

LA ZOOGEOGRAFIA TERRESTRE

Míchael Albarico

La región de la llanura de la costa Pacífica colombiana es una de las áreas más interesantes en el neotrópico, no solamente por su gran diversidad biológica, sino también por el papel histórico que ha jugado en la formación de la biogeografía actual del Nuevo Mundo. Generalmente se conoce por el nombre de la región chocona y se extiende desde las selvas bajas de Panamá oriental hasta la provincia de Esmeraldas en el Ecuador, incluyendo toda la costa Pacífica de Colombia, donde se encuentra el departamento del Chocó, del cual se deriva este nombre. Aunque es de origen relativamente reciente en comparación con el resto del neotrópico, por ejemplo la gran selva amazónica o el núcleo tropical centroamericano de Nicaragua y Honduras, su historia está estrechamente ligada a la de estas dos regiones y es clave para un mejor entendimiento del conjunto.

A nivel de clasificación biogeográfica, toda la superficie no sumergida de nuestro planeta está dividida en unas pocas unidades llamadas Regiones que corresponden en términos aproximados a bloques continentales. Así, Colombia pertenece a la Región Neotropical que incluye todo el continente sudamericano y se extiende a través de América Central hasta la porción tropical de México en las dos costas al sur de ese país. Allí el neotrópico se encuentra con la Región Neártica, que a su vez corresponde al resto del Nuevo Mundo.

La Región Neotropical, muy grande y con mucha variación climática, se puede dividir en tres partes de acuerdo con las diferentes condiciones ecológicas: la Subregión Antillana en el mar Caribe, la Subregión Patagónica en el cono sur del continente y extendiéndose hacia el norte en las elevaciones superiores de los Andes y la Subregión Brasileña que incluye todos los hábitats tropicales, desde la cuenca amazónica hasta Centroamérica y el sur de México. Esta última porción tropical está dividida, a su vez, en cuatro secciones que se podrían clasificar como Provincias: 1) la Costa Atlántica de Brasil Sudoriental; 2) la gran cuenca del Amazonas; 3) la Costa Norte colombo-venezolana; y 4) América Central con una extensión hacia el sur por la costa Pacífica de Colombia y Ecuador.

Puesto que una clasificación biogeográfica se hace con base en el conjunto de distribuciones de los grupos de seres vivos, incluyendo los varios niveles en la jerarquía taxonómica, es especialmente instructivo considerar el grado de endemismo (es decir, limitación de rango geográfico) con relación a las unidades reconocidas. Así, la Región Neotropical se reconoce como distinta a otras Regiones zoogeográficas por los grupos de animales que se encuentran única y predominantemente en ella. Como ejemplos podríamos citar: órdenes típicos como Xenarthra (los osos hormigueros, perezosos y armadillos), entre los mamíferos y Tinamiformes (los tinamúes) o Rheiformes (los ñandúes) entre los pájaros. Estos grupos están limitados a la Región Neotropical (con la aclaración que el armadillo común ha extendido su rango hasta el sur de los Estados Unidos). Entre órdenes de más amplia distribución, muchas familias son endémicas al Neotrópico: marsupiales de la familia Didelphidae (exceptuando una sola especie, *Didelphys virginianus*, que alcanza hasta Norteamérica), las pavas de la familia Cracidae, las ranas de la familia Leptodactylidae, entre muchas más.

Los animales más ligados al bosque lluvioso podrían ser característicos de la Subregión Brasileña: primates de la familia Cehidae, los perezosos (familias Bradypodidae y Megalonychidae), los pájaros maniquí de la familia Pipridae, entre otras. El endemismo que mejor caracteriza a la Provincia Centroamericana sería al nivel de género o especie: el covatierra *Orthogeornys* (Geomyidae), el murciélago *Vampyressa nymphaea* (Phyllostomidae), el mico *Cebus capucinus* (Cebidae), las ratas espinosas *Proechimys sernispinosus* y *Hoplomys gymnurus* (Echimyidae), la danta *Tapirus bairdii* (Tapiridae), la cotinga *Carpodectes* (Cotingidae), el pájaro hormiguero *Pittasoma* (Formicariidae), y el tucán *Selenidera spectabihs* (Ramphastidae), para mencionar sólo unos pocos ejemplos.

Dentro de la Provincia Centroamericana, la costa Pacífica de Colombia (incluyendo el extremo oriental de Panamá y el noroeste del Ecuador) se ha reconocido como un centro de endemismo y se podría reconocer oficialmente como la Subprovincia chocoana. De tantas especies endémicas podemos citar: los murciélagos *Rhinophylla alethina*, *Choeroniscus periosus* y *Platyrrhinus chocoensis*; el ratón *Heteromys australis*; y los pájaros *Bucco noanamae* y *Neomorphus radiolosus*. Entre los anfibios se han reportado 56 especies endémicas en el Chocó suramericano y de los reptiles, hay unas 30 especies limitadas a esta unidad zoogeográfica. Dentro de la misma costa Pacífica colombiana se ha demostrado que existen unos subcentros de distribución en varios grupos. Parece que la región de Buenaventura y las bocas del río San Juan representan algún tipo de barrera por lo menos para las aves y los anfibios (los grupos con los estudios más detallados) y que hay centros pequeños de endemismo de estos grupos al norte y al sur, efectivamente, partiendo la subprovincia chocoana en dos unidades inferiores.

En todos los grupos de animales, obviamente, la llanura del Pacífico comparte mucho de su flora y fauna con otras unidades biogeográficas. Ya se ha destacado la similitud con los bosques bajos de América Central, que es el área más cercanamente relacionada con el Chocó, tanto faunística como históricamente. En comparación con la costa norte de Colombia y Venezuela, la región chocoana es mucho más rica tanto en número de especies como en número de especies endémicas en todos los grupos. Además se comparte un porcentaje relativamente bajo de las especies presentes en esta zona en los grupos con menor capacidad de dispersión, como son los anfibios y reptiles. En los grupos más móviles, como las aves y los murciélagos, el grado de endemismo es menor y un porcentaje más alto de las especies es compartido con otras zonas.

Después del núcleo centroamericano, los centros de diversidad faunística de la cuenca amazónica son aquellos que tienen más en común con la costa Pacífica colombiana. Esto implica que las barreras que aíslan los bosques lluviosos de la costa Pacífica han sido, históricamente, relativamente fáciles de cruzar desde el Amazonas y viceversa. Se han señalado dos rutas principales - 1) del norte de los Andes de Colombia y Venezuela en los bosques del piedemonte y 2) cruzando los Andes por el Paso de Huancabamba entre el norte del Perú y el sur del Ecuador. Ambas rutas han existido temporalmente en el pasado, cuando las condiciones climáticas han cambiado, permitiendo que las barreras se redujeran.

Para entender mejor cómo la selva húmeda del occidente colombiano llegó a ser un centro de tanta diversidad y endemismo es necesario conocer los eventos, tanto geológicos como climáticos, que se combinaron para producir esta zona como la conocemos hoy en día. Los

factores más importantes para definir los grupos de animales que llegaron a habitar el netrópico han sido las conexiones que han existido durante el tiempo geológico con otros continentes. Mucho antes de que existiera el área geográfica del Chocó, América del Sur se encontraba poblada por animales (y plantas, por supuesto) provenientes del supercontinente sureño llamado Gondwana, que estaba conformado por África, Australia, India y América del Sur. Cuando Gondwana se fragmentó, por movimientos de las placas tectónicas, América del Sur se separó para volverse un continente-isla. Esta separación comenzó desde el sur entre Africa y Sudamérica, siguiendo hacia el norte, abriendo de esta manera el oceano Atlántico del Sur. Al principio de la época Cenozóica, hace unos 65 millones de años, se había separado completamente de África y derivaba lentamente hacia el noroeste. Este aislamiento duró más de 50 millones de años, tiempo durante el cual la fauna fue cambiando por la evolución de acuerdo con los cambios climáticos y ecológicos que se daban. Sin embargo, hay evidencia de que el aislamiento durante este tiempo no fue completo, porque en el registro fósil aparecen unos grupos de repente hace unos 37 millones de años, posiblemente provenientes de África, la cual todavía se encontraba relativamente cercana.

Finalmente, la placa sudamericana alcanzó a chocarse contra aquellas en el Pacífico, produciendo una actividad volcánica y sísmica que causó el levantamiento de la cordillera de los Andes a lo largo del borde occidental. De igual manera, el choque entre las placas del Pacífico con la de Norteamérica causó una serie de eventos de orogenia (levantamiento de montañas) en las partes sur y oeste de esta última. Así se formó una serie de islas entre el núcleo centroamericano de Nicaragua-Honduras y el extremo noroccidental de América del Sur, es decir, lo que posteriormente se llamaría Colombia.

Los mismos movimientos tectónicos que fueron responsables del último levantamiento de los Andes también causaron dobleces geológicos en el Chocó occidental. En la época del Eoceno, que comenzó hace unos 55 millones de años, antes de la unión entre los dos continentes americanos, hubo un período de orogenia al occidente de la masa central de los Andes, ya en formación. Rocas de esta edad (y del Mioceno) se han encontrado en toda la cordillera costera desde Panamá a Cabo Corrientes, en la Isla Gorgona y en el noroccidente del Ecuador de esta manera se formó una cadena montañosa desde el fondo marino al occidente de América del Sur, o por lo menos, una serie de islas que bordeaba al occidente de la depresión llamada el Geosinclinal de Bolívar. Esta depresión fue en ese entonces una de varias conexiones marinas entre el Atlántico el Pacífico, separando así la tierra firme de los dos continentes que venían en rumbo de colisión. Con la constante presión entre los bloques continentales, el levantamiento de la cordillera Occidental y de la costera siguió durante el Mioceno, entre unos 22 a 5 millones de años antes del presente. A la vez, la erosión de estas dos cordilleras, principalmente de la costera, fue llenando la depresión del Geosinclinal. Los datos geológicos y paleontológicos indican que durante el Plioceno, desde unos cinco a tres millones de años, el, continuo levantamiento hizo una conexión entre la cordillera costera uniéndola como una espuela a Centroamérica, pero dejándola aislada de los Andes, sepa rada por el Geosinclinal con una orientación de norte a sur. Así esta fue la última barrera marina que quedó separando los continentes con dos ricas biotas, hasta el principio del Pleistoceno, hace tres millones de años.

Durante el período de acercamiento de los continentes algunos grupos biológicos comenzaron a intercambiarse, cruzando la barrera marina por medio de "saltos" de colonización a través de las islas en la región del Istmo de Panamá. Algunos grupos con mayor capacidad de dispersión, como por ejemplo las aves, las plantas y, tal vez, los insectos, brincaron con facilidad, efectuando un intercambio casi completo antes del cierre final del Geosinclinal de Bolívar. Otros grupos, como los peces de agua dulce, los anfibios y los mamíferos, se mantuvieron separados hasta tener una conexión de tierra firme. Sin embargo, en este último grupo, el registro fósil es excelente en Norte y Sudamérica; existen algunos buenos datos de grupos que, antiguamente, pudieron pasar de un lado al otro. Hay fósiles de perezosos terrestres en Norte América en el Plioceno (hace unos cinco millones de años), mientras algunos carnívoros (Mustellidae) y los ratones sigmodóntinos de origen norteamericano aparecen en el registro fósil de Sudamérica en esta misma época. Entonces, al final del Plioceno, hace tres millones de años, se encontraba América Central cubierta ya por bosques tropicales de origen sudamericano con una fauna básicamente de origen norteamericano, pero con unos cuantos grupos colonos que habían podido saltar la estrecha barrera marina que representaba el Geosinclinal de Bolívar. Esta misma flora y fauna seguramente habitaba también la espuela de Centroamérica que bajaba al occidente del Geosinclinal siguiendo las serranías costeras de Darién, los Saltos y Baudó. A poca distancia hacia el oriente, al otro lado de una estrecha barrera de mar, se encontraba una fauna netamente sudamericana en la cordillera Occidental.

Una vez que la zona del Geosinclinal se levantó sobre el nivel del mar, la gran mayoría de los grupos de animales pudieron aprovechar la conexión terrestre entre las serranías costeras y la cordillera Occidental para expandir su rango de distribución en el nuevo continente. Así, grupos netamente norteamericanos en su origen, tales como los mamíferos carnívoros, los venados (familia Cervidae), las ardillas (Sciuridae), los pájaros atrapamoscas (Tyrannidae), las serpientes venenosas (Crotalidae), las ranas arbóreas (Hylidae) y los sapos (Bufonidae), pudieron diversificarse en nuevos géneros y especies en América del Sur. A la vez, casi la totalidad de la fauna de las selvas húmedas en el noroeste del continente sur pudo colonizar los bosques similares que se habían formado en Centroamérica.

Sin embargo, no todos los grupos norteamericanos que se encontraban en la cordillera costera antes del cierre final del Geosinclinal de Bolívar, fueron capaces de aprovechar la conexión terrestre para colonizar la cordillera Occidental y, así, ganar acceso al resto de los hábitats disponibles en el "núcleo" de Sudamérica. De todos los grupos de mamíferos de Norte y Centroamérica que han colonizado Sudamérica, los roedores fosoriales (completamente subterráneos) de la familia Geomyidae (género *Orthogeomys*) sufrieron más limitaciones en su distribución hacia el sur. Llamados "tuzas" en México y "covatierra" (o "coya-coya") en el Chocó, estos fueron recién descubiertos (con una nueva especie) en Colombia. Llegaron hasta la Serranía del Baudó en el norte del Chocó, contigua a Panamá, pero no pudieron cruzar la llanura para llegar a la cordillera Occidental. Todo parece indicar que los suelos de la región del viejo Geosinclinal de Bolívar se mantienen inundados y no permiten la construcción de los túneles necesarios. De esta manera, la zona de la llanura que se encuentra entre los ríos Atrato y San Juan en el centro del departamento del Chocó (llamado el Istmo de San Pablo), sigue funcionando como una barrera biogeográfica para esta familia de roedores.

Otro caso similar, pero con éxito variable en la colonización de Sudamérica se mostró en los cangrejos de agua dulce (familia Pseudothelphusidae). En este grupo de invertebrados, que no soportan el menor contacto con el agua marina durante ninguna etapa de su vida, el género *Hypolohocera* alcanzó a colonizar los bajos al este de la Serranía del Baudó que drenan hacia el Pacífico y los ríos de la vertiente del Pacífico de la cordillera Occidental hacia el sur, llegando hasta el Ecuador y la Isla Gorgona. Mientras tanto, otro género de la misma familia, *Potamocarcinus*, que se conocía sólo en América Central, fue recientemente reportado sólo para la vertiente del Pacífico de la serranía costera cerca a la frontera con Panamá.

Después de que el intercambio faunístico entre Norte y Sudamérica hubiera establecido un equilibrio en ambos continentes, ya hacia finales del Pleistoceno, ocurrió otra serie de eventos que afectó notablemente la zoogeografía del neotrópico. Como se considera que la región chocona ha tenido un papel protagónico en este proceso, vale la pena repetirlo en algún detalle. Durante los últimos 500.000 años el clima mundial se ha vuelto menos parejo y las regiones polares se han enfriado. Un resultado de esto es que, durante unos ciclos de temperatura más baja, se han formado grandes glaciares en las regiones alejadas del Ecuador (y unos más pequeños en las montañas más altas en el trópico). El hecho de encontrarse tal cantidad de agua en forma de hielo sobre la tierra causó un descenso notable en el nivel de mar en todo el mundo durante las épocas de avance de las glaciaciones. Se cree que el nivel del mar se encontraba unos 160 metros más bajo que en la actualidad durante la penúltima glaciación hace unos 65.000 años y 110 metros hace unos 17.000 años. Esto implica que una gran área de la plataforma continental quedó destapada en las épocas pico de glaciación y que, obligatoriamente, muchas islas sobre esta plataforma se unieron a los continentes. Este fue el caso del occidente colombiano en donde, actualmente, es la Isla Gorgona, la cual se vio pegada al continente repetidamente, poblándola de flora y fauna. Con el retroceso de los glaciares durante las épocas interglaciales relativamente cálidas, el nivel del mar subió, aislando estos puntos más altos. Así la Isla Gorgona fue separada del continente hace unos ocho o diez mil años y elementos de su flora y fauna continental han venido extinguiéndose desde entonces.

Otro efecto importante de las épocas glaciales fue la formación de refugios de flora y fauna en los bosques lluviosos tropicales. En estas épocas, el clima mundial fue afectado y las regiones tropicales sufrieron condiciones más secas y frías que durante las interglaciales (por ejemplo, la actual). Como las selvas húmedas dependen de un cierto mínimo de pluviosidad, la relativa sequía hizo que este hábitat fuera reemplazado por hábitats más xéricos (con menos humedad) y abiertos en mucha de su extensión. Así la gran selva amazónica se vio restringida en varios centros aislados de mayor humedad y todas las especies dependientes del hábitat boscoso tuvieron sus distribuciones fragmentadas. El aislamiento genético entre las poblaciones alejadas favoreció la evolución de nuevas especies y subespecies mejor adaptadas a sus condiciones locales.

En las épocas interglaciales, con el aumento de las lluvias y de la temperatura, los bosques aumentaron su rango a partir de los refugios hasta reunirse, formando la selva amazónica casi continua que conocemos hoy. Las poblaciones de animales, antes aisladas, también tuvieron la oportunidad de ampliar su rango de nuevo. En algunos grupos las zonas de

hibridización entre subespecies parecen corresponder a encuentros entre poblaciones previamente aisladas en refugios diferentes.

La fluctuación climática durante la Edad de Hielo (los últimos 500.000 años) produjo una serie de épocas glaciales e interglaciales que causó una serie de eventos de fragmentación y reunión de las selvas. Se cree que estos eventos funcionaron como un motor de especiación en la selva Neotropical, una posible explicación para la reconocida alta diversidad de especies. Esta explicación se ha lanzado para muchos grupos donde la distribución de las especies parece corresponder con los propuestos refugios, tales como aves, lagartos, ranas y mariposas. Generalmente, la región chocoana se incluye como uno de los refugios principales y su alto grado de endemismo refleja la importancia de esta zona como centro de especiación.

Aunque somos capaces de reconstruir con alguna certeza los eventos del pasado que han sido importantes en formación de nuestra fauna actual, tenemos que reconocer que apenas hemos empezado a entender la complejidad de las relaciones zoogeográficas existentes. El estado de la investigación zoológica en la región chocoana está en su infancia; en unos cuantos grupos han hecho algunos estudios, mientras en muchos otros grupos es casi nada lo que se conoce. En algunos casos apenas se están comenzando los estudios taxonómicos que forman la base de nuestro sistema de clasificación. En otros casos la taxonomía básica está relativamente completa, pero hace falta revisar las relaciones evolutivas entre grupos a nivel de género y especie para poder reconocer los patrones comunes en organismos no relacionados. Son estos patrones los que nos dan la información necesaria para reconstruir la historia detallada de nuestra fauna.

Es válido señalar algunos grupos de animales donde nuestro conocimiento es especialmente limitado e forma de recomendaciones para investigaciones futuras. Clásicamente, se ha destacado la importancia de los animales dependientes de hábitats húmedos y el agua dulce como indicadores zoogeográficos, porqués muy sensibles a la desecación y no soportan el mínimo contacto con agua salada. Así podríamos sugerir estudios sobre los peces, cangrejos, caracoles y sanguijuelas de agua dulce como grupos importantes para investigar. Igualmente, los caracoles y babosas terrestres podrí aportar información interesante. Tal vez, la laguna grande en nuestro conocimiento zoológico tiene que ver con unos de los animales más diversos y abundantes, los insectos; hay muchos que tienen poca capacidad de dispersión por ser débiles al vuelo o por la pérdida de alas. Por ejemplo, las hormigas representan uno de los grupos más importantes ecológicamente en la selva húmeda, pero nuestro estado de conocimiento (especialmente en la región chocoana) es deficiente.

Es justo hacer un llamado de atención a las entidades interesadas en la vida silvestre y el patrimonio que esta representa. Por la tasa acelerada actual en la destrucción del hábitat y por tener una extensión geográfica limitada, el futuro de la naturaleza de la costa Pacífica de Colombia en este momento es deprimente. Hace falta apoyo económico para toda clase de trabajos de conservación, desde la formación de nuevos parques y reservas hasta una protección más efectiva de los existentes. Tal vez de más prioridad sería promover la educación ambiental y algunas alternativas económicas viables para la gente del campo. Finalmente, es importante emprender estudios biológicos básicos como los mencionados

anteriormente, porque nuestra flora y fauna están desapareciendo más rápido que nuestra capacidad de conocerlas.

BIBLIOGRAFÍA

Alberico, M. 1990. A new species of pocket gopher (Rodentia leomyidae) from South America and its biogeographic significance. PP. 103-111.

Brown, K.S., Jr. 1987. Biogeography and evolution of Neotropical Butterfly Pp. 66-104. En Whitmore, T.G. & G.T. Prance (eds) Biogeography and Quaternary history in tropical America. Oxford University Press, New York.

Dixon, J.R. 1979. Origin and distribution of reptiles in lowland tropical rainforests of South America. Pp. 217-240. En Duellman, W. E. (ed.) The South American herpetofauna: its origin, development and dispersal, Monograph No. 7 of the Museum of Natural History, The University of Kansas Lawrence, Kansas.

Haffer, J. 1967. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. "American Museum Novitates, 2294: 1-57.

Lynch, J. D. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. Pp. 189-215. En Duellman, W. E. (ed.) The South American herpetofauna, its origin, evolution and dispersal. Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas.

Prahl, H. 1898. Freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) of the Pacific drainage of Colombia. "Zool. Jb. Syst. 115: 171-186.