la mayoría de los grupos animales. En los insectos, aparte de algunas pocas excepciones, los límites de distribución de géneros comunes al Neotrópico y Neártico se ubican en el Sur de U.S.A. (Holthaus, 1929), y transgreden, cuando lo hacen, levemente, hacia el Norte. Obviamente, los actuales límites entre las dos regiones faunísticas coinciden con la zona ecológica de transición entre las regiones tropical y templada. Con respecto a la fauna Sudamericana antigua que tuvo oportunidad de extenderse en el Neártico con posterioridad al Plioceno, debemos suponer que se trató de formas altamente tropicales. Consecuentemente esta fauna estuvo escasamente capacitada para avanzar mucho dentro de la zona templada al Norte de Centroamérica, o fue rápidamente desplazada hacia el Sur por las frías condiciones

de las glaciaciones. En su otra dirección, sin embargo, la cadena montañosa Andina ofreció una buena ruta migratoria desde el Norte hacia el Sur, para la fauna del Neártico templado y de las regiones Centroamericanas, y especialmente pudo haber sido así durante el Pleistoceno. A excepción de algunos vertebrados superiores, sin embargo, es notable que sólo relativamente pocos géneros de animales holárticos, e.g. las mariposas *Erebia* y *Argynnis* (Rhopalocera) y el coleóptero *Anthobium* (Staphylinidae) hayan logrado con éxito penetrar en la zona templada o en el extremo Sur del continente durante el largo período en que han tenido la posibilidad de hacerlo. No sabemos por cuánto tiempo ni en qué forma las áreas áridas actuales de la parte central de Los Andes han resultado efectivas como barreras distribucionales. La mayoría de los inmigrantes Neárticos o Centroamericanos se encuentran hoy día claramente establecidos en la región montana de los Andes del Norte, una región altamente especializada ecológicamente, y en la cual biotopos tan extremos como zonas de nieves eternas en las altas montañas y pluvisilva tropical en las tierras bajas son adyacentes, y mantienen zonas transicionales continuas.

Se conocen sólo algunos ejemplos de animales, e.g. el puma, cuya área de distribución se extiende desde Canadá a la región Sud-Andina y Patagónica. Sobre la presunción de que su centro de evolución estuvo en el Neártico, y sin considerar las formas cosmopolitas de dispersión activa, géneros emparentados —particularmente entre los insectos— del Area Andina desde el Neártico hasta bastante al Sur, probablemente existieron en las montañas del Oeste Norteamericano o en Centroamérica (si es que no estuvieron también en las antiguas montañas de la actual Región Andina), antes de inmigrar completamente al Neotrópico. Un buen ejemplo se encuentra en el género de coleópteros *Pycnochila* (Cincindelidae) (cf. Jeannel, 1942).

Cuán importante fue esta súbita unificación para un grupo animal queda demostrado en muy buena forma por los mamíferos, cuya historia puede ser seguida con claridad merced a numerosos hallazgos de fósiles (cf. Simpson p. 879). Con la formación del puente terrestre en el Plioceno superior, y como parte del inmediato establecimiento de un intercambio faunístico, se inició una intensa inmigración de mamíferos neárticos en las regiones tropicales. En muchos aspectos este intercambio faunístico permaneció más bien unidireccional, esto es, desde el Norte hacia el Sur, y contribuyó notablemente a la formación de una mastofauna Plio-pleistocénica extraordinariamente rica en el Hemisferio Sur. Al mismo tiempo, la estructura de la mastofauna del continente norteño no pudo ser influida de una manera comparable desde el Sur. La gran capacidad ecológico-adaptiva de Mammalia, especialmente en relación a influencias climáticas, permitió una rápida acomodación de las formas neárticas a las condiciones de vida tropicales; más aún, llegaron a adaptarse parcialmente al calor. Por otra parte, en lo que se refiere a las antiguas formas sudamericanas adaptadas al trópico, el enfriamiento pleistocénico que siguió luego, impidió cualquier otro avance hacia el Norte. Adicionalmente, muchos marsupiales no fueron tan apropiados biológicamente como los tipos correspondientes de formas placentadas del Neártico. Algunos de los tan ricamente diversificados órdenes de mamíferos sudamericanos como el de los Litopterna y Notoungulata se extinguieron rápidamente, con posterioridad a su encuentro con animales neárticos del mismo tipo ecológico; sólo algunos Edentados, altamente especializados biológicamente fueron capaces de sobrevivir, e.g. los armadillos (Dasypodidae), los hormigueros (Myrmecophagidae) y los perezosos (Bradypodidae), así como las ratas marsupiales (Diselphidae)

y una serie de mamíferos de pequeños tamaños, especialmente roedores (Rodentia) y murciélagos (Chiroptera). Algunos de éstos, como el armadillo *(Dasypus novemcinctus),* el puercoespín (Erethizontidae), la zarigüeya *(Didelphis)* y los murciélagos, llegaron en el transcurso de las glaciaciones, a introducirse bastante en la Región Neártica, en algunos casos incluso hasta el Canadá, o recolonizaron esta área después de la retirada de los hielos.

Aparte de la mayor aptitud biológica de los mamíferos norteamericanos del Terciario superior, razones ecológicas y especialmente aquellas derivadas de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, pueden haber sido las causantes de la desaparición de una parte de los grandes mamíferos sudamericanos. Podemos suponer que las pluvisilvas, estepas y sabanas típicas de la Sudamérica tropical, han estado sujetas a grandes cambios en extensión y estructura durante el Pleistoceno. Sólo de esta forma es posible entender por qué, incluso una parte de los inmigrantes Neárticos, como el caballo, no pudieron sobrevivir en Sudamérica después de fines del Pleistoceno.

Algunas familias y géneros Neárticos, e.g. los Camelidae, se extinguieron en su lugar de origen después de trasladarse al Neotrópico. El cuadro contemporáneo de la mastofauna de ambos continentes muestra pocas huellas de los grandes efectos dinámicos del intercambio mencionado anteriormente, llevado a cabo especialmente de Norte a Sur, en tiempos geológicos muy cercanos. Mientras tanto, varios de los inmigrantes neárticos desarrollaron centros de evolución en el área Sudamericana. Especies de 22 géneros sudamericanos han penetrado en el Neártico, mientras que sólo 4 géneros que tienen su centro de evolución contemporáneo en el Neártico viven en el Neotrópico (Herschkowitz, 1958). En esta comparación no se han incluido géneros cosmopolitas que también tienen representantes en el Viejo Mundo.

En los grupos de vertebrados restantes, la historia faunística no puede seguirse tan de cerca por intermedio de los fósiles. Sin embargo, merced a los estudios zoogeográficos y filogenéticos comparados, estamos hoy en día en situación de decir algo sobre la distribución histórica supuesta de muchos grupos de animales, incluso en los casos en que hay una gran carencia de registros fósiles. Podemos entonces suponer que transformaciones tan profundas como las ocurridas en la mastofauna durante tiempos Plio-Pleistocénicos no ocurrieron en la misma forma en otros grupos animales. Para los mamíferos, su gran velocidad evolutiva, adaptabilidad y potencial de dispersión, formaron las bases del extremado progreso que se observa a través de su historia. Para la mayoría de los representantes del Reino Animal sudamericano restante, probablemente se cumple el extremo opuesto: esto es, la fauna endémica permaneció intacta incluso después de la unificación de los dos continentes. En el caso de los vertebrados inferiores y una gran cantidad de otros invertebrados, el tiempo disponible probablemente no ha resultado suficiente para permitirles alcanzar el área Neotropical o para adaptarse a las condiciones ecológicas locales. Más aún, es un hecho que al final del Terciario el período de evolución en estas clases animales había ya concluido tiempo atrás, en contraposición a la situación de los mamíferos.

Una excepción a este principio son las aves y muchos insectos, a causa de oportunidades especiales que se les han presentado. Por ejemplo, podemos demostrar en las aves la existencia de un intercambio faunístico con predominante sentido Norte Sur, al igual que en los mamíferos. La composición de la avifauna contemporánea lleva a suponer que gran cantidad de inmigrantes Neárticos se han dispersado grandemente después de alcanzar el continente her-

mano del Sur. El origen de muchos grupos no ha podido ser establecido hasta hoy, principalmente a causa de la falta de fósiles. Sin embargo, 30 de las 93 familias que existen en la Región Neotropical son endémicas y sólo 10 de éstas están restringidas al continente Sudamericano (cf. Olrog, p. 849).

Descontadas algunas excepciones, el intercambio faunístico en los Reptiles ha sido extraordinariamente restringido. (cf. Dunn, 1931). Debido a sus requerimientos de calor, una serie de formas neárticas tuvieron la posibilidad de dispersarse hacia el Sur, mientras que las formas Sudamericanas verdaderas difícilmente pudieron alcanzar el continente del Norte. Un gran número de familias y géneros son endémicos. Así, en las lagartijas, los Teiidae están íntegramente restringidos al Neotrópico, de alrededor de 30 géneros, sólo 8 existen en Centroamérica, 3 en México y sólo algunas especies de un género en U.S.A. La situación es similar en los Iguanidae. De alrededor de 50 géneros sudamericanos, sólo 10 están representados por algunas especies en U.S.A. Con respecto a las tortugas, los Pleurodira (Pelomedusidae, Chelidae) están ausentes en el Neártico. Los géneros *Emmys* y *Clemmys* por otro lado, que están tan diversificados a nivel de especies en Norteamérica, no existen en Centro y Sudamérica, mientras que los Testudinidae parecen haber inmigrado hacia el continente del Sur desde el Norte. La historia de la distribución de las serpientes es en parte poco satisfactoria a causa de que las relaciones filogenéticas y sistemáticas de este diversificado grupo requieren aún de mayor estudio. Dentro del grupo que se encuentra casi íntegramente restringido al Neotropis se encuentran los Xenodonthinae (Ophiinae) con más de 60 géneros. Sólo cuatro de éstos son endémicos en U.S.A. Los Crotalinae, a diferencia de muchos otros Colubridae, parecen ser invasores exitosos desde el Norte. En los Elapidae (víboras venenosas), el género *Micrurus* (serpientes de coral), rico en especies, es endémico del Neotrópico.

En lo que se refiere a los Amphibia, la mezcla faunística es de difícil reconocimiento. Dejando de lado formas cosmopolitas como las especies del género *Rana, Bufo* e *Hyla,* existen pocas relaciones entre las especies norte y sudamericanas. Así, por ejemplo, los pocos Gymnophiona (Caeciliidae) americanos se hallan restringidos al Neotrópico. Los Urodelos, que son característicos para el Neártico están, por el contrario, casi enteramente ausentes en el continente Sudamericano. Tan sólo algunas especies del género *Oedipus,* extraordinariamente rico en especies en Centroamérica, se conocen al Sur de Panamá. Aquí, como muchos sapos tropicales, viven en los estratos más altos de los árboles de la selva. La abundancia de Anura es característica de Neogaea. Entre las familias extensamente endémicas están los muy diversificados Leptodactilydae, junto con los Atelopidae (Brachycephalidae), Dendrobatidae, Rhinodermatidae, Pseudidae, Centrolenidae, Pipinae y los Hylidae. La mayoría de éstos viven en la selva lluviosa (pluvisilva). Las frecuentes adaptaciones, extraordinariamente diferenciadas a este biotopo, están entre las características de la fauna Neotropical. Los Discoglossidae, Pelobatidae, Ranidae (excepto *Rana*), Rhacophoridae y Phrynomeridae no están representados en el continente Sudamericano. Las relaciones filogenéticas con la fauna africana se pueden apreciar a través del grupo *Pipa* y los *Leptodactylidae*. Desafortunadamente, cualquiera evaluación zoogeográfica satisfactoria se halla impedida por nuestras ideas, aún inciertas en parte, sobre la filogenia y sistemática de los Amphibia.

La fauna de peces y moluscos neotropicales ha mantenido sus peculiaridades (cf. Gery p. 838, Jaeckel p. 794) aún en mayor grado que los Amphibia. Se ha mantenido su carácter endémico; no ha ocurrido ningún intercambio faunístico con el Neártico.

Lo mismo se cumple con muchos otros grupos de invertebrados e insectos, siempre que no posean gran capacidad de dispersión, derivada de su comportamiento biológico y ecológico. Así por ejemplo, en el género de mariposas *Heliconius* (Nymphalidae), que tienen muchas especies endémicas y viven en los bosques tropicales húmedos, no existen especies que se hayan adaptado al biotopo neártico (Emsley, 1965). Por otro lado, resulta obvio que los escorpiones y otros representantes de los Arachnida, así como muchos insectos, pudieron colonizar desde el Sur numerosas áreas cálido-áridas de U.S.A. (C. de Mello leitao, 1946). Más aún, elementos faunísticos límnicos, especialmente insectos tales como los Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera, parecen haber penetrado en la región de clima templado. Estos encuentran en las aguas continentales al Norte del Trópico de Cáncer un biotopo tropical durante los meses de verano, mientras que durante la estación fría existen suficientes oportunidades la supervivencia para muchas especies en estadios de desarrollo (huevos, larvas). Así, por ejemplo, algunas especies de Chironomidae (Diptera) parecen haber llegado desde el Norte de U.S.A. al Sur de Brasil o hasta Argentina.

Relaciones Faunísticas Intercontinentales.

Resumiendo, podemos decir que la fauna neotropical no tuvo éxito en su penetración al interior del Neártico. Reconocido este hecho, podemos entender el principio de Von Ihering, que establece que "ningún animal originado en Sudamérica ha salido de América promedios naturales de migración". Una confirmación de esta ley la proporcionan los pájaros; al respecto, sabemos con certeza que muchas especies del Viejo Mundo alcanzaron el continente Sudamericano, mientras que muy pocas o ninguna especie de pájaros neotropicales alcanzaron el Viejo Mundo (Mayr, 1946, p. 38).

Aparte de los elementos faunísticos que se han intercambiado desde el Plioceno superior (especialmente los vertebrados superiores) y de las formas cosmopolitas, no existen relaciones radicales entre las faunas de Norte y Sudamérica. En muchos grupos animales, sin embargo, hay relaciones filogenéticas entre las regiones Neotropical y Etiópica por una parte, y entre el Neotrópico y Australia-Nueva Zelandia por otra. Mientras que se puede reconocer un origen común para la fauna de Sudamérica tropical y de Africa, las relaciones transantárticas con Australia-Nueva Zelandia son predominantes para las faunas de las regiones de clima templado del extremo Sur del continente y los Andes.

Comprensiblemente, estas afinidades intercontinentales difieren en intensidad en los distintos grupos animales, no habiéndose desarrollado incluso, en muchos casos. Están en concordancia con la edad filogenética del grupo animal en cuestión, y, cuando existen, datan del Mesozoico. Y, en este sentido, los mamíferos, por lo tanto, son irrelevantes (Thenius, 1966). Más aún, estas relaciones faunísticas pueden esperarse sólo de aquellos grupos animales que tuvieron biotopos comparables en ambos continentes a través de las épocas gelógicas. Al menos desde el Mesozoico debió haber existido un clima tropical húmedo abarcando grandes áreas en ambos continentes. Cuando durante el Pleistoceno en particular (la época pluvial de latitudes tropicales) la selva alcanzó su máxima extensión en Sudamérica (Wilhelmy, 1951) y probablemente cubrió la mayor parte del área tropical-subtropical, la fauna primitiva de estepa, pudo haber sido desplazada o destruida en grandes áreas. El biotopo de la diversificada fauna de bosques no ha sido restringido en ninguna forma significativa por la regresión post-pluvial subsecuente de la selva. Actualmente en Africa la relación entre

el bosque húmedo (lluvioso), regiones semi-áridas y áridas es la inversa de la que se encuentra en Sudamérica. En Africa, la evolución de la fauna de estepa, sabana y desierto ha tenido siempre suficientes áreas de medio-ambiente apropiado a su disposición, mientras que en extensas áreas, la fauna de bosque lluvioso que existió también en un principio, ha cedido, probablemente a causa del incremento de la aridez en el continente.

Como es de esperar, las relaciones faunísticas que existen entre Africa y América se encuentran especialmente en aquellos animales que pertenecen ecológicamente al biotopo tropical húmedo, o en animales acuáticos tales como moluscos acuáticos, peces, anfibios, tortugas e insectos acuáticos. En tales grupos en América, el número de géneros y especies es, en general, considerablemente mayor que el número correspondiente en la Región Africana. La fauna de las sabanas tropical-sub-tropicales y estepas de América es, por el contrario, relativamente pobre. Muchas especies han derivado de formas que tienen su centro de evolución en el bosque. Lo inverso se cumple en Africa: aquí, el orden de insectos que excede con mucho en número de especies y géneros al stock de Neogaea es el de los termites; aún cuando hay muchas formas diferenciadas de bosque lluvioso, éstos presentan su diversidad óptima en estepas y sabanas. Las formas primitivas y que están muy emparentadas filogenéticamente, comunes a ambos continentes (e.g. *Mimeuthermes*) están relegadas en Africa a los bosques de Guinea y la Costa de Oro (Emerson, 1955).

Las relaciones transatlánticas que pueden existir entre varios grupos animales no han sido determinadas aún en forma satisfactoria (particularmente insectos), excepto en las notables y bien conocidas familias de peces Characidae y Cichlidae y sus parásitos (Manter, 1963), los Mollusca incluyendo las almejas de aguas continentales (Mutelidae) con su típica larva "lasidium" (Parodiz & Bonetto 1963), los Chilopoda (Kraus, 1964a), y las arcaicas tortugas y anfibios. A pesar de las dificultades que presenta el estudio de los insectos, podemos esperar aún que nos entreguen muchas claves al respecto. Por ejemplo, en el grupo relativamente bien conocido de las hormigas (Kusnezov, 1963) y los termites (Emerson, 1955), existen muchos elementos primarios Afro-Americanos, que deben haber tenido alguna vez su centro de evolución en la Región Africana, desde la cual migraron en parte hacia Sudamérica durante el Jurásico o Cretácico (1). Contrastan en este sentido con otros grupos animales, cuyo centro de dispersión estuvo probablemente en lo que hoy es América, desde donde pudieron haberse dispersado en el Mesozoico a la Región Africana y desde allí a la Región Asiática. Es posible vislumbrar, sin duda, un intercambio faunístico entre Africa y Sudamérica vía el Paleártico y el Neártico y viceversa, si durante el Jurásico o Cretácico reinaron condiciones tropicales en el área del Estrecho de Bering, y si durante el Terciario inferior fue posible llegar al continente del Sur desde el Norte (Emerson, 1955). Sin embargo, con semejante ruta migratoria, resulta difícil interpretar otros fenómenos tales como la distribución de algunos huéspedes de termites.

Los interesantes e informativos cuadros de distribución que proporcionan los ejemplos anteriores se opacan si consideramos los grupos animales que evolucionaron mucho antes o después, y también si consideramos aquellas formas vivientes con alto potencial de dispersión, tales como numerosos escarabajos,

(1) Si ésto ocurrió así, lo más probable es que haya sido Jurásico y no en el Cetácico, ya que muy probablemente, de acuerdo a los conocimientos paleogeográficos actuales, el último contacto entre Africa y Sudamérica ocurrió en el Jurásico Superior (N. del T.).

mariposas y dípteros, de cuya distribución contemporánea no podemos extraer ninguna información concerniente a su centro de evolución. Contribuyen a esta confusión, nuestro conocimiento tremendamente insuficiente de la sistemática y filogenia de muchos grupos animales; sin estos conocimientos el discernimiento exacto de las relaciones faunísticas no es posible.

Las relaciones faunísticas entre las áreas neotropicales de clima templado y la Región Etiópica aparecen actualmente sólo en contados casos. Esto puede tener relación con el hecho de que la mayoría de la fauna primordial Sudafricana ha resultado exterminada por la aridez de este continente. Sólo algunas formas antiguas, comunes a ambos continentes han podido sobrevivir en nichos ecológicos apropiados, en áreas muy restringidas; estas formas incluyen lombrices terrestres, Onychophora, moluscos y varios artrópodos (Jeannel, 1942) tales como los termites (Emerson, 1955). De una manera similar, los animales distribuidos de esta forma muestran a menudo relaciones con el Area Australo-Neocelandesa, como ha sido demostrado recientemente por Omodeo (1958) en los Oligoquetos, Brundin (1965) en los Quironómidos y Besch en los Hydrachnelidos; relaciones de esta especie son, sin embargo, generalmente características para una gran parte de la fauna del extremo Sur de Sudamérica, por otro lado altamente endémica. Esta extraordinaria relación faunística entre el mundo animal del Neotrópico templado y Australia y Nueva Zelandia —con su correspondiente paralelismo en la flora— fue notado ya por Hooker (1847) y ha sido discutido desde entonces.

El siguiente ejemplo seleccionado de entre un gran número de ejemplos posibles puede aclarar este fenómeno de la distribución "anfinótica", tan importante en la zoogeografía. En los Plecoptera, un orden de insectos filogenéticamente muy antiguo, la mayoría de las familias plesiomórficas se encuentran enteramente restringidas en su distribución, a las áreas temperadas del Hemisferio Sur: v.g. los Austroperlidae y Gripopterygida. Illies (1965) pudo demostrar que los Austroperlidos, al igual que las cuatro subfamilias de los Gripopterígidos están distribuidos en similar forma en Australia, Nueva Zelandia y Sudamérica templada con más de 30 géneros filogenéticamente muy cercanos.

Ningún problema zoogeográfico ha sido discutido hasta ahora en forma tan vehemente como el problema de las relaciones faunísticas de Sudamérica con otros continentes. Más que cualquier otra teoría, la de Wegener ha sido impugnada (Darlington, 1957) a pesar de que ofrece, de una ingeniosa manera, la clave para entender los patrones de distribución que de otra forma no se pueden explicar en forma satisfactoria (Jeannel, 1942). Algunos años atrás aconteció un viraje en la discusión de éstas interrogantes. Los adhirentes a la escuela de la "inamovilidad continental" (en oposición a la "deriva continental" de Wegener, N. del T.) cambiaron de opinión bajo la presión de nuevas ideas basadas principalmente sobre estudios geofísicos y paleomagnéticos, concernientes a la estructura de los continentes y cuencas del Hemisferio Sur. La Deriva Continental está ahora ampliamente corroborada por los geólogos. Su cronología corresponde sin contradicción con los eventos biológicos, como ha sido establecido varias veces ya (Jeannel, 1942; Brundin, 1965; Illies, 1965a).

En forma paralela a las modernas investigaciones geológicas, la biología, por medio de nuevos métodos de investigación filogenética como el desarrollado por Hennig (1957), ha proporcionado nuevas formas mediante las cuales es posible analizar las relaciones históricas básicas entre formas emparentadas. Hoy

en día estos métodos son tan certeros que pueden ser usados como poderosos argumentos para la Paleogeografía y la Zoogeografía. El intento de Hennig de explicar relaciones faunísticas transantárticas para varias moscas (Dípteros de Nueva Zelandia) buscando "el grupo más cercanamente emparentado" fue un intento pionero, aunque el material disponible fue insuficiente (Hennig, 1960). Desde aquí, y utilizando grupos más apropiados para este tipo de investigación (Plecoptera), Illies desarrolló el "principio de Hennig" y probó por primera vez conexiones transantárticas en un grupo animal. Con esto, una conexión areal durante el Mesozoico (al menos entre parte de Sudamérica y Australia-Nueva Zelandia) ha llegado a ser una necesidad conceptual.

La propiedad con que los estudios combinados filogenéticos y zoogeográficos sobre un grupo animal apropiado (en el bienentendido de que sean realizados directamente sobre el sujeto y no derivados por compilación) pueden entregar conclusiones de aplicación universal, ha sido demostrado por Brundin (1966). Usando una subfamilia anteriormente poco conocida de quironómidas (Diptera), los Podonominae, pudo probar para ellos un centro de evolución antártico. La larva de estas moscas vive en aguas detenidas, o de cursos muy lentos; sólo unas pocas viven en la Región Holártica, mientras que más de 150 especies, la mayoría nuevas especies, fueron encontradas por Brundin en las puntas Sur de los continentes del Hemisferio Sur. Después de aclarar las relaciones entre los tres estados de metamorfosis, se encontró con que las relaciones transantárticas entre estos insectos debieron haberse desarrollado cuando estos continentes estuvieron conectados entre ellos. La estructura filogenética de esta familia de mosquitas y su distribución con respecto a su comportamiento ecológico nos permite también decir que la separación del Continente Gondwana durante el Jurásico Superior o el Cretácico inferior empezó con la separación de Sudáfrica (2). La separación de Australia ocurrió posteriormente. Probablemente antes de ésto, Nueva Zelandia, que nunca estuvo unida a Australia, empezó a desplazarse desde la poblada área del Continente Gondwana. La conexión entre Antártida y Patagonia fue notablemente más perdurable.

Los conceptos de Brundin, que concuerdan con las ideas geológicas y cronología modernas, obtienen también confirmación en las más recientes investigaciones sobre los sedimentos Mesozoicos del Noreste de Brasil y Africa occidental (Krommelbein, 1966; Beurlen, 1961). Desafortunadamente, se conocen sólo unos pocos fósiles triásicos de Africa y Sudamérica. Los reptiles de estos estratos muestran tal grado de similaridad entre los dos continentes, que debe postularse área faunística continua (Romer, 1952).

Puntos de vista importantes para la mayor clarificación del origen de la fauna Sud-Andina y especialmente la chilena están siendo entregados por los más recientes conceptos que conciernen a la estructura geológica de la Antártida y los conceptos paleogeográficos sobre el Hemisferio Sur; puede agregarse que la fauna chilena con su cantidad extraordinariamente grande de endemismos

(2) Los conocimientos actuales permiten afirmar que el Continente Gondwana alcanzó su máxima extensión en el Pérmico superior. La primera escisión ocurrió en el Triásico superior, a lo largo del canal de Mozambique, determinando dos continentes, el Australo-Indo-Malgache y el Africano-Brasileño. En el Jurásico superior la situación era muy diferente, existiendo en el área australiana un Continente Australiano, separado del área Indo-malgache, en la que se encuentra un continente que se ha denominado Lemuria, los que a su vez se hallan separados del Continente Africano-Brasileño, el cual en estos momentos aún mantiene unidas Africa y Sudamérica por la región meridional. (N. del T.).

ocupa una posición problemática similar a la que ocupa la fauna de la Región Centroamericana. De acuerdo a la teoría de Harrington (1965) las porciones en movimiento originadas en la destrucción del Continente Gondwana probablemente se encontraron con parte de un sistema circum-Pacífico pre-Cámbrico de islas tectónicamente activas o cinturones de tierra, con el cual se fusionaron; esto probablemente ocurrió durante el intervalo entre el Cretácico y Terciario Medio en la Zona actualmente ocupada por la región Sud-Andina y la Antártida. La parte Este de la Antártida, por ejemplo, es de diferente origen que la Oeste, que es reconocida definitivamente como parte del block de Gondwana. Futuras investigaciones geológicas tendrán que mostrar si en la región Sud-andina también contribuyeron partes de estas tierras circumpacíficas o cinturón de islas que alguna vez pudieron existir frente a toda la costa pacífica de Sudamérica ("Schuchertland" y Archiplata de los antiguos autores) a la construcción de Sudamérica. Si estas ideas se ven confirmadas, el mundo viviente del extremo Sur del continente y Los Andes podrá ser mucho mejor interpretado. Las formas que aquí existen pertenecen en parte a grupos tan aislados filogenéticamente, que bien puede postularse para ellos centros de evolución individuales que pudieran haber estado situados en estas tierras o cinturón de islas circum-pacíficas. A causa de la gran actividad tectónica que continúa incluso en la actualidad, sólo puede haber sobrevivido parte de la fauna original. Los patrones de distribución de muchos animales, particularmente insectos, concuerdan en buena forma con estas ideas. Brundin (1963) ha demostrado, así, que la fauna que quironómidos del sur de Chile y Tierra del Fuego tiene sus mayores semejanzas con la de Nueva-Zelandia, que representa una parte relictual del Sistema circumpacífico. Visto de este modo, la fauna de Sudamérica podría contener elementos que evolucionaron en las tierras o cinturón de islas circum-pacíficas, además de las formas que tuvieron origen en el Continente Gondwana o que, posteriormente, inmigraron desde el Holártico. En cierto modo, (Illies, 1966), esto significaría coincidir a medias con los deseos de los proponentes de la constancia de los continentes, especialmente en el sentido de las ideas recientes de Darlington (1965).

Solo recientemente hemos empezado, probablemente a ver correctamente y entender la historia faunística de Sudamérica en toda su extensión, ya que sólo recientemente los conocimientos paleogeográficos han proporcionado las bases necesarias. Los métodos modernos de la investigación filogenética y taxonómica proveerán indudablemente, de nuevos estímulos para las futuras investigaciones sobre las relaciones faunísticas intercontinentales. Podemos decir ya, con gran certidumbre que durante el Jurásico inferior, Africa, Sudamérica, Madagascar, India, Australia y partes de la Antártida formaron una relativa unidad Continental, el Continente Gondwana (3). Las faunas de estas áreas, que hoy día están muy aisladas entre ellas, estuvieron comunicadas en ese entonces. Sólo después que este "bloque" Gondwana se separó, los aislados mundos vivientes de estos continentes reción originados se desarrollaron en mayor forma, de acuerdo a los grupos presentes y a las correspondientes condiciones ecológicas. Mientras Africa entró muy luego en contacto con el Holártico vía Eurasia y por este intermedio con el Neártico, Sudamérica por otro lado, no tuvo comunicación directa con Norteamérica hasta el Plioceno, y comunicación indirecta solo por el

(3) Tan sólo los remanentes, y separados, del Continente Gondwana, que como ya se ha dicho, empezó su escisión en el Triásico Superior, se encuentran en el Jurásico inferior, y formando parte de otras unidades o masas continentales independientes a las cuales se ha hecho mención en el punto anterior (2). (N. del T.).

área insular Centroamericana, que en gran medida ha sido un centro de evolución independiente.

Sudamérica, por lo tanto, no ha dependido nunca por su fauna de inmigración desde el Holártico, aunque ésto ha sido postulado frecuentemente (Mathew, 1915, y su escuela hasta Darlington, 1957). De este modo, no se puede excluir que los ancestros de los mamíferos terciarios de Sudamérica sean descendientes de grupos que se habían desarrollado ya en el continente Gondwana antes de su división final, y cuando aún existían conexiones entre Africa, Sudamérica y Antártida. Podemos, más aún suponer que, desde el Terciario inferior, por lo tanto antes del Plioceno, los organismos vivientes estuvieron en condiciones de alcanzar Sudamérica desde el Neártico vía Centroamérica o desde la Antártida, o, inversamente, que especies Sudamericanas pudieron romper el aislamiento continental por los mismos caminos (v. gr. Dasypodidae).

División Biogeográfica de Sudamérica.

El actual cuadro biogeográfico de Sudamérica está decisivamente determinado por la pronunciada división geomorfológica del continente. La parte Este, geológicamente antigua y fuertemente erosionada, dividida por profundas depresiones, está alineada hacia el Atlántico y yace completamente dentro del área climática tropical. Ocupa bastante más que dos tercios de la masa continental sudamericana. Hacia el Oeste se encuentra adyacente a la cadena andina, que aunque relativamente angosta, se extiende de Norte a Sur a lo largo de todo el continente y domina la parte Pacífica, de gran actividad tectónica y geológicamente más reciente. Debido a su gran altitud, ésta tiene clima templado, incluso en latitudes ecuatoriales. La flora y fauna de ambas grandes regiones muestran diferencias radicales, las que pueden ser explicadas por condicionamientos no sólo ecológicos, sino también históricos y que están estrechamente vinculados a la historia del origen del continente Sudamericano. Los viejos maestros de la zoogeografía, Sclater y Wallace trataron de hacer justicia a esta extensa divergencia florística y faunística de orientación Noreste-Sudoeste, delimitando para el continente Sudamericano dos áreas, las Subregiones Brasileña y Chilena (cf. Kuschel, fig. 1). Esta simple división resultó buena para los conceptos zoogeográficos tanto ecológica como históricamente. Antes que ésta, sin embargo, Schmarda (1953) había propuesto una división biogeográfica tripartita en su trabajo fundamental sobre zoogeografía. El llegó a este resultado debido a que, en forma pionera, trató de incluir aspectos ecológicos en su delimitación faunística. Sin embargo, su interpretación sólidamente basada en la cual una Región Patagónica se opone a una Andina y a una Tropical, no ha prevalecido.

A pesar que las dos regiones mencionadas anteriormente pueden ser definidas con certeza es, con todo, dificultoso delimitar exactamente la una de la otra. La transición de la Región Brasileña, más bien Guayano-Brasileña, absolutamente tropical, a la Región Chilena, más bien Andino-Patagónica, templada, tiene lugar a menudo en forma lenta. En el área de los Andes del Norte en Ecuador, Colombia y el oeste de Venezuela, región fuertemente diferenciada ecológicamente, así como en grandes partes del Norte de Argentina, las fronteras faunísticas incluyen regiones transicionales extraordinariamente anchas. En general, la delimitación propuesta por Wallace (1876) es aún recomendable (cf. Fig. 1).

Es dentro de la Región Guayano-Brasileña que encontramos toda la variedad de la abrumadora y singular riqueza de formas de la fauna Neotropical. Aquí

en las infinitamente extensas pluvisilvas cálidas y en innumerables ambientes lóticos y lénticos, la gran parte de la fauna de la América tropical alcanza su máximo desarrollo. Las formas de estepa y sabana verdaderas son escasas, incluso en sitios que existen tipos vegetacionales adecuados para ellas. Una multitud de formas de vida especialmente adaptadas a la selva se han desarrollado en todos los grupos animales que allí existen, testificando la antigüedad y continuidad del paisaje selvático de este continente. Todos los monos del Nuevo Mundo poseen largas colas que en varios géneros tiene función prehensil — en el género *Cacajao,* cuyas especies son también arbóreas, ésta se ha acortado aunque el número de vértebras no se ha reducido. Algunos Xenarthra, como el perezoso y el pequeño hormiguero *(Tamandua)* están adaptados a la vida arborícola de modo extremo. Una gran parte del muy diversificado grupo de murciélagos son notables comedores de frutas o son, como por ejemplo los Noctilionidae, ictiófagos especializados. La mayoría de los Didelphidae viven en árboles o matorrales o en el agua, como por ejemplo, *Chironectis.* La mayoría de los roedores están adaptados a la vida selvática o viven semiacuáticamente *(Hydrochoerus).* Entre ellos *se encuentran* el puercoespín (Erethizontidae), que posee cola trepadora. Las adaptaciones de los pájaros a la vida selvática son igualmente pronunciados. Los juveniles del "pájaro gitano" *(Opistocomus),* consumidor de hojas, usan los dos primeros dedos, provisto de garras, para trepar; estos dedos aún mantienen su capacidad de moverse. Otras formas extremadamente adaptadas al ambiente arbóreo son los papagayos frugívoros y trepadores, y los tucanes (Ramphastidae), los que en su modo de vida predominantemente predador saltan y se deslizan entre las ramas con extraordinaria agilidad, pero que han perdido definitivamente su capacidad de volar. La rama Neotropical de las gallinas, las gallinas-Hocco (Cracidae) está, como muchas otras formas, adaptada completamente al modo de vida arborícola. Encontramos situaciones similares en los Amphibia y Reptilia. La mayoría de los reptiles vive en los árboles, y una serie de lagartijas y serpientes han devenido semiacuáticas. Muchos anfibios, por el contrario, han sido capaces de liberarse de sus ataduras al medio acuático, y pueden realizar sus ciclos vitales completos entre los árboles. Algunos Mollusca se han hecho también completamente arborícolas. Es imposible revisar el vasto número de insectos adaptados a la selva. Notables entre los innumerables escarabajos están los diversos Cerambicidae, los Brenthidae y Scarabaeidae con sus larvas perforadoras de madera. Están también representadas en buena forma las grandes familias Chrysomelidae y Curculionidae, mientras que los Carabidae se encuentran escasamente. Una parte esencial de la entomofauna está formada por chinches y cigarras, además del vasto número de termites, hormigas, mántidos, saltamontes y mariposas diurnas. En las hormigas dominan las formas altamente especializadas criadoras de hongos, cortadoras de hojas (Attini) y las arborícolas (Cephalotini).

No menos diversa es la fauna de los varios sistemas fluviales. Aquí también la diversidad de oportunidades biológicas ha sido escasamente reconocida, y en todo caso es sólo explicable sobre la base de una gran continuidad de este biotopo; p. ej. las adaptaciones fisiológicas y biológicas a las aguas que tienen baja proporción de electrolitos y son por lo tanto de baja productividad; más aún, la existencia de varios inmigrantes marinos tales como las rayas de agua dulce (Potamotrygonidae) la vaca marina *(Trichechus)* y los delfines, que fuera del género *Sotalia* exhibe también una forma endémica, *Inia geoffrensis.*

Las estepas que bordean o están rodeadas por la selva tropical central se distinguen por una notable pobreza faunística, comparada con la selva. Obviamente estos biotopos no están completamente ocupados. Las investigaciones pre-

vias no son suficientes, sin embargo, para confirmar esta impresión general. No debería excluirse, tampoco, el hecho de que la pobreza de especies en estas áreas desprovistas de selva podría ser causada parcialmente por quemazones artificiales, que han sido practicadas hace largo tiempo por las poblaciones indígenas. Es más probable, sin embargo, que durante la máxima cobertura de selvas en el Pleistoceno, las actuales sabanas y estepas no existieron. Si esta suposición es correcta, las zonas sin selvas de esta área son aún muy jóvenes para haber podido desarrollar sus tipos propios de formas de vida y están muy aisladas del borde sur de la selva como para haber sido colonizadas por verdaderas formas de estepas desde el Sur. El origen zoogeográfico de las pocas especies animales de gran tamaño que aquí dominan, atestiguan la existencia más bien corta de estas áreas sin selva, particularmente de aquellas ubicadas al Norte del Ecuador. Estos son, entre los mamíferos los Cérvidos, para los reptiles la única tortuga terrestre tropical *(Testudo denticulatus)* (que también vive en la selva como una raza diferente), así como la única serpiente cascabel sudamericana *(Crotalus durissus terrificus)* y el "amo del matorral" *(Lachesis)*, una de las mayores y más ponzoñosas serpientes del mundo. Todos estos elementos faunísticos ampliamente distribuidos en el Neotrópico contemporáneo, que inmigraron en el pasado desde el Neártico, obviamente pertenecen más bien a ambientes abiertos que a la selva.

Podemos suponer que durante la época pluvial, la selva Amazónica se extendía considerablemente más hacia el Sur que hoy en día. Hay suficientes indicaciones también que señalan que este proceso de sequía post-pluvial continúa aún. Este resulta particularmente claro en la región del Chaco, la que hoy día presenta en su fauna una disminución de las especies a causa de sus condiciones climáticas extremas (Krieg, 1937; Hellmich, 1960). Sólo fueron capaces de sobrevivir aquí rudimentos de una fauna anteriormente existente; el endemismo es escaso. Sólo determinadas formas han tenido éxito pudiendo migrar dentro del área desde las áreas áridas que la bordean.

Los Cerrados, extensos distritos de sabanas, pueden también ser post-pluviales en su mayor parte; delimitan el borde Sur de la Hylaea amazónica y se extienden desde las áreas áridas del Noreste de Brasil, a través de Brasil central hasta Paraguay en donde se encuentran con las formaciones de estepa que están situadas más al Sur. Sin embargo, los tipos vegetacionales del Noreste del Brasil atestiguan el hecho de que aquí han existido regiones áridas incluso durante el Pleistoceno. Quizás los Cerrados obtuvieron una cantidad de elementos faunísticos de ambientes abiertos desde estos reservorios; ésto ciertamente ha sucedido desde la Región Andino-Patagónica. El hecho de que la distribución de animales típicos de estepa esté restringida a la mitad Sur del Neotrópico confirma esta suposición. Así, el lobo de estepa *(Chrysocyon jubatus)* existe desde el Norte de Argentina a Piauí, a través de toda la parte central del continente. Una distribución similar muestra el ciervo de mayor tamaño de Sudamérica *(Blatoceros dichotomus)*, la rhea, *Rhea americana,* y la seriema *(Cariama cristata)*. Ejemplos comparables pueden extraerse de otros grupos animales. Desafortunadamente, aún carecemos de análisis comparativos entre las formaciones vegetacionales y la fauna de las zonas del borde Este y Oeste: especialmente necesarios son aquellos análisis que consideren a los invertebrados, de los cuales podemos esperar una conclusión zoogeográfica satisfactoria.

Observando el Reino Animal de la Región Guayano-Brazileña como un todo, es claro que las formas principalmente adaptadas a la selva predominan y forman la mayor parte de la fauna. El componente adaptado a la selva es el

principal, y es en general endémico al Neotrópico; las excepciones las constituyen los inmigrantes neárticos, los cuales, como se ha mencionado en otro lugar, están principalmente representados por los vertebrados superiores que no exhiben ninguna dependencia estricta a ningún biotopo (e. g. el puma).

Con la transición en la zona templada y la desaparición simultánea de la selva, la fauna se hace progresivamente más pobre. Las especies tropicales adaptadas a la selva desaparecen y son reemplazadas por formas de ambientes abiertos, las que sin embargo, no están tan notablemente representadas en número de especies. Así, el número de especies (y géneros) de hormigas disminuye de Norte a Sur de la siguiente manera (resumido de Kusnezov, 1963):

— Cuenca Amazónica 357 (72).
— Distrito de Sao Paulo, Agudas, Brazil 260 (68).
— Distrito de Tucumán, Argentina 160 (62).
— Norte de Argentina, región árida 83 (24).
— Patagonia - Tierra del Fuego 21 (9).

Es de hacer notar que, aparte del número de formas la relación especie/género también disminuye al mismo tiempo desde los trópicos a la zona templada, un fenómeno que no sólo se cumple para las hormigas, sino también en general, y en gran medida para grupos animales distribuidos por todo el continente (cf. Illies p. 694).

La fauna de las regiones templadas de Sudamérica, los animales de la Región Andino-Patagónica, es extraordinariamente pobre en número de especies; esto es válido tanto en comparación con las partes tropicales del mismo continente, como en comparación con el Holártico, una zona ecológicamente similar. Esta observación se mantiene en la fauna terrestre y acuática, que, aparte de algunos pocos grupos de animales, mantiene parcialmente un carácter relictual (cf. Illies p. 694, Noodt, 1962). Fuertes disturbios tectónicos en este distrito, que es en parte de edad geológica reciente, en combinación con lluvia de ceniza volcánica (cf. Schwabe, Vol. I, p. 117) y talvez también extensas glaciaciones y aluviones, pudieron haber reducido una fauna más antigua y más rica. Sin embargo, encontramos aquí en ciertos grupos de animales una acumulación de formas endémicas no conocidas en otras partes del mundo. Más aún, este endemismo en muchos casos exhibe menos relaciones con la Sudamérica tropical y el Neártico que con Australia y Nueva Zelandia, relaciones transantárticas que ya han sido mencionadas antes.

El corazón de la Región Andino-Patagónica, el Area Chilena, carece de un buen número de grupos animales que están fuertemente desarrollados en el área Guayano-Brasileña. Así, no encontramos aquí monos, al igual que otros muchos mamíferos, ni tampoco un gran número de pájaros ni reptiles. Chile no tiene serpientes venenosas, no tiene cocodrilos ni tortugas. La fauna de peces es extremadamente pobre en formas. En los insectos varios órdenes están apenas representados. Las formas de vida dominantes pertenecen al paisaje abierto, particularmente a las formaciones de estepa. La fauna acuática está adaptada al frío. En los mamíferos los más desarrollados son los roedores con 38 géneros, de los cuales 30 son endémicos (Herschkowitz, 1958). Las especies adaptadas a la selva están ausentes aún cuando en el Sur de Chile hay extensas selvas. En estos bosques o selvas de *Nothofagus* existen una serie de nichos ecológicos no ocupados hasta ahora (cf. Mann, Vol. 1, p. 224). Razones climáticas semejantes a aquellas que en el área tropical producen una colonización insuficiente de las

sabanas rodeadas por la Hylaea pueden ser consideradas responsables de la pobreza faunística de las selvas húmedas, aquí aisladas por estepas y áreas áridas. Dataciones paleogeográficas podrán entregar alguna explicación sobre estos fenómenos para los cuales hasta el momento no existen explicaciones aceptables.

En contraposición a la fauna Guayano-Brazileña, extensamente homogénea y endémica, el mundo animal de la Región Andino-Patagónica indica tener origen desde alrededor de tres componentes relativamente diferenciables.

El primer grupo y el más extenso, está compuesto de elementos sudamericanos antiguos de climas templados los cuales, además de no ser endémicos, muestran relaciones filogenéticas, como se ha mencionado previamente, con la Región de Australia y Nueva-Zelandia, e incluso parcialmente con la fauna Sud-Americana. Entre los mamíferos las siguientes formas de pequeño tamaño predominan: los Caenolestidae aparte de otros géneros de la serie sudamericana de marsupiales, la mayoría de los géneros de armadillos, entre los roedores los Caviidae y especialmente los Chinchillidae, Octodontidae, Ctenomyidae y Abrocomidae. Entre los muchos géneros de pájaros están también las familias Phytotomidae, Thinocoridae y la familia Chionididae distribuida en la Región Subantártica. La rea (Rheidae) y la seriema (Cariamidae) pueden ser también mencionadas aquí, aún cuando han avanzado y se encuentran en las sabanas al Sur de la Región Guayano-Brazileña. Entre los reptiles existe un exhuberante número de lagartijas, pertenecientes todas a familias típicas de Sud-América. Varios anfibios exhiben relaciones transantárticas. Casi toda la fauna de peces es endémica y notablemente pobre en especies.

Los representantes de los Mollusca son también extensamente endémicos. Sin embargo son ricos en especies. Una gran parte de la fauna de insectos está restringida a la Región Andino-Patagónica, en la cual también han desarrollado varias especies. De los insectos en particular se pueden encontrar muchos grupos emparentados que están distribuidos en el Hemisferio Sur. Entre los escarabajos, los Carabidae, por ejemplo, son conspicuos y en contraste con la Región Guayano-Brasileña están aquí representados profusamente con más de 50 géneros, de los cuales la mitad son endémicos. Dentro de la fauna acuática, los Plecoptera, un grupo esternotérmico de baja temperatura, están característicamente divididos en géneros endémicos.

El segundo grupo incluye formas que pudieron haber derivado desde formas tropicales antiguas, es decir del complejo faunístico Guayano-Brazileño. Estos son, en primer lugar, aquellos animales que a causa de su modo de vida no se encuentran incondicionalmente atados a la vida en la selva tropical, aunque pudieron haber alcanzado allí su óptimo desarrollo; tales animales pudieron colonizar los distritos sin árboles de clima templado. Notables entre éstos son las aves, reptiles e insectos.

Al tercer grupo pertenecen especies que desde el Plioceno han podido llegar desde la Región Neártica y avanzar hacia el Sur vía el puente terrestre Centroamericano hacia el clima templado de Los Andes, en el cual en muchos casos, pudieron desarrollarse en mayor forma. A este grupo pertenecen entre los mamíferos la llama y la vicuña (Camelidae) que son tan característicos de la Región Andino-Patagónica, varios géneros de los Cervidae y Mustelidae, los gatos carnívoros *(Felis)* y el único oso del continente *(Tremarctos)*. De manera semejante, igual número de aves se desplazaron a lo largo de Los Andes desde el área Norte y Centroamericana hasta el Sur y allí se desarrollaron en mayor forma. En los insectos, las mariposas y los escarabajos parecen ser importantes.

Aunque no están bien representados, alrededor de la mitad de las mariposas presentes en esta región pertenecen a géneros que están ampliamente distribuidos en la zona templada y son típicos de paisajes abiertos; la mayoría de las especies restantes se originaron en la América tropical.

Se han realizado varios esfuerzos en el sentido de dividir las dos enormes y extensas subregiones zoogeográficas del continente Sudamericano en áreas faunísticas más pequeñas. Los primeros propósitos se remontan a Sclater, Salvin y Newton, quienes sobre la base de la distribución de las aves distinguieron una Provincia Colombiana, una Provincia Amazónica y una Provincia Brasileña. Wallace no aceptó esta subdivisión, encontrándola insuficientemente delimitada cuando se toman en consideración todos los grupos animales. Partiendo, sin embargo, de la presunción de que ambas subregiones forman unidades faunísticas más o menos homogéneas dentro de ellas mismas al nivel de género o de familia, sólo se pueden esperar mayores diferencias regionales, especialmente para los vertebrados, al nivel de la especie o sub-especie. Para una comprensión más profunda de posibles hechos biogeográficos es primero que nada necesario un extenso análisis faunístico. De hecho, la revisión cuidadosa de grupos pequeños, por ejemplo el género marsupial *Marmosa* (Tate, 1933) o *Heliconius* (Lepidoptera) (Emsley, 1965) han mostrado patrones de distribución que nos permiten introducirnos notablemente en los postulados paleogeográficos o ecológicos.

Los dos más recientes intentos de subdividir la Región Neotropical en un número de provincias faunísticas han debido, en primer lugar, renunciar a tener una base amplia. Están esencialmente basados en la distribución de los Arachnida (Leitao, 1937, 1943, 1946) y de los mamíferos (Cabrera y Yepes, 1940). La justificación biológica para esta división puede derivar del hecho de que los autores, a pesar de haber usado grupos animales bastante diferentes, llegaron a una zonación muy similar; esta zonación, más aún, correspondió a las principales formaciones del continente. Para caracterizar las grandes regiones, como en el caso mencionado más arriba, algunos grupos de mamíferos parecen ser particularmente apropiados. Esto es verdad no sólo a causa de que su distribución es relativamente bien conocida sino que, también, a causa de que sus dependencias biológicas o ecológicas parecen determinar su distribución en mayor forma que los factores geográficos. En la figura 1 se dan en forma algo modificadas las divisiones zoogeográficas propuestas por Cabrera y Yepes. Las 13 provincias están delimitadas geográficamente de la siguiente manera:

1.— América Central: parte de la Provincia Centroamericana de la Región Guayano Brasileña (según Herschkowitz, 1953), área de pluvisilva tropical de la costa pacífica del Noroeste de Colombia, que se alarga hacia el Centro América.

2.— Caquetio: la cuenca del Orinoco en Venezuela y el Este de Colombia, en las cuales predominan las sabanas (en Cabrera y Yepes: Distrito Sabánico).

3.— Hylaea: región de pluvisilva tropical dentro del área del sistema fluvial del Amazonas y el Orinoco (en Cabrera y Yepes: Distrito Amazónico).

4.— Bororo: sabanas y estepas desde el norte del Chaco hasta las fuentes del río Tocantín y río Paraguay (Campos Cerrados del Centro del Brasil).

5.— Carirí: Noroeste Brasileño, distrito semiárido en la región del río Paranaibo y el río San Francisco (Bororo y Carirí en Cabrera y Yepes, combinados como un Distrito Tropical).

6.— Tupí: bosques costeros del sur del Brasil desde Bahía Azul a Santa Catarina.

7.— Guaraní: distritos mezclados y transicionales entre las Regiones Guayano-Brasileña y Andino-Patagónica, incluyendo selvas, sabanas y estepas en el Sur del Paraguay, Sur del Brasil, Uruguay y Noroeste de Argentina.
8.— Incásica: distritos mezclados y transicionales entre el área faunística Andino-Patagónica, Centroamericana y Guayano-Brasileña, alcanzando desde los distritos costeros inferiores en el extremo Norte de Chile, vía los valles de Bolivia y Perú que están alineados con la costa Pacífica, hasta las regiones montanas de Colombia y el Oeste de Venezuela.
9.— Pampa: paisajes de estepa de las regiones costera y central de Argentina.
10.— Patagonia: Distritos de Patagonia incluyendo el paisaje "Monte".
11.— Sub-Andina: plataforma Este y distritos de moderada altitud en Argentina, entre los 45º latitud Sur y el altiplano Peruano-Boliviano.
12.— Chile: valles y zonas de moderada latitud en Chile con excepciones de los extremos Norte y Sur.
13.— Andes: regiones de alturas de Los Andes desde el Norte de Argentina hasta el Ecuador.

Hasta ahora no hay estudios sintéticos de la distribución de las faunas límnicas de Sudamérica. Sólo los moluscos y peces pueden ser considerados como relativamente bien conocidos (cf. Jaeckel p. 794, Gery, p. 828). Los ocho distritos faunísticos en que Gery (su Fig. 1) dividió los diferentes sistemas de corrientes y distritos fluviales, coinciden notablemente con las provincias faunísticas dadas aquí. Sin embargo el modelo de distribución de los peces aún deja muchas preguntas sin responder. Aunque los sistemas fluviales de, por ejemplo, el Orinoco, Amazonas, Tocantin y San Francisco, actualmente se comunican entre ellos, existen entre estos ríos diferencias faunísticas considerablemente mayores que entre el Amazonas y el Río Paraguay, los cuales como Haseman en 1912 descubrió, no tienen en la actualidad ninguna conexión.

En la división del continente en las provincias enumeradas se ha hecho un intento de delimitar distritos condicionados histórica y ecológicamente. Tal división, sin embargo, no puede aún entregar un cuadro exacto de los particulares aspectos biogeográficos de los mayores tipos paisajísticos conocidos, ni tampoco pueden expresar las condiciones ecológicas regionales, a menudo fuertemente diferenciadas, que podrían llevar finalmente a una mejor comprensión sobre la existencia de los respectivos elementos faunísticos. Por esto es necesaria una mayor delimitación de los biotopos definidos por sus propias biocomunidades. Existen estudios sinecológicos apropiados especialmente para los Andes, los que muestran, a lo largo de grandes áreas, diferencias ecológicas notables, desconocidas en otros lugares. Estas diferencias ecológicas son causadas por las diferentes elevaciones y los grados de latitud tropical, así como también por el clima árido de la plataforma Oeste y el clima húmedo de la plataforma Este de los cordones montañosos, orientados de Norte a Sur.

Es posible distinguir en la plataforma Oeste de la Cordillera Peruana, dentro de la Provincia Incásica, al menos ocho tipos de selvas, aparte de una buena cantidad de otros biotopos más bien extremos y característicos; cada uno de estos tipos de selvas contiene elementos faunísticos especiales con modos especiales de distribución (Kopke 1958b). Las aves de las selvas montañosas del Sur de este distrito muestran, por ejemplo, mayores relaciones con el Norte, que las que tienen las especies de la plataforma Este de los Andes, ubicadas geográficamente mucho más cerca (Kopke 1958a). La Provincia Chilena, por ejemplo, está dividida en seis grandes biotopos: desierto, formación de matorral, sabana,

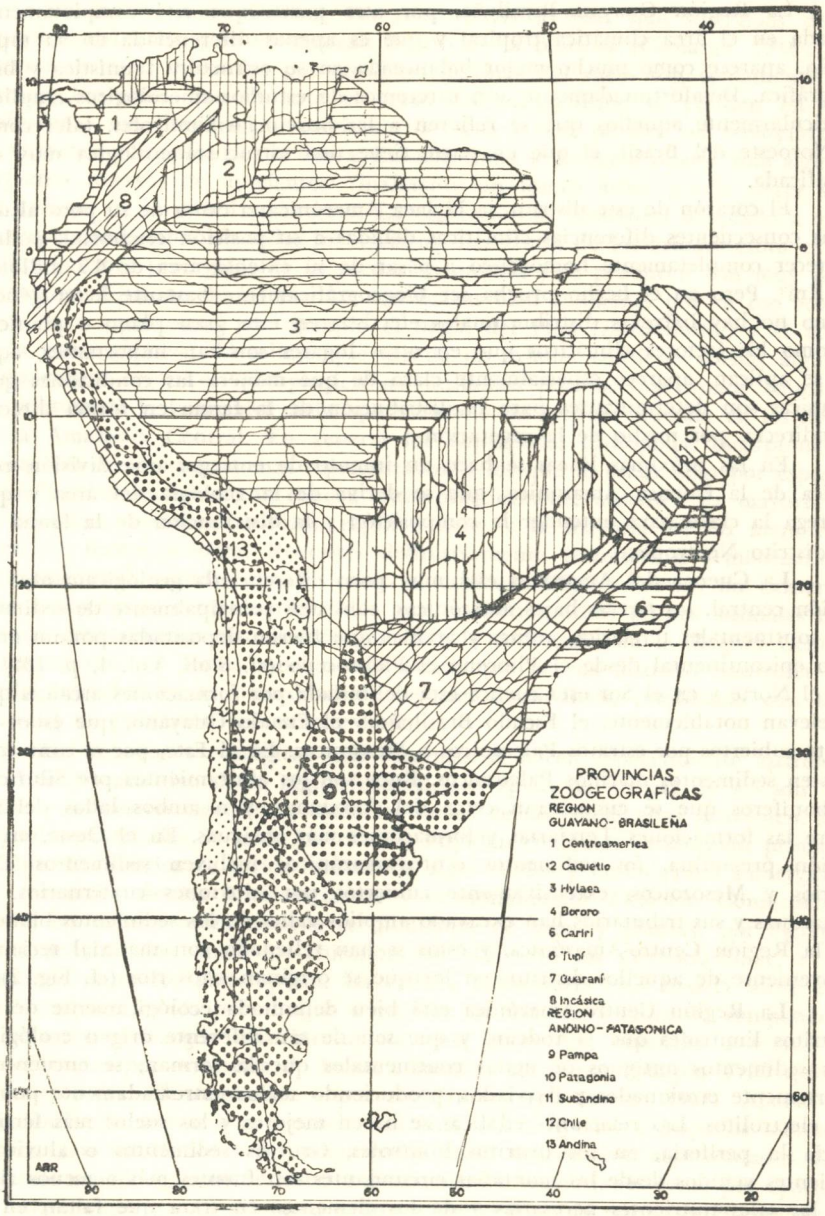

Fig. 1.— Provincias Zoogeográficas Sudamericanas.

selva, estepa y altas montañas (Mann, 1960), y más aún, éstos pueden ser subdivididos en el sentido de su eje Norte-Sur (Kuschel, 1960).

Las diferencias biogeográficas dentro del área Andina de la Región Andino-Patagónica pueden en general reconocerse fácilmente, y ya que no se trata del resultado de factores históricos, puede ésto deberse a la variable topografía y a las condiciones climáticas estrechamente correlacionadas.

La Región Guayano-Brasileña, por otra parte, que está completamente situada en el área climática tropical y que es apenas diferenciada en su topografía, aparece como mucho mejor balanceada en su estructura faunística y biogeográfica. Desafortunadamente aún carecemos de estudios sinecológicos amplios, particularmente aquellos que se refieren a las provincias limítrofes, tales como el Noroeste del Brasil, el que en parte tiene una estructura ecológica muy diversificada.

El corazón de este distrito, la Hylaea Amazónica, a causa de su poca altura y las consecuentes diferencias climáticas debidas a su posición ecuatorial, podría aparecer completamente homogéneo a pesar de su extensa área de 4.7 millones de Km^2. Pero en el hecho prueba ser biogeográficamente bastante heterogéneo. Como no hay barreras distribucionales efectivas en este gran plano o planicie, y como los factores climáticos que en otros lugares son tan importantes, aquí no se aplican, aparece especialmente claro de qué manera las condiciones geoquímicas son determinantes para la distribución de la fauna en forma directa, o indirecta, por medio de la vegetación.

En las próximas líneas se hace un intento de entregar una división ecológica de la Cuenca Amazónica, que se deriva de la geología del área y que entrega la clave para entender la composición y la distribución de la fauna de su distrito Neotropical.

La Cuenca del Amazonas está muy poco diferenciada geológicamente. La región central, las tierras bajas amazónicas, consisten principalmente de sedimentos continentales terciarios, arenas y arcillas que fueron depositadas por un gran lago epicontinental desde el Plioceno el Pleistoceno (cf. Sioli, Vol. 1, p. 138/9). En el Norte y en el Sur esta cuenca está delimitada por formaciones arcaicas que se elevan notablemente, el Escudo Brasileño y el Escudo Guayano, que están en parte cubiertos por estratos Paleozoicos o Mesozoicos. En el Este, por el contrario, existen sedimentos marinos Paleozoicos. Estos son los afloramientos pre Silúricos, carboníferos que se encuentran cerca del Amazonas, y a ambos lados del río entre las formaciones Terciarias y formaciones más antiguas. En el Oeste, en la región preandina, los sedimentos centro-amazónicos incluyen sedimentos Terciarios y Mesozoicos, extensivamente cubiertos por aluviones cuaternarios. El Amazonas y sus tributarios han excavado amplios valles en los sedimentos blandos de la Región Centro-Amazónica, y éstos se han rellenado con material reciente, proveniente de aquellos distritos en los que se originan estos ríos (cf. Fig. 2).

La Región Centro-Amazónica está bien delimitada ecológicamente de los distritos limítrofes que la rodean, y que son de tan diferente origen ecológico. Los sedimentos antiguos de aguas continentales que la forman, se encuentran fuertemente erosionados y lixiviados, produciendo suelos extremadamente pobres en electrolitos. Las relaciones edáficas se hacen mejores y los suelos más fértiles hacia la periferia, en los distritos limítrofes. Gruesos sedimentos o aluviones recientes venidos desde las montañas circundantes son fuentes más o menos ricas de las sales nutrientes necesarias y de los elementos en traza que faltan en el paisaje Centro-Amazónico.

En concordancia con su distinto origen geológico, las áreas amazónicas periféricas exhiben considerables diferencias en su grado de fertilidad. Mientras que en el Norte y en el Sur los gneises fuertemente erosionados y las formaciones graníticas de los antiguos escudos aún representan en general paisajes pobres, e incluyen ocasionalmente suelos que difieren escasamente de los de la región central, en la región de los afloramientos carboníferos y en la zona pre-Andina existen bases ecológicas óptimas.

En la Amazonia Central, las sales nutritivas han sido sustraídas de la superficie del suelo y se encuentran dentro de la biomasa (Camargo, 1948). Las reservas de éstas, liberadas por erosiones mayores del suelo son sumamente pequeñas. Las sales que durante el curso del metabolismo se pierden en este ambiente y son llevadas por corrientes de agua y ríos, pueden ser reemplazadas en su mayor parte sólo por la lluvia. Existen, como se ha mencionado, sólo algunas pequeñas reservas de nutrientes: finalmente un nuevo árbol puede crecer sólo del cadáver de un árbol ya muerto. La vegetación se encuentra adaptada a estas extremas condiciones en todos los aspectos. Las frutas de los árboles están extraordinariamente protegidas de la predación animal y se producen con muy poca frecuencia. Ninguna de las plantas amazónicas bien conocidas por su uso económico crece aquí, como por ejemplo el nogal del Pará *(Bertholletia)* y el árbol de la goma *(Hevea)*. El follaje que cae de los árboles contiene apenas algunos componentes orgánicos que pueden ser utilizados por los organismos animales. La pobreza de la fauna del suelo aparece como un carácter notable en las selvas de la Amazonia Central. En general los Diplopoda, Chilopoda, escorpiones y arañas del suelo están apenas representados, y los que lo están, sólo por especies pequeñas. Los moluscos con concha están prácticamente ausentes. La mayoría de las hormigas, termites, anfibios, reptiles, aves, y la mayoría de los mamíferos viven en forma arbórea. Roedores definitivamente terrestres o semi-acuáticos, particularmente grandes especies como el capibara *(Hydrochoerus)* no existen o están pobremente representadas. Más aún, existen muchos grupos animales que aunque generalmente distribuídos por toda la Amazonia, en la Región Central se encuentran, en forma much,o más escasa que en los distritos limítrofes. Se puede entender así la diversidad de especies dominantes, combinada con una densidad de población sumamente baja.

Las relaciones ecológicas más extremas se hacen especialmente aparentes en el medio acuático de la región central. Las aguas de un pH de 4.5 son tan ácidas y pobres en electrolitos como los suelos de las cuales ellas provienen. Las pequeñas cantidades de sales (nutrientes) impiden cualquier producción primaria notable. Las corrientes y ríos carecen de algas verdes y fanerógamas sumergidas, con excepción de las Utriculariaceae y ocasionalmente *Thurnia*. Consecuentemente, no existen animales que se alimenten de algas y plantas; por ejemplo larvas de culicidos, entre los chironomidos (Diptera) los Orthocladiinae, y los Corixidae entre los Heteroptera. La cadena alimentaria está basada sobre material orgánico lavado por el agua o que cae en el agua, o sobre un componente de bacterias y hongos aún incompletamente conocidos, obtenido a través de microfiltrados por una serie de larvas e insectos como por ejemplo Trichoptera, Ephemeroptera, Chironomidae y por zooplancton (cf. Sattler, 1963). Aparte de la ausencia de moluscos con concha calcárea, los anfípodos e isópodos tampoco existen. Los ostrácodos y las sanguijuelas están escasamente representados. Las larvas de aquellos grupos de insectos generalmente vegetarianos como por ejemplo los Ephemeroptera o Lepidoptera están representados aquí por especies carnívoras.

Tanto en el ambiente terrestre como en el ambiente acuático, y en asociación con la vegetación, puede observarse un incremento cuantitativo y cualitativo en la mayoría de los grupos animales, hacia los distritos limítrofes o periféricos. Las selvas poseen árboles diferentes y casi siempre más grandes; los *Bertholletia* (nogal del pará) y *Hevea* (árbol de la goma) son característicos. Entre los moluscos se encuentran especies gigantes *(Strophocheilus)* en el piso de las selvas, mientras que muchas otras especies grandes (por ejemplo los Diplo-

poda, Chilopoda y arañas) existen aquí con una densidad de población sumamente incrementada. La vida silvestre es visiblemente mayor. Se encuentran frecuentemente en el agua algas verdes y plantas con flores sumergidas, así como almejas y caracoles. La fauna de peces es muy pronunciada, al menos en sus aspectos cuantitativos. Todos los peces ornamentales que se pueden capturar en grandes cantidades o exportar, se originaron de las áreas amazónicas limítrofes, la Región Pre-Andina, o la parte anterior del Escudo Guayano. La notable distribución del género de characidos *Hemibrycon,* que está restringido a las corrientes de agua sobre el Escudo Guayano y que no tiene especies que lo representen en la cuenca centro amazónica, puede ser explicado como el resultado de factores biológicos y ecológicos nutritivos y no como el resultado de un aumento en el O_2 disponible (Gery, 1962).

Esta pronunciada división ecológica que se ha demostrado para la Amazonia, en un área central con bajos contenidos de nutrientes y baja productividad, y distritos periféricos relativamente ricos en nutrientes y de alta productividad, es difícilmente reconocible y había pasado hasta ahora desapercibida. Esto se debe a que todos los grandes ríos que provienen de los distritos periféricos han formado valles muy amplios en la región centro-amazónica. Estos valles se han rellenado con aluviones recientes que se originan en los distritos "fuentes" de los respectivos ríos, y corresponden con éstos en el contenido de nutrientes de sus suelos. Así, el valle del Amazonas-Madeira, que en algunos lugares tiene más de 100 Kms. de ancho y que posee una Varzea o región aluvial, representa biogeográficamente una extensión del distrito limítrofe preandino (cf. Fig. 2). En forma similar, el curso inferior de los valles de los tributarios Norte y Sur forman puentes ecológicos entre el Escudo Brasileño o el Escudo Guayano y la corriente del Amazonas. Todos estos Valles de los cursos inferiores de los ríos, con sus suelos aluviales fértiles, son aloctonos ("umraumfremd" *) a la Región centro amazónica. Bajo condiciones climáticas similares, e independientes de los períodos fluviales más o menos estacionales, ofrecen un medio ambiente completamente diferente del que posee la "terra firma" periférica. Elementos faunísticos y florísticos de los distritos periféricos encuentran aquí biotopos apropiados. Ejemplos particularmente notables se encuentran en el mundo vegetal. Arboles característicos del paisaje fluvial centro amazónico, por ejemplo el Samaúma *(Ceiba),* el Imbaúba *(Cecropia),* el árbol de la goma *(Hevea)* y el "pasto flecha" *(Gynerium),* son elementos de los distritos periféricos en todos los lugares y crecen también fuera de las regiones aluviales, es decir, en la "terra firme". La única especie de sauce de la Amazonia, *Salix humboldtiana,* que está ampliamente distribuida en la región pre-Andina, se extiende en la Várzea del valle amazónico hasta la boca del río Xingu, esto es, bastante adentro en la región centro amazónica. Por el lado botánico (Duke y Black, 1953) se ha observado que en el curso superior del Amazonas, la Várzea, o zona de la selva aluvial, se asemeja notablemente en su composición a las selvas de la "terra firme" local, que no están sujetas a aluviones, mientras que no ocurre lo mismo en el curso medio e inferior del río.

Aunque nuestro conocimiento faunístico del distrito amazónico es aún muy deficiente, hay sin embargo bastantes indicaciones de que existen varias especies en los valles fluviales del Distrito Centro Amazónico que están, por otra parte restringidos a los distritos periféricos. Las distribuciones, particularmente de insectos que hasta ahora habían sido difíciles de interpretar, pueden

* Sensu Schwabe 1942.

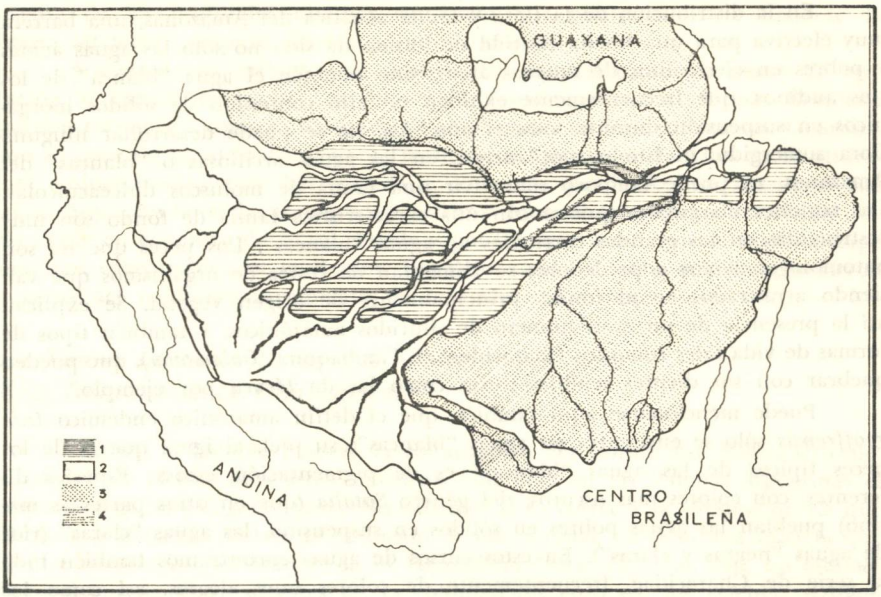

Fig. 2.— División ecológica del paisaje de pluvisilva en la cuenca amazónica

1-4 distritos en los cuales domina la pluvisilva.

1.— Centro-amazonia, suelos extremadamente pobres en sales minerales, derivados de sedimentos terciarios continentales, florística y faunísticamente una zona pauperizada. No existen en las aguas moluscos con concha calcárea.

2.— Tierras pre-andinas y terrenos de origen aluvial (Várzea) de los ríos andinos y pre-andinos en la región centroamazónica. Suelos ricos en sales nutrientes, la mayoría sobre sedimentos aluviales y diluviales de formaciones Terciarias y Mesozoicas, flora y fauna desarrollada óptimamente.

3.— Distritos fronterizos al Sur y Norte del Amazonas, suelos relativamente pobres en sales nutrientes, más ricos en los distritos expuestos. Geológicamente dentro del área de las formaciones Precámbricas de los escudos Guayano y Brasileño central, que están parcialmente cubiertos por capas Paleozoicas y Mesozoicas y aluvium reciente (arena). Flora y fauna moderadamente a bien desarrollada, pobre en moluscos.

4.— Afloramientos carboníferos, formaciones calcáreas en la región de los depósitos marinos paleozoicos, flora y fauna óptimamente desarrolladas, rica en moluscos.

ser ahora bien explicadas. Así Gunther (1940) indicó para el valle centro-amazónico una cantidad de elementos faunísticos pre-andinos y colombianos característicos entre los Orthoptera, escarabajos y mantidos. El hecho de que muchas especies no pueblen el valle del Amazonas completamente de Este a Oeste puede ser el resultado de un cambio profundo en el paisaje del río en su curso inferior. Las selvas de Várzea han sido extensamente desplazadas y han dado paso a grandes pastizales, o bien a bosques de palmas en el área de la desembocadura del río.

En la distribución de la flora y fauna acuática del Amazonas, una barrera muy efectiva para una buena cantidd de formas ha sido no sólo las aguas ácidas y pobres en electrolitos de muchas áreas, sino también el agua "blanca" de los ríos andinos, que frecuentemente exhiben un alto contenido de sólidos inorgánicos en suspensión durante todo el año. Así, no se puede desarrollar ninguna flora sumergida, ni fito o zooplancton, en las aguas arcillosas o "blancas" del Amazonas, ni puede tampoco sobrevivir una fauna de moluscos dulceacuícolas. Las regiones marginales quietas con una característica fauna de fondo son muy restringidas en las grandes corrientes de aguas "blancas". Los peces que no son entomófagos aéreos o predadores se alimentan de restos de organismos que van siendo arrastrados en el fondo, principalmente de origen vegetal. Se explican así la presencia de un gran número de silúridos amazónicos, y también tipos de formas de vida tales como los Characidae, el Tambaquúa *(Colossoma),* que pueden quebrar con sus dientes semillas duras como las de *Hevea* por ejemplo.

Puede mencionarse aquí también que el delfín amazónico endémico *Inia geoffrensis* sólo se encuentra en aguas "blancas"; su piel, al igual que la de los peces típicos de las aguas "blancas" es de pigmentación escasa. Especies diferentes, con colores más oscuros, del género *Sotalia* (que en otras partes es marino) pueblan las aguas pobres en sólidos en suspensión, las aguas "claras" (ríos de aguas "negras y claras"). En estos cursos de aguas encontramos también toda la serie de Characidae, frecuentemente de colores muy alegres, así como los Cichlidos predadores.

Sudamérica, el Continente de la Mayor Densidad de Especies.

Una de las características especialmente notables de la fauna Neotropical de las selvas y aguas tropicales, es la acumulación de especies diferentes en un biotopo que es profundamente homogéneo ecológicamente hablando; tales acumulaciones son desconocidas en otras zonas del mundo comparables.

Colombia, con 1.556 especies, es el país con la mayor riqueza de formas dentro de las aves, (Meyer de Schauensee, 1964), mientras que el sistema del río Amazonas constituye las aguas más ricas en peces sobre la tierra. En un pequeño río pueden, generalmente, encontrarse más de 100 peces diferentes, y de un pequeño curso de agua al interior de la selva, de alrededor de un metro de ancho, pueden liberarse alrededor de 100 Quironómidos diferentes (Diptera) en un solo día. Wallace (1853) y Bates (1869) fueron sorprendidos de la inmensa riqueza de mariposas diurnas. Bates, por ejemplo, colectó 1.200 especies en el valle del Amazonas desde la boca del río, hasta Tefé (Amazonia Central) y sólo en Belém encontró 400.

Se han hecho intentos en el sentido de explicar esta acumulación tan poco usual de especies, en términos de una secuencia más rápida de generaciones y una tasa de mutación consecuentemente incrementada (cf. Hesse, 1924). Esta presunción sin embargo, se ve refutada por el hecho de que no encontramos en la fauna paleotropical ni siquiera números comparables de especies. Es más probable que en el curso del tiempo geológico, los bloques continentales de Sudamérica tales como el escudo Guayano, el Escudo Centro Brazileño, y el Noreste del Brasil, representaron regiones de evolución extensamente aisladas, bajo condiciones climáticas similares. En esta vasta región bajo condiciones tropicales específicas, la fusión ocasional de diferentes distritos faunísticos no redundó en una extinción, sino en una notable coexistencia de especies emparentadas. Más aún, la Región Sudamericana parece haber permanecido en toda su extensión

exenta de los profundos cambios climáticos que pudieron haber limitado la fauna altamente tropical directa o indirectamente.

A menudo se atribuye una importancia especial como un centro de evolución al Escudo Guayano. Las diferencias faunísticas con el Escudo Brasileño pueden entenderse como el resultado de condiciones ecológicas distintas. Guayana, con su posición ecuatorial y regiones montañosas (alrededor de 3.000 m de altura) está ecológicamente muy diferenciada, mucho más que la Región Brasileña. Las selvas tropicales húmedas transgreden las zonas húmedo-temperadas, condición que no existe en el centro de Brasil. Puede suponerse que existieron en algún tiempo biotopos comparables en la Región Brasileña también, pero que desaparecieron a causa del paulatino incremento de la aridez del paisaje local.

La Fauna de Sudamérica y el Peligro que para Ella Representa la Civilización.

Cuando el hombre empezó la colonización del Continente Sud-Americano, alrededor de 10.000 años atrás, encontró aún vivo en las Pampas argentinas el perezoso gigante *(Megatherium)*. No sabemos si es correcta la presunción de que él causó o al menos aceleró la extinción de este animal, de la misma manera que se dice sucedió con el Mamut en el Hemisferio Norte (4). Más aún, no estamos en posición de decir si antes de la colonización europea, los pueblos nativos, con su baja densidad de población y con su primitiva forma de vida, produjeron en algunas formas cambios faunísticos importantes. En los últimos 100 años sin embargo, y hoy en día en forma paulatinamente incrementada a causa de la extensa explotación, el paisaje natural en el cual los indígenas alguna vez se desenvolvieron en forma tan armónica ha sido alterado o disturbado de tal manera, que la fauna original no ha podido sobrevivir o finalmente ha desaparecido.

Así, el guanaco, el animal característico de los paisajes abiertos de la zona templada del Sur ha sido prácticamente exterminado. Los límites de distribución Sur del Jaguar han sido desplazados durante los últimos 150 años más de 1.500 Kms. hacia el Norte, desde el Río Negro al Sur de Argentina, hasta el Trópico de Capricornio. Aparte de una innumerable cantidad de otras especies, los papagayos, por ejemplo, ya no anidan en las antiguas selvas que cubrieron el estado de Sao-Paulo (Brasil). Por su importancia en la peletería, la chinchilla del sur de Los Andes pudo ser preservada de la desaparición en último momento a causa de que fue posible criarla fuera del continente.

Especialmente en las regiones climáticas templadas y subtropicales, que hoy en día representan los centros de población de Sudamérica, los grandes vertebrados así como innumerables invertebrados (tales como insectos) se encuentran condenados a la extinción. En su mayor parte desaparecerán antes que la ciencia haya tomado nota de ellos, por no habérseles considerado al establecer las reservas nativas.

Actualmente en las regiones tropicales el hombre prefiere utilizar las sabanas y las estepas más bien que las selvas para el pastoreo. De aquí que éstas hayan sido utilizadas y destruidas rápidamente por las quemazones anuales usuales. Por otro lado, las regiones selváticas tropicales de Sud-América han sido

(4) Algo semejante ocurrió con el Mastodonte en Sudamérica, del que se han obtenido evidencias de haber sido cazado por el hombre hace 11.000 años aproximadamente, habiéndose extinguido en el Reciente. (Montane, Science 168:1137-1138, 1968). (N. del T.).

utilizadas por el hombre hasta ahora en forma muy poco importante. Sin embargo, actualmente está trabajando con toda su capacidad para utilizar esta jungla original de gran extensión que aún permnece intacta. Ya no se presentan dificultades, principalmente a causa de las posibilidades técnicas en los equipos modernos de construcción de carreteras. Se puede prever el día en que la Región Amazónica habrá sido destruida, si el hombre continúa con sus procedimientos tal como lo ha hecho hasta la actualidad, y la velocidad de destrucción de las selvas se acelera en la forma correspondiente. Un gran número de animales de importancia económica enfrentan ya, en la Región Amazónica la extinción. El hecho de que esto suceda con una densidad de población tan baja, cercana a 0.5 habitantes/Km^2, en un paisaje que de no ser por esto, habría permanecido intacto, debe llamarnos poderosamente la atención. Tiene una correlación inmediata con las condiciones ecológicas especiales de la Amazonia, sólo débilmente balanceadas con respecto a la reserva, generalmente muy baja, de nutrientes que ésta posee. Partes separadas de la biocenosis pueden reemplazarse sólo lentamente. El peligro está aún limitado a la destrucción de algunos animales acuáticos o semiacuáticos, ya que hasta ahora sólo el biotopo de aquellos puede ser controlado. Estos son el manatí *(Trichechus),* la nutria gigante *(Pteronura),* el caimán, particularmente *Melanosuchus niger,* la gran tortuga de río *Podocnemis expansa,* y en casi todos los distritos, el pez gigante *Arapaima gigas.* Los delfines no están aún en peligro, ya que están protegidos por un tabú indígena que ha sido mantenido por la población neo-Brasileña. Sin embargo, la penetración paulatina en los distritos de selvas hasta ahora difícilmente penetrables, por los caminos, ha creado la posibilidad de controlar los biotopos terrestres cuya fauna no había sido amenazada. Es por lo tanto un buen momento para instaurar los Parques Nacionales y Reservas en aquellas partes de la Amazonia que aún no han sido abiertas, de manera que se mantenga parte de la peculiar abundancia y diversidad de la fauna Neotropical para las generaciones próximas.

Resumen

La fauna Sudamericana es extraordinariamente rica en especies animales endémicas. Se ha desarrollado completamente aislada de los otros continentes. Grupos de animales filogenéticamente antiguos muestran estrechas relaciones con la fauna de Africa y con la faun del área Australo-Neocelandesa, pero generalmente ninguna relación con Norte-América, geográficamente mucho más cercana. Un intercambio directo de fauna entre Norte y Sud-América se hizo sólo posible después de la formación del puente terrestre Centroamericano durante el Plioceno superior especialmente a algunas familias de mamíferos. Fuera de esto, sin embargo, algunos pocos representantes de varios grupos animales parecen haber tenido éxito al alcanzar o dejar el continente Sudamericano desde el Norte y el Sur antes del intercambio pliocénico de fauna. En relación con la invasión de mamíferos placentados neárticos en el área Neotropical muchos de los mamíferos Sud-Americanos antiguos, de los mismos nichos ecológicos, desaparecieron. Permanecieron una serie de marsupiales y algunos tipos de edentados fuertemente especializados.

Zoogeográficamente, Sudamérica puede ser dividida en una región tropical, la guayano-Brasileña y una región moderada, la Andino-Patagónica. Mientras que la fauna tropical sugiere relaciones filogenéticas con Africa, la fauna de las zonas moderadas muestra una relación más estrecha con la fauna de Australia y Nueva Zelandia. Adicionalmente, la fauna de la región Guayano-

Brasileña está bien adaptada a la vida en la selva y la fauna de la región Patagónico-chilena a la pradera abierta. La fauna sudamericana alcanza su mayor desarrollo en la región de la pluvisilva tropical. Aquí en casi todos los grupos animales la diversidad de especies, la abundancia de diferentes formas de vida, es extraordinariamente alta, en comparación con la fauna de otras áreas ecuatoriales del mundo. Las estepas tropicales y sabanas que bordean las áreas selváticas o que están rodeadas por aquéllas son sorprendentemente pobres en especies. También en la Región Andino-Patagónica, a pesar de la poco usual riqueza de especies endémicas, la densidad de especies es mucho más pobre que la de áreas ecológicamente comparables de otras partes del mundo. Las biocenosis de varios biotopos, como por ejemplo los bosques húmedos del Sur de Chile parecen no estar completamente ocupados ecológicamente.

En relación con las grandes áreas de tipos vegetacionales es posible definir una serie de provincias zoogeográficas. Dentro del área de pluvisilvia tropical, climáticamente muy homogénea existen varias áreas faunísticas que responden al grado de fertilidad del suelo y a la estructura geológica de la región.

Sudamérica, en relación a otras áreas comparables, tiene con mucho la población animal más rica de todos los continentes. El rápido y extenso desarrollo económico en vastas áreas hace peligrar la fauna; ésto es de la mayor importancia, ya que no ha sido posible establecer reservas suficientes. Aún en la Cuenca Amazónica, económicamente inexplotada, y apenas colonizada, algunas especies animales, antaño numerosas, se proximan a la exterminación.

BIBLIOGRAFIA

Bates, H. W. 1863. The naturalist on the river Amazons. London, J. Murray, 2 vols.

Besch, W. 1964. Systematik und Verbreitung der südamerikanischen rheophilen Hydrachnellen. Beitr. neotrop. Fauna 3(2):77-193.

Beurlen, K. 1961. Die palæogeographische Entwicklung des südatlantischen Ozeans. Nova Acta Leopoldina, N. F. 24(154):1-36.

Brundin, L. 1963. Limnic Diptera in their bearings on the problem of transantarctic faunal connections. X Pacific Sci. Congr., Hawaii. Honolulu, Bishop Museum Press, p. 425-434.

Brundin, L. 1965. On the real nature of transantarctic relationships. Evolution 19 (4):496-505.

Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. — With a monography of the subfamilies Prodonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. K. svenska Vetensk-Akad. Avh. Naturskydd, Stockholm 11(1):1-472.

Cabrera, A. & *J. Yepes.* 1940. Mamíferos Sud-Americanos. Buenos Aires, Compañía Argentina de Editores.

Camargo, F. C. de. 1948. Terra e colonizacao no antigo e noro Quaternario da zona da estrada de ferro de Braganca, Estado do Pará, Brasil. Bol. Mus. Paraense E. Goeldi 10:123-147.

Darlington, Ph. 1957. Zoogeography; the geographical distribution of animals. N.Y., Wiley and Sons.

Darlington, Ph. J. 1966. Biogeography of the southern end of the world. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press.

Ducke, A. & *G. A. Black.* 1953. Phytogeographical notes on Brasilian Amazon. Anais Acad. Brasil. Cie. 25(1):1-46.

Dunn, E. R. 1931. The herpetological Fauna of the Americas. Copeia: 106-119.
Emerson, A. E. 1955. Geographical origins and dispersion of Termite genera. Fieldiana, Zool. 37:465-521.
Emsley, M. G. 1965. Speciation in Heliconius (Lep., Nymphalidae): Morphology and geographic distribution. Zoologica 50(14):191-254.
Fedorov, An. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. J. Ecol. 54(1):1-11.
Gery, J. R. 1962. Notes on the Ichthyology of Surinam and other Guianas. Bull. aquat. Biol. 3(28):65-80.
Griscom, L. 1935. The ornithology of the Republic of Panama. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 28:261-382.
Günther, K. 1940. Über die Verbreitung einiger Insekten im Gebiete des Amazonasstromes und die Frage eines columbischen Faunendistricts in der brasilianischen Subregion. Arch. Naturgesch., N.F. 9(4):450-500.
Harrington, H. J. 1962. Paleographic development of South America. Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol. 46(10):1773-1814.
Harrington, H. J. 1965. Geology and morphology of Antarctica. In: *v. Oye & v. Mieghem* (eds.), Biogeography and Ecology in Antarctica, Den Haag, Dr. W. Junk, Monographiae biol. 15:1-71.
Haseman, J. 1912. Some factors of geographical distribution in South America. Ann. N. Y. Acad. Sci. 22:1-112.
Hellmich, W. 1960. Die Sauria des Gran Chaco und seiner Randgebiete. Bayr. Akad. Wiss. Math. Natur. Kl.-Abh. N.F., Nº 101:1-131.
Hennig, W. 1957. Systematik und Phylogenese. Ber. Hundartjahrf. Dt. Ent. Ges., Berlin, Akademie Verlag, 50-71.
Hennig, W. 1960. Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. Beitr. Ent. 10:221-329.
Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Netropical mammals. Fieldeana: Zool. 36:583-620.
Hesse, R. 1924. Tiergeographie auf œkologischer Grundlage. Jena, G. Fischer, 1-163.
Holdhaus, K. 1920. Die geographische Verbreitung der Insekten. In: *Schrœder, Chr.:* Handbuch der Entomologie, Jena, vol. 2:592-1058.
Hooker, J. D. 1847. The botany of the antarctic voyage of H.M. discovery ships Erebus and Terror. 1839/43. Flora antarctica, vol. 2.
Illies, J. 1961. Verbreitungsgeschichte der Plecopteren auf der Südhemisphære. XI. int. Ent. Kongr., Wien (1960), 1:476-480.
Illies, J. 1965. Verbreitungsgeschichte der Gripopterygiden (Plecoptera) in der südlichen Hemisphære. Proc. 12. Int. Cong. Ent., London (1964): 467-468.
Illies, J. 1965a. Die Wegnersche Kontinentalverschiebungstheorie im Lichte der modernen Biogeographie. Naturwissenschaften 52 (18):505-511.
Illies, J. 1965b. Phylogeny and Zoogeography on the Plecoptera. Ann. Rev. Ent. 10:117-140.
Illies, J. 1966. Neue Theorien über die Kontinentaldrift. Zool. Anz. 177(1):46-50.
Jeannel, R. 1942. La genese des faunes terrestrtes. Paris, Presses Univ. France.
Koepke, M. 1958a. Die Vœgel des Waldes von Zárate. Bonn. zool. Beitr. 9:130-193.
Koepke, H. W. 1958b. Über die Wælder an der Westseite der peruanischen Anden und ihre tiergeographischen Beziehungen. Zool. Anz. 21:108-119.
Kraus, O. 1964. Mittelamerika — Bindeglied zweier Faunenreiche? Umschau 64(23): 718-722.
Kraus, O. 1964a. Tiergeographische Betrachtungen zur Frage einer einstigen Landverbindung über den Südatlantik. Natur Mus., 94(12):496-504.
Krieg, H. 1937. Der Gran Chaco als tiergeographisches Problem. Verh. XII. int. Zool. Kongr. 2:1229-1236.
Krœmmelbein, K.: 1966. Probleme des Gondwanalandes. Zool. Anz. 177(1):1-39.
Kuschel, G. 1960. Terrestrial zoology in Southern Chile. Proc. R. ent. Soc. Lond., B. 152:540-550.

Kusnezov, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. Acta Zool. Lilloana 19:25-186.
Manter, H. W. 1963. The zoogeographical affinities of trematodes of South American freshwater fishes. Syst. Zool. 12:45-70.
Matthew, W. D. 1915. Climate and evolution. Ann. N.Y. Acad. Sci. 24:171-318.
Mayr, E. 1946. History of the North American bird fauna. Wilson Bull. 58:1-41.
Leitao, C. de M. 1937. Zoogeografía do Brasil. Sao Paulo, Ed. Nacional.
Leitao, C. de M. 1943. Fauna Amazonica. Rev. bras. Geogr. 5(3):342-370.
Leitao, C. de M. 1946. As zonas de fauna da América tropical. Rev. bras. Geogr. 71-114.
Mann, G. 1960. Regiones biogeográficas de Chile. Invest. Zool. chil. 6:15-49.
Meyer de Schauensee, R. 1964. The birds of Colombia and adjacent areas of South and Central America. Narberth, Pa., Livingston Publishing Co.
Noodt, W. 1962. Über die Tierarmut in Chile. Zool. Anz., Suppl. 25:433-437.
Omodéo, P. 1958. Oligochetes. In. La Réserve Naturelle Intégrale du Mont Nimba. Cameroun. Mém. Inst. franc. Afr. noire Cent., 4:9-109.
Parodiz, J. J. & *A. A. Bonetto.* 1963. Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American Naiades (Pelecypoda: Unionacea and Mutelacea). Malacologia 1(2):179-213.
Petrunkevitch, A. 1930. The spiders of Porto Rico. Trans. Connecticut Acad. Sci. 30:1-355.
Romer, A. S. 1952. The mesozoic Tetrapods of South America. Discussion. In: *Mayr, E.,* The problem of land connections across the South Atlantic..., Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 99(3):250-254.
Sattler, W. 1963. Über den Kœrperbau, die Œkologie und Ethologie der Larve und Puppe von Macronema Pict. (Hydropsychidae), ein als Larve sich von Mikro-Drift ernæhrendes Trichopter aus dem Amazonasgebiet. Arch. Hydrobiol. 59(1):26-60.
Schmarda, L. K. 1853. Die geographische Verbreitung der Tiere. Wien, Gerold und Sohn.
Schmidt, K. P. 1954. Faunal realms, regions, and provinces. Q. Rev. Biol. 29:322-331.
Schmithhüsen, J. 1956. Die ræumliche Ordnung der Chilenischen Vegetation. Forschungen in Chile, Bonn. geogr. Abh. 17:1-86.
Schwabe, G. H. 1942. Zur Œkologie umraumfremder Quellen. Bot. Mag., Tokyo 56.
Simpson, G. G. 1951. History of the fauna of Latin America. Sci. Prog. (Seventh Series), New Haven, Yale University Press.
Tate, G. H. H. 1933. A systematic revision on the marsupial genus *Marmosa,* with a discussion on the adaptive radiation of the murine opossums (*Marmosa*). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., N. Y. 66:1-246.
Thenius, E. 1966. Ergebnisse und Probleme der Wirbeltierpalæontologie. Naturwissenschaften 53(11):261-268.
Wallace, A. R. 1853. A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro, with an account of the native tribes, and observations on the climate, geology, and natural history of the Amazon valley. London, Reeve and Co.
Wallace, A. R. 1867. The geographical distribution of animals with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. London, Macmillan, 2 vols.
Wilhelmy, H. 1951. Die eiszeitliche und nacheiszeitliche Verschiebung der Klima- und Vegetationszonen in Südamerika. Dtsch. Geographentag Frankfurt 1951, Tagungsber. und wiss. Abh. 28:121-127.

Dirección del autor: Dr. E. J. Fittkau
Max-Planck-Institut für Limnologie
Abt. Tropenœkologie
232 Plœn, Germany

BIBLIOTECA
IREN