

ARTÍCULO:

Patrones zoogeográficos de los opiliones argentinos (Arachnida: Opiliones)

Luis E. Acosta

CONICET - Cátedra de
Diversidad Animal I,
Facultad de Ciencias Exactas,
Físicas y Naturales,
Universidad Nacional de
Córdoba,
Av. Vélez Sarsfield 299,
5000 Córdoba, Argentina.
lacosta@com.uncor.edu

Revista Ibérica de Aracnología

ISSN: 1576 - 9518.
Dep. Legal: Z-2656-2000.
Vol. 6, 31-XII-2002
Sección: Artículos y Notas.
Pp: 69-84.

Edita:

Grupo Ibérico de Aracnología (GIA)

Grupo de trabajo en Aracnología
de la Sociedad Entomológica
Aragonesa (SEA)
Avda. Radio Juventud, 37
50012 Zaragoza (ESPAÑA)
Tef. 976 324415
Fax. 976 535697
C-elect.: amelic@telefonica.net
Director: A. Melic

Información sobre suscripción,
índices, resúmenes de artículos *on
line*, normas de publicación, etc. en:

Página web GIA:

<http://entomologia.rediris.es/gia>

Página web SEA:

<http://entomologia.rediris.es/sea>

**PATRONES ZOOGEOGRÁFICOS DE LOS OPILIONES
ARGENTINOS (ARACHNIDA: OPILIONES)**

Luis E. Acosta

Resumen

Se presentan nuevos datos y una interpretación actualizada de los patrones de distribución de los opiliones argentinos, discutiendo y corrigiendo la validez de las áreas opiliológicas reconocidas con anterioridad. Se fundamenta la división del sector centro-nordeste en cinco áreas (mesopotámica, pampásica, chaqueña, central-serrana y de las yungas), caracterizando cada una de ellas según sus taxa propios o predominantes. El área de las yungas es definida como unidad opiliogeográfica, principalmente por la alta diversidad del género *Pachyloides* (Gonyleptidae). Se discute el posible significado de relictos presentes en el oeste árido. Finalmente, se analizan las evidencias disponibles en los patrones de distribución del orden, que sugieran posibles expansiones y retracciones de ambientes húmedos en el pasado. Se incluye un cuadro comparativo de la riqueza de especies por área y taxón familiar o subfamiliar.

Palabras clave: Opiliones, Región Neotropical, Argentina, diversidad, zoogeografía.

Zoogeographic patterns of the Argentinian harvestmen (Arachnida: Opiliones)

Abstract

This paper provides new data and an updated interpretation of the distribution patterns of Argentinian harvestmen, discussing and correcting the validity of previously accepted opiliological areas. Arguments supporting the division of the central-northeastern sector into five areas (Mesopotamic, Pampasic, Chacoan, Central Sierras and Yungas) are presented, each area being characterized through its typical or predominant taxa. The Yungas area is defined as an opiliogeographic unit, principally through the high diversity of the genus *Pachyloides* (Gonyleptidae). The probable meaning of several relics found in protected sites within the arid west region is discussed. The available evidence on harvestmen distribution, which suggests possible past expansions and retractions of humid environments, is analysed. A comparative table detailing the species richness in each area and familiar / subfamiliar taxon is also included.

Key words: Opiliones, Neotropics, Argentina, diversity, zoogeography.

Introducción

De acuerdo con la monografía de Ringuelet (1959), hasta esa fecha se habían descrito o citado para Argentina un total de 94 especies y subespecies del orden Opiliones (Arachnida), pertenecientes a 58 géneros y 6 familias. Más recientemente, Acosta & Maury (1998) proporcionan una estimación actualizada: descontando sinónimos y sumando los taxa incorporados después de Ringuelet (1959), se enlistan allí 100 especies y subespecies nominales. Con ulteriores adiciones y contemplando un número de formas innominadas, el total supera actualmente las 120 entidades (Tabla I). Si consideramos el extenso territorio argentino (unos 2.800.000 km²), tal opiliofauna impresiona como bastante pobre, hecho fácilmente explicable por la prevalencia en este país de biotopos áridos y semiáridos. La mayor parte de los opiliones son arácnidos fuertemente dependientes del factor humedad, y en Argentina el mayor número de especies se concentra en las tres zonas con precipitaciones más elevadas y vegetación más exuberante: los bosques andino-patagónicos, la selva misionera y las yungas (Acosta & Maury, 1998, cf. también Tabla I). En la cuenta total, la familia Gonyleptidae contribuye con 79 entidades; de ellas 69 pertenecen a la extensa (y mal definida) subfamilia Pachylinae, representando por sí sola 57% de los opiliones argentinos. Tan sólo una especie, *Nelima doriae* (Canestrini) (Sclerosomatidae, Leiobuninae) es introducida en el país (Acosta & Cokendolpher, 1990).

Con frecuencia se reconoce a los opiliones como organismos muy útiles para fines biogeográficos (Ringuelet, 1957, 1959; Acosta, 1989a, 1993a), combinando para ello dos características relevantes. Por un lado, se considera que la mayoría de las especies dependen de condiciones ecológicas bastante estrictas, si bien este hecho ha sido examinado en detalle para pocas entidades. En segundo lugar, su capacidad de dispersión es obviamente muy limitada, en el sentido que una

expansión de sus rangos exige la continuidad geográfica de los ambientes favorables. Existe evidencia creciente que los cambios climáticos del pasado, los cuales se supone han causado expansiones y retracciones cíclicas de biotopos húmedos (Ringuelet, 1978; Markgraf, 1985; Nores & Cerana, 1992), probablemente afectaron a los opiliones, y podrían explicar algunas distribuciones curiosas en algunos géneros y especies (Acosta, 1995a, 1995b). Si bien la tarea de descubrir estos patrones zoogeográficos para la opiliofauna argentina está aún en curso -al igual que las revisiones taxonómicas-, disponemos de una buena imagen preliminar, como se pretende mostrar en este trabajo.

El primer intento de abordar el tema corresponde a Mello-Leitão (1939), quien, en su lista de arácnidos argentinos, enumera 79 especies de opiliones. Mello-Leitão (1939) reconoció varias "provincias zoogeográficas" para Arachnida, distinguiendo las siguientes unidades: (1) *provincia patagónica*, 'todo el territorio al sur del Río Negro', (2) *provincia pampeana* o '*cordobensis*', entre los ríos Negro y Salado, comprendiendo las provincias de Córdoba, San Luis, La Rioja (probablemente sólo su mitad oriental), Tucumán, Santiago del Estero y Santa Fe, (3) *provincia mendocina*, abarcando Jujuy, Catamarca, San Juan, Mendoza y una parte de Neuquén, sobre los contrafuertes andinos, (4) *provincia bororo*, *subprovincia 'chacoana'* [chaqueña], entre los ríos Salado y Pilcomayo, cubriendo Salta, Formosa, Chaco y Santa Fe, y (5) *provincia guaraní*, *subprovincia 'buenairensis'* [bonariensis o bonaerense], desde el norte de Bahía Blanca hasta la provincia de Misiones. Esta propuesta tiene poco valor para los opiliones, pues el autor prestó poca o ninguna atención al grupo al delimitar las áreas: al parecer Mello-Leitão limitó su ensayo a colocar los taxa conocidos de opiliones en regiones que él previamente reconocía. Contrastando el conocimiento actual, una supuesta "provincia patagónica", sin opiliones en la mayor parte de su superficie, o la altamente heterogénea e indefinida "subárea cordobensis" carecen del menor significado para el orden.

Esta precariedad experimenta un cambio muy notorio con la monografía de Ringuelet (1959). Dicho autor no sólo recopiló toda la información previa, sino también presentó el primer estudio integral y exhaustivo realizado sobre las principales colecciones argentinas. Aunque hoy está desactualizada en muchos aspectos, su monografía sigue siendo referencia básica y obligada. Aparte del tratamiento taxonómico, Ringuelet proporciona un fino análisis de los patrones zoogeográficos del país (el cual fuera adelantado en un artículo separado: Ringuelet, 1957), incluyendo la propuesta de áreas opiliofaunísticas y algunos intentos de explicaciones históricas. El esquema de Ringuelet (1957, 1959) ha merecido una profunda revisión por mi parte, cuyos resultados presenté en forma abreviada en una publicación anterior (Acosta & Maury, 1998). El objetivo del presente artículo es proporcionar documentación más detallada y una discusión pormenorizada de los conceptos anticipados en aquel trabajo, como una nueva aproximación a los patrones distribucionales del orden.

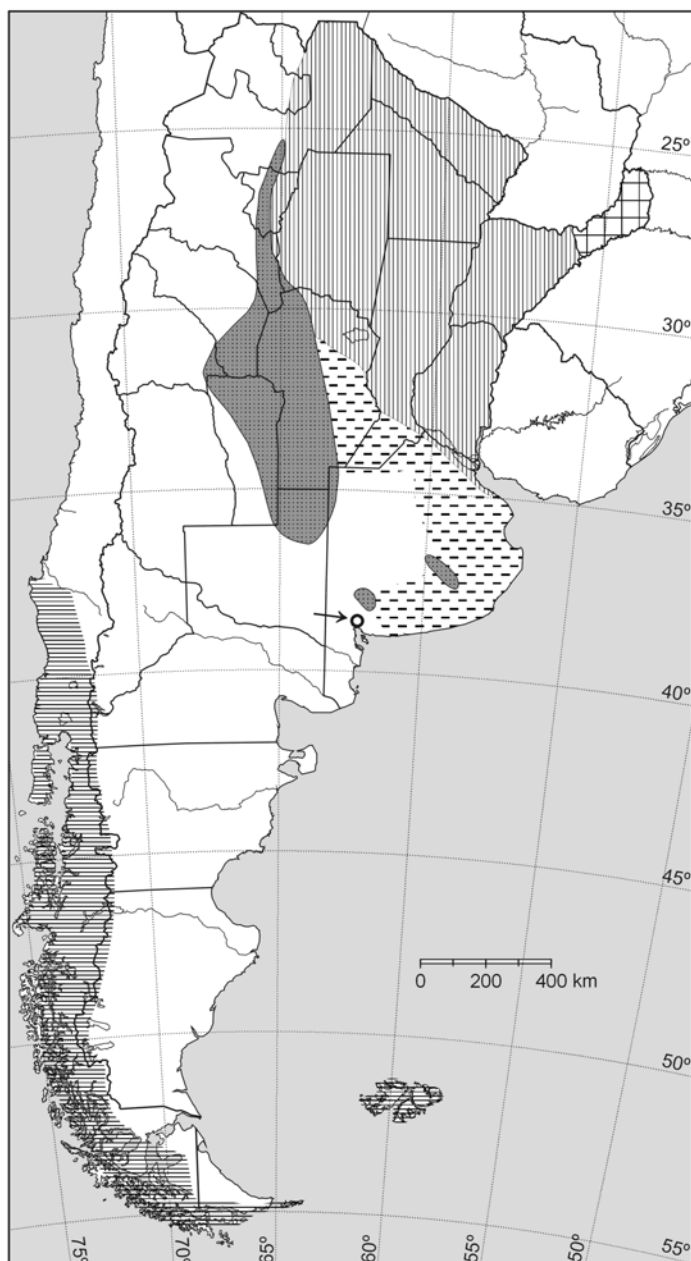
Las áreas opiliológicas de Ringuelet

Como señala Ringuelet (1957, 1959), el orden Opiliones no se distribuye uniformemente en el territorio argentino, sino que dos sectores separados pueden ser identificados con facilidad (Fig. 1): un amplio sector central-nordeste, y una angosta franja andino-patagónica (austral-cordillerana). Entre ambas áreas *con opiliones* existe un extenso sector xérico, que comprende ambientes subandinos, andinos y patagónicos, el cual era considerado un área completamente 'negativa' para el orden (Ringuelet, 1959). Con posterioridad fueron detectados varios endemismos, de apariencia relictual, en sitios protegidos de dicha área (Ringuelet, 1962a, 1978; Maury & Roig Alsina, 1982, 1985; Maury, 1986; Maury & Pilati, 1996).

Sector andino-patagónico.— Sumamente estrecho y discontinuo, representa apenas una extensión marginal de la rica opiliofauna del sur de Chile (Acosta & Maury, 1998; cf. también Fig. 1). Ringuelet (1959) enlista 16 especies de la porción argentina (actualmente son 22 formas nominales: Tabla I), cuyos elementos parecen haber derivado muy tempranamente de un stock 'subtropical', al menos en lo que respecta a Gonyleptidae. Existe una disyunción notable—*Acropsopilio chilensis* Silvestri, presente en los bosques andino-patagónicos, paranaenses y en las yungas—, la cual podría revelar conexiones muy antiguas entre estas áreas (Ringuelet, 1959; Maury *et al.*, 1996). Otras similitudes solamente se observan desde el nivel subfamiliar hacia arriba: Triaenonychidae, Pachylinae y Gonyleptinae aparecen en ambos sectores argentinos, pero verosíblemente no hay géneros en común, excepto por unos pocos taxa que parecen contradecir esta separación. Dos especies asignadas a *Discocyrtus* Holmberg—amplio género 'subtropical'— han sido citadas para Chile (*D. fazi* Piza y *Gonyleptes modestus* Gervais); como contrapartida, una especie brasileña fue asignada a *Lycomedicus* Roewer (hoy sinónimo de *Sadocus* Sørensen), característico género sur-chileno (Soares & Soares, 1954; Kury, en prensa). También *Gyndulus* Roewer posee una especie en Brasil y otra en Chile (Soares & Soares, 1954). Es evidente la necesidad de una revisión taxonómica de estas entidades controvertidas, a fin de determinar su correcta asignación genérica. Un importante trabajo de revisión y descriptivo de los opiliones australes fue iniciado por Emilio A. Maury, principalmente en la familia Triaenonychidae; en Acosta & Maury (1998) se resumen sus notas distribucionales sobre la opiliofauna austral-cordillerana. Para Ringuelet (1959), el sector andino-patagónico incluye la subzona malvinense (Fig. 1), con un par de Gonyleptidae endémicos de las islas Malvinas.

Sector central-nordeste.— Ringuelet (1959) subdivide este sector en tres zonas o grupos opiliofaunísticos (Fig. 1): (a) una extensa zona 'subtropical' o 'nordeste', distinguiendo en ella la 'subzona misionera', (b) una supuesta zona 'central', abarcando las Sierras Pampeanas en el centro del país, parte de espinal adyacente,

Fig. 1. Divisiones opiliológicas propuestas por Ringuélet (1959): zona subtropical o nordeste (rayado vertical), subzona misionera (cuadrícula), zona central (gris punteado, incluye sistemas serranos bonaerenses), 'áreas de transición y aislamiento' (rayado horizontal entrecortado), zona austral (rayado horizontal, incluye subzona malvinense). Círculo (señalado con una flecha): Bahía Blanca, localidad considerada área residual de la opiliofauna subtropical. La extensa región en blanco corresponde al área "negativa" para el orden (andina - subandina - patagónica).



bosques montanos de las provincias de Tucumán y Salta, así como áreas insulares de las sierras bonaerenses (sistemas de Tandilia y Ventania), y (c) una amplia cuña que incluye buena parte de la estepa pampeana, considerada por Ringuélet como 'área de transición y aislamiento' de la opiliofauna subtropical. Algunas de estas áreas demuestran tener poco sustento. El caso más obvio corresponde a la zona subtropical o nordeste, que coloca juntos a elementos tan diferentes como la mesopotamia argentina (con una rica opiliofauna) y el chaco semiárido, con apenas una especie segura (ver más adelante). También es problemática la extensión que Ringuélet asigna a la 'zona central', ya que no resulta muy convincente relacionar las Sierras de Córdoba-San Luis con las selvas montanas (yungas) del Noroeste, si bien esto podría merecer alguna discusión. El mayor problema es que esta zona comprendería sólo

la parte meridional de las yungas, dejando el resto junto al área subtropical, es decir, relacionándola con el chaco semiárido. Probablemente Ringuélet (1959) sospechaba que las selvas del Noroeste podrían merecer un status particular (cf. sus comentarios en p. 160), pero finalmente no las reconoce como unidad separada. Algunos años después, Ringuélet (1961) publicó una división zoogeográfica de la Argentina (considerando toda la fauna, no sólo los opiliones), donde se detecta un razonamiento similar. Allí distingue un Dominio Subtropical, cuyos límites prácticamente reproducen la zona opiliológica 'subtropical'. En su Tabla III (Ringuélet, 1961: 166) las yungas son consideradas con identidad propia, pero como subdivisión de dicho Dominio ('distrito tucumano-salteño'), o sea, con igual rango que el 'distrito chaqueño'. Esto lleva implícito el reconocimiento de una ancestralidad 'subtropical' en común.

Tabla I.
Familias y subfamilias de Opiliones argentinos, y su riqueza de especies / subespecies en las áreas opiliológicas descritas en el texto

Se han considerado tanto especies nominadas como entidades aún no descritas. Las subfamilias precedidas por una letra S pertenecen a la familia Sclerosomatidae y las precedidas por la letra G pertenecen a la familia Gonyleptidae. Números sin notación especial: especies conocidas sólo dentro de la correspondiente unidad zoogeográfica. Números subrayados: especies compartidas con otras áreas, pero consideradas "características" de la unidad involucrada. Valores entre paréntesis: especies compartidas pero originarias de otra área (estos números se ignoran en la columna "n", pero sí se los considera en la fila "# total de especies"). Un signo + indica que pueden existir más especies. Números precedidos por ? denotan una vinculación zoogeográfica probable pero aún incierta. La columna ? contabiliza especies cuyas relaciones zoogeográficas son desconocidas.

	Subárea Misiones	Mesopotámica sensu stricto	Pampásica	Sierras centrales	Chaco	Yungas	Relictos y cuevas	Andino-patagónica	Bahía Blanca?	Introducido	?	n
Caddidae	(1)	(1)	—	—	—	(1)	—	1 - 1	—	—	—	2
Neopilionidae	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	3
S - Gagrellinae	7 (1)	3 - 1	(1)	—	?1	1	—	—	—	—	—	13
S - Leobuninae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Trianonychidae	—	—	—	2	—	—	2	7	—	—	—	11
Zalmoxidae	—	—	—	—	—	1 +	—	—	—	—	—	1
"Phalangodidae"	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
Tricommatidae	1	—	—	—	?1	—	—	—	—	—	—	2
G - Pachylinae	8 (4)	4 - 3 (2) ?4	2	10 (2)	—	18 (2)	5	8	3 (*)	—	4	69
G - Gonyleptinae	2	1	—	—	—	—	—	2	—	—	1	6
G - Hermadariinae	(1)	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
G - Metasarcinae	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	3
Cosmetidae	(1)	2 - 1	—	—	1	2 (1)	—	—	1	—	1	8
# total de especies	18 (8) = 26	9 - 6 (3) ?5 = 23	2 (1) = 3	12 (2) = 14	1 - ?2 = 3	25 (4) = 29	7	21 - 1 = 22	5	1	6	121

(*) Incluye tentativamente a *Metaphalangodella pachyliformis* Roewer, 1915, anteriormente incluida en "Phalangodidae" pero que debe ser referida a Gonyleptidae (Kury, en prensa).

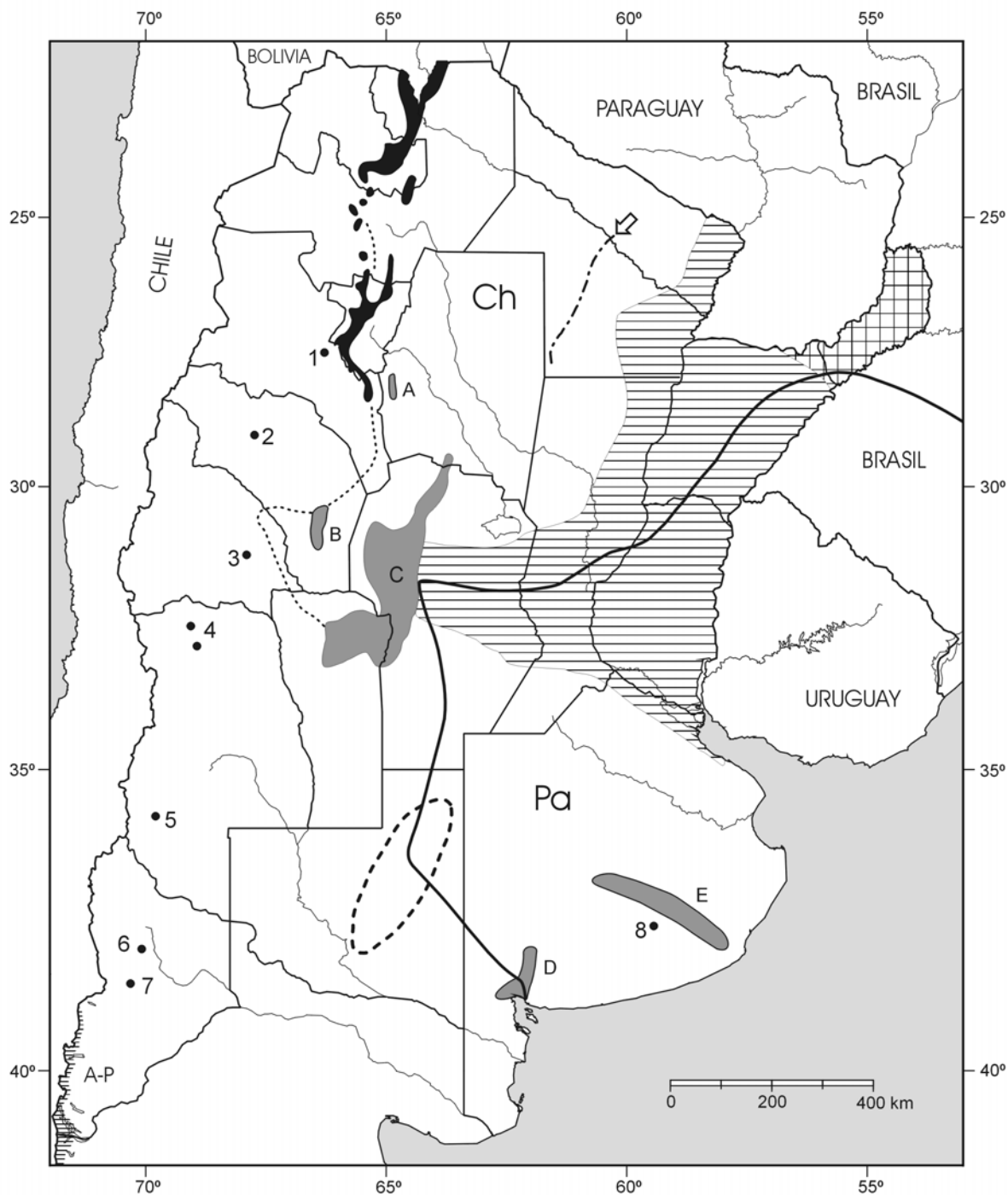


Fig. 2. Áreas opiliológicas argentinas descritas en este trabajo, detalle del sector centro-nordeste: área mesopotámica (rayado horizontal: mesopotámica *sensu stricto*, cuadrículado: subárea misionera), área pampásica (en blanco, bordeada por una línea gruesa e indicada como 'Pa'), área chaqueña (en blanco, con las iniciales Ch), área central-serrana (gris), área de las yungas (negro). El límite occidental del área mesopotámica es tentativo; con línea de trazos (e indicado con una flecha) se señala el posible límite distribucional de *Metalibitia* spp. Límite occidental (tentativo) del área chaqueña: línea de puntos. El área serrana incluye el núcleo central de las Sierras de Córdoba-San Luis (C) y varias porciones aisladas: A= Sierra de Guasayán, B= sierras de los Llanos, D= sistema de Ventania y áreas cercanas, E= sistema de Tandilia. Rango de *Riosegundo birabeni*: línea entrecortada. Localización de formas relictuales: poblaciones epigeas, 1. *Pachyloides sicarius* de El Potrero, Andalgalá, 2. *Pachyloides alticola*, Sierra de Famatina, 3. *Pachyloides* sp. de Sierra Pie de Palo, 4. *Pachyloides* sp. de Mendoza; opiliones cavernícolas, 5. Caverna de Las Brujas, 6. Sima de Churriaca, 7. *Picunchenops spelaeus* de Cuchillo Curá, 8. *Neopucroliella* o *Pachyloides*, caverna cerca de Barker (provincia de Buenos Aires). El rayado horizontal en el ángulo inferior izquierdo (A-P) señala el comienzo de la angosta franja austral-cordillerana.

Divisiones propuestas del "Sector Nordeste"

La información disponible permite reconocer cinco áreas opiliológicas dentro del sector centro-nordeste (Acosta & Maury, 1998), a saber: áreas mesopotámica, pampásica, chaqueña, central-serrana y de las yungas (Fig. 2). Buena parte de esta división sigue criterios similares a mis análisis previos de la escorpio y opiliofauna en la provincia de Córdoba (Acosta, 1989a, 1993a; Acosta & Rosso de Ferradás, 1996). He preferido designar las subdivisiones sólo como 'áreas' (esto es, sin darles rango formal como distrito, dominio, etc.), ya que es mucho lo que falta por saber para lograr un esquema jerárquico razonable.

1. ÁREA MESOPOTÁMICA

En Argentina se designa como "mesopotamia" a la región húmeda y semihúmeda situada entre los ríos Paraná y Uruguay. Su porción septentrional (coincidente con la provincia de Misiones y parte de Corrientes) presenta una fisonomía de selva subtropical, mientras el resto es un mosaico de arbustales, bañados, pastizales y bosques en galería (Hueck & Seibert, 1972). De norte a sur, Cabrera & Willink (1973) asignan la región a las Provincias Biogeográficas Paranense, del Espinal y Pampásica, con una franja marginal adscrita a la Provincia Chaqueña. En muchos aspectos, su opiliofauna puede ser considerada como una extensión de elementos faunísticos del sur de Brasil. Las condiciones de humedad se extienden hasta áreas adyacentes, permitiendo a esta opiliofauna una cierta expansión hacia el oeste (Fig. 1), dentro del 'chaco semihúmedo' (Sector Oriental *sensu* Ragonese & Castiglione, 1970) y en la parte central del espinal (Distrito del algarrobo: Cabrera & Willink, 1973). En el primer caso se desarrolla un gradiente decreciente de humedad con dirección E-W, que tarde o temprano interpone un límite ecológico a los opiliones mesopotámicos. En la Fig. 2 el límite entre las áreas mesopotámica y chaqueña se ha trazado tentativamente, basado en la distribución de *Discocyrtus dilatatus* Sørensen y otros exponentes mesopotámicos; sin embargo, una especie —*Metalibitia paraguayensis* (Sørensen)— parece avanzar más al oeste que la mayoría, lo cual podría desplazar los confines del área mesopotámica, como se indica en línea de trazos. En el caso del espinal, el avance de algunas formas mesopotámicas ocurre principalmente a favor de angostas franjas de vegetación ribereña, a lo largo de ríos de orientación W-E en la provincia de Córdoba (Hueck & Seibert, 1972); las sierras centrales determinan la máxima expansión occidental de esta fauna. La ocurrencia más austral de este grupo opiliofaunístico está bien documentada para la selva en galería de Punta Lara, próxima a la ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires (Ringuelet, 1959). Los taxa de opiliones que mejor caracterizan el área mesopotámica son los géneros *Discocyrtus*, *Pucroliia* Sørensen, *Pygophalangodus* Mello-Leitão y *Eusarcus* Perty (Gonyleptidae, Pachylinae), así como diversos Sclerosomatidae Gagrellinae.

La mayor parte de las aproximadamente 80 especies nominadas de *Discocyrtus* (Soares & Soares, 1954; Kury, en prensa) se conoce de los estados brasileños de São Paulo (30 especies), Rio de Janeiro (18), Paraná (10) y Santa Catarina (9), aparentemente con alto grado de endemidad. El número de especies decrece al alejarse de los mencionados estados. En Argentina han sido mencionadas 10 especies (Ringuelet, 1959), pero según una revisión reciente las citas correctas se limitan a siete (Acosta & Maury, 1998; Acosta, 1999b). De ellas, cinco especies existen en la provincia de Misiones, pero tres no avanzan a otras provincias argentinas (dos son compartidas con Brasil). Por lo visto, sólo tres especies de *Discocyrtus* logran expandirse hacia regiones de menor humedad: *D. dilatatus*, *D. testudineus* (Holmberg), y *D. prospicius* (Holmberg). La primera tiene numerosos registros en el Paraguay y el norte de la mesopotamia argentina, aunque todavía no ha sido localizada en Misiones (Acosta, 1995a); las restantes parecen más comunes en bosques en galería de la porción sur (delta del río Paraná, hasta Punta Lara; Ringuelet, 1959). Las tres existen en las llanuras de la provincia de Córdoba (espinal), alcanzando la base de las sierras centrales (Acosta, 1993a, 1995a). La presencia de poblaciones numerosas, en algunos sitios húmedos de las Sierras de Córdoba, ha demostrado ser constante; en su mayoría corresponden a localidades basales de la vertiente oriental, pero hay también un registro en el Valle de Traslasierra, en el lado oeste (*D. testudineus* en Anizacate; *D. prospicius* en Saldán, en el camino al Cerro Pan de Azúcar, y en Villa de las Rosas; Acosta, 1995a y obs. inéd.). El área de *D. dilatatus* en las llanuras cordobesas parece más continua y probablemente menos dependiente de sitios húmedos que las otras dos especies (Acosta, 1995a). Como se indica más adelante, *D. dilatatus* y *D. prospicius* vuelven a aparecer en un área bien diferente, las yungas.

Los Sclerosomatidae Gagrellinae caracterizan muy bien al área mesopotámica, ya que fuera de ésta, el grupo sólo posee un registro para las yungas (Ringuelet, 1962b), y algunas presencias marginales en otras áreas (Tabla I). *Holbergiana weyenberghii* (Holmberg) y *Pectenobunus paraguayensis* (Canestrini) extienden sus rangos en el espinal de Córdoba, de manera similar a *D. dilatatus* (Acosta, 1989a); la primera también es citada con frecuencia en localidades pampásicas (Ringuelet, 1959), aunque mayormente en su porción norte. Otros siete gagrelinos se conocen hasta ahora sólo de Misiones, mientras dos tienen registros limitados a Punta Lara y la Isla Martín García (Ringuelet, 1959). Dos géneros de cosmétidos (*Gryne* Simon, con una especie en el área, y *Metalibitia* Roewer con dos) muestran un patrón comparable al de *Discocyrtus*. *Metalibitia paraguayensis* también fue colectada en las planicies orientales de Córdoba (Acosta, 1989a) y en algunas localidades de las yungas (Ringuelet, 1959; Acosta, obs. inéd.).

El área mesopotámica incluye tres géneros afines de Pachylinae: *Pucroliia* Sørensen, *Pygophalangodus* Mello-Leitão y *Eusarcus* Perty. Pertenecen probablemente a una unidad monofilética, según sugieren caracteres externos y genitales (Acosta, obs. inéd.), si bien su estatus taxonómico requiere revisión. *Eusarcus* es un género amplio con alrededor de 30 especies nominales, mayormente del sur de Brasil (Soares & Soares, 1954; Kury, en prensa). Sólo *Eusarcus argentinus* (Roewer) ha sido citado del país, y los registros que proporciona Ringuelet (1959) se limitan a la provincia de Misiones. Tres especies nominales han sido asignadas al género *Pucroliia*, pero sólo *P. minuta* (Sørensen) con estatus taxonómico seguro; esta especie fue registrada en Paraguay y las provincias argentinas de Misiones, Chaco, Corrientes, Santa Fe y Entre Ríos (Ringuelet, 1959), esto es, la mesopotamia y áreas adyacentes. Finalmente, *Pygophalangodus* incluye un par de especies repartidas en la porción sur de la mesopotamia. *Pygophalangodus gemignanii* Melo-Leitão se considera integrado por dos subespecies, ambas reportadas de hormigueros (Ringuelet, 1955; Acosta, 1989a); su avance hacia el oeste dentro del espinal ha sido demostrado para *P. gemignanii gemignanii* (Acosta, 1989a; Acosta & Rosso de Ferradás, 1996).

Subáreas.— En su conjunto, el área mesopotámica comprende casi 50 especies, más de un tercio del total del país. Más de la mitad están limitadas a la provincia de Misiones (Tabla I), en su mayoría compartidas con regiones adyacentes del Brasil. No sólo el número de especies, sino también su asignación taxonómica, recomienda una subdivisión del área mesopotámica, para enfatizar las peculiaridades de la ‘subárea misionera’ (Fig. 2), que posee varios géneros, una familia y dos subfamilias no representados en el resto de la mesopotamia. La subárea misionera está caracterizada por los géneros de Gagrellinae *Guaranobunus* Ringuelet, *Holcobunus* Roewer y *Parageaya* Mello-Leitão, y por la especie *Holmbergiana tibialis* Ringuelet; presencia de Tricommatidae; ocho especies de Pachylinae (de los géneros *Discocyrtus*, *Eusarcus*, *Anoplogynus* Piza, *Ogloblinia* Canals, *Planiphalangodus* Roewer y *Trochanteroceros* Canals), y dos de Gonyleptinae (*Geraecormobius* Holmberg y *Parampheres* Roewer). La ‘subárea mesopotámica *sensu stricto*’ no se caracteriza por un simple empobrecimiento de especies, sino que se apoya en algunas entidades predominantes y hasta exclusivas: *Holmbergiana weyenberghii*, *Pectenobunus paraguayensis*, los géneros de Pachylinae *Parapachylodes* Roewer, *Pucroliia* y *Pygophalangodus*, las arriba mencionadas tres especies de *Discocyrtus*, *Hernandaria scabricula* Sørensen (Gonyleptidae Hernandariinae), y los cosmétidos *Gryne orensis* (Sørensen) y *Metalibitia paraguayensis*. Tanto la subárea misionera como la mesopotámica *s.s.* muestran continuidad en los países vecinos (Brasil, Paraguay). La gran cantidad de linajes en común sugiere fuertemente que ambos sectores deben ser considerados como divisiones de un área de rango más elevado.

2. ÁREA PAMPÁSICA

Dos paquilinos presentes en la mesopotamia meridional—*Acanthopachylus aculeatus* (Kirby), *Pachylodes thorellii* Holmberg— extienden la mayor parte de sus áreas dentro de la estepa pampeana y biotopos similares en Uruguay, la primera alcanzando incluso al estado sur-brasileño de Rio Grande do Sul (Ringuelet, 1959; Capocasale, 1968). En el sur, ambas parecen ir reduciendo su abundancia de E a W, tal vez conforme decrece la humedad, pero más hacia el norte su expansión podría estar limitada por la presencia de los opiliones mesopotámicos. En el mapa (Fig. 2) se aprecia un extenso solapamiento entre los componentes pampásico y mesopotámico, aunque resta determinar si ello representa una asociación real entre ambos grupos faunísticos, o simplemente refleja la heterogeneidad ambiental del sector (existen pastizales rodeados de bosques en galería). En realidad, no resulta fácil determinar si las áreas mesopotámica y pampásica merecen tratamiento independiente. Para la provincia de Córdoba, Acosta (1989a, 1993a) y Acosta & Rosso de Ferradás (1996) las presentan en combinación, en la así llamada ‘área litoral-pampásica’. Pero en una perspectiva más amplia, parece justificado reconocer a los elementos pampásicos con entidad separada. En efecto, ni *A. aculeatus* ni *P. thorellii* evidencian algún tipo de ancestralidad común con formas mesopotámicas, como cabría esperar si los opiliones pampásicos representasen tan sólo una fauna subtropical empobrecida (a causa de la retracción de las condiciones de humedad), como sugiere Ringuelet (1957, 1959). Como ya ha sido señalado, el gaglelino *Holmbergiana weyenberghii* podría ser incluido de forma limitada entre los opiliones pampásicos. Ringuelet (1959) piensa que el avance de *A. aculeatus* en las pampas (un biotopo altamente modificado por la intensa actividad agropecuaria) podría haber sido favorecido por la acción del hombre, puesto que esta especie es considerada el opilión nativo más sinantrópico del país. Lo mismo podría aplicarse a *P. thorellii* (Acosta, 1999b). Algunas citaciones de Ringuelet (1959, 1962a; cf. también Acosta, 1992) sugieren que, al igual que varias formas mesopotámicas, las dos especies pampásicas alcanzarían la base oriental de las sierras centrales (Fig. 2); sin embargo, aún no ha sido posible confirmar tales presencias (Acosta, 1989a).

3. ÁREA CHAQUEÑA

Con esta denominación se hace referencia abreviada solamente al extenso ‘sector chaqueño occidental’, de la Provincia Biogeográfica del Chaco (Ragonese & Castiglione, 1970; Cabrera & Willink, 1973); los opiliones del sector chaqueño oriental pertenecen a la opiliofauna mesopotámica, ya descrita, en tanto los opiliones del chaco serrano constituyen un grupo faunístico propio, como se indica más adelante. Acorde con su xerofilia, el área solamente posee una especie de opilión, de distribución amplia y bien documentada: el cosmétido *Gnidia holmbergii* (Sørensen). Estos conspicuos arácnidos, patilargos y de color naranja intenso, se

han capturado debajo de cortezas o cactáceas caídas, en sitios tan secos en los que no se esperaría encontrar otros opiliones (Acosta, obs. inéd.). Según Maury & Roig Alsina (1982), la especie alcanza los confines más occidentales del chaco, en el llamado Distrito de los Llanos o Chaco Árido (Fig. 2). Aparte de este típico opilión chaqueño, hay otras especies cuya inclusión en el área es sugerida por registros aislados (Ringuelet, 1959), pero todavía se requiere mejor documentación (Tabla I). Acosta & Rosso de Ferradás (1986) sospechan que el poco conocido *Caiza argentina* Ringuelet (Gagrellinae) probablemente estaría ligado a ambientes chaqueños. El poco frecuente *Neopucroliella bruchi* Canals —a veces capturado en hormigueros (Acosta, 1989a)— es asignado al área central serrana, si bien sus capturas provienen de sitios serranos con acentuada fisonomía chaqueña (Acosta & Rosso de Ferradás, 1996). Cabe señalar que una especie de las yungas, *Pachyloides sicarius* (Roewer), fue erróneamente considerada de origen chaqueño por Ringuelet (1962a) (Acosta, 1992).

4. ÁREA CENTRAL-SERRANA

Las Sierras Pampeanas de Córdoba, San Luis y el sur de Santiago del Estero, ubicadas en el centro del país (Fig. 2: C), muestran una identidad opiliofaunística bien definida (Acosta, 1989a, 1993a). Con la excepción de pocos lugares basales (ya mencionados), los elementos pampásicos y mesopotámicos no ingresan en ellas. En cambio, estas montañas albergan un par de géneros orófilos de Pachylinae, muy característicos: *Pachyloidellus* Müller (tres especies) y *Neopucroliella* Roewer (seis especies). Ellos comparten la región con el diminuto trienoníquido *Ceratomontia centralis* Maury & Roig Alsina.

La distribución de las especies de *Pachyloidellus* evidencia una definida separación altitudinal (Acosta, 1993b). Una de ellas, *P. butleri* (Thorell) está ampliamente distribuida debajo de los 1900 m, y puede ser hallada también en algunas localidades alrededor de las sierras, siempre en sitios de barrancas cerca de ríos, incluso en la altamente urbanizada ciudad de Córdoba. Las restantes son endemismos de altura: *P. goliath* Acosta habitando los pastizales superiores de las Sierras Grandes, encima de los 1900 m, y el muy restringido *P. fulvigranulatus* (Mello-Leitão), hasta ahora sólo capturado en la cima del Cerro Uritorco, a partir de los 1700 m (Acosta, 1993b). En cuanto al género *Neopucroliella*, de difícil hallazgo, los rangos específicos parecen mucho más fragmentarios, si bien el conjunto abarca por completo el área serrana. Sólo *N. pertyi* (Thorell) fue capturada (como *P. butleri*) en todas las sierras, en sitios adyacentes, y en la ciudad de Córdoba (Acosta, 1993c). Las demás entidades conforman un presumible grupo monofilético, definido por la sinapomorfía del 'proceso tarsal largo' (Acosta, 1990), cada una con un área más o menos separada (Acosta, 1989a; Acosta & Rosso de Ferradás, 1996): *N. extraordinaria* Canals y *N. calamuchitaensis* Canals en el húmedo Valle de

Calamuchita y localidades cercanas; *N. nonoensis* Canals y *N. sanctiludovici* Acosta en el Valle de Puni-lla, la primera también en el Valle de Traslasierra; en contraste, *N. bruchi* fue citada de localidades serranas alrededor de la cuenca de las Salinas Grandes, donde la vegetación es más xerófila y muestra un marcado carácter ecotonal hacia el chaco. Ninguna especie de *Neopucroliella* ha sido registrada por encima de los 1900 m. En rigor, los pisos superiores representan verosíblemente un límite distribucional para la mayoría de los opiliones serranos, y en razón de los mencionados *Pachyloidellus* endémicos, han sido considerados con estatus de subárea, las 'altas cumbres' (Acosta, 1989a, 1993a). La distribución de *C. centralis*, empero, no parece afectarse por esta limitante, ya que la especie fue capturada en todos los pisos altitudinales (Acosta, 1993a).

Disyunciones.— El área de las sierras centrales comprende también varios sistemas disyuntos (Fig. 2: A-B, D-E), como bien señala Ringuelet (1959), revelando conexiones zoogeográficas presumiblemente antiguas. Destacan en primer lugar las sierras del sur de la provincia de Buenos Aires (Tandilia y Ventania) las cuales contienen un par de especies de *Ceratomontia* Roewer, *C. centralis* y *C. argentina* Canals, ésta última hallada también en Uruguay y el sur de Brasil (Maury & Roig Alsina, 1985; Maury, 2000). Una especie adicional de *Neopucroliella* (*N. mesembrina* Ringuelet), que no pertenece al grupo con proceso tarsal largo, habita en el sistema de Ventania y algunas localidades próximas (Acosta, 1990). Como he señalado en otros trabajos, estas afinidades zoogeográficas pueden observarse también en algunos escorpiones (*Bothriurus* de los grupos *flavidus* y *prospicius*), lo cual apoya el reconocimiento del así llamado 'track' o 'trazo peripampásico', que conecta estas unidades entre sí, y con montañas bajas del sur uruguayo (Acosta, 1989a, 1993a). La probable extensión del track hasta el NW argentino, como sugiere el rango de los escorpiones del grupo *Bothriurus prospicius* (Acosta, 1989a, 1993a), podría tener apoyo en la estrecha afinidad de los géneros *Neopucroliella* y *Pachyloides* Holmberg (Acosta, 1996a). También las sierras insulares en el sur de la provincia de La Rioja (Fig. 2: B), las cuales emergen de las áridas planicies del Distrito de los Llanos, revelan una conexión con las sierras centrales, a través de *Neopucroliella bruchi* (igual vinculación ha sido documentada para los escorpiones: Mattoni & Acosta, 1997). La captura de un ejemplar hembra (indeterminado, con proceso tarsal largo) en la aislada Sierra de Guasayán, provincia de Santiago del Estero (Fig. 2: A) constituye una evidencia significativa del amplio rango que pudo haber tenido este grupo en el pasado (este registro se ubica a unos 190 km de la localidad más próxima del taxón). Sólo 30 km de chaco semiárido separan la Sierra de Guasayán de la Sierra de Ancasti, pero de momento allí sólo se ha encontrado una especie de *Pachyloides* de las yungas.

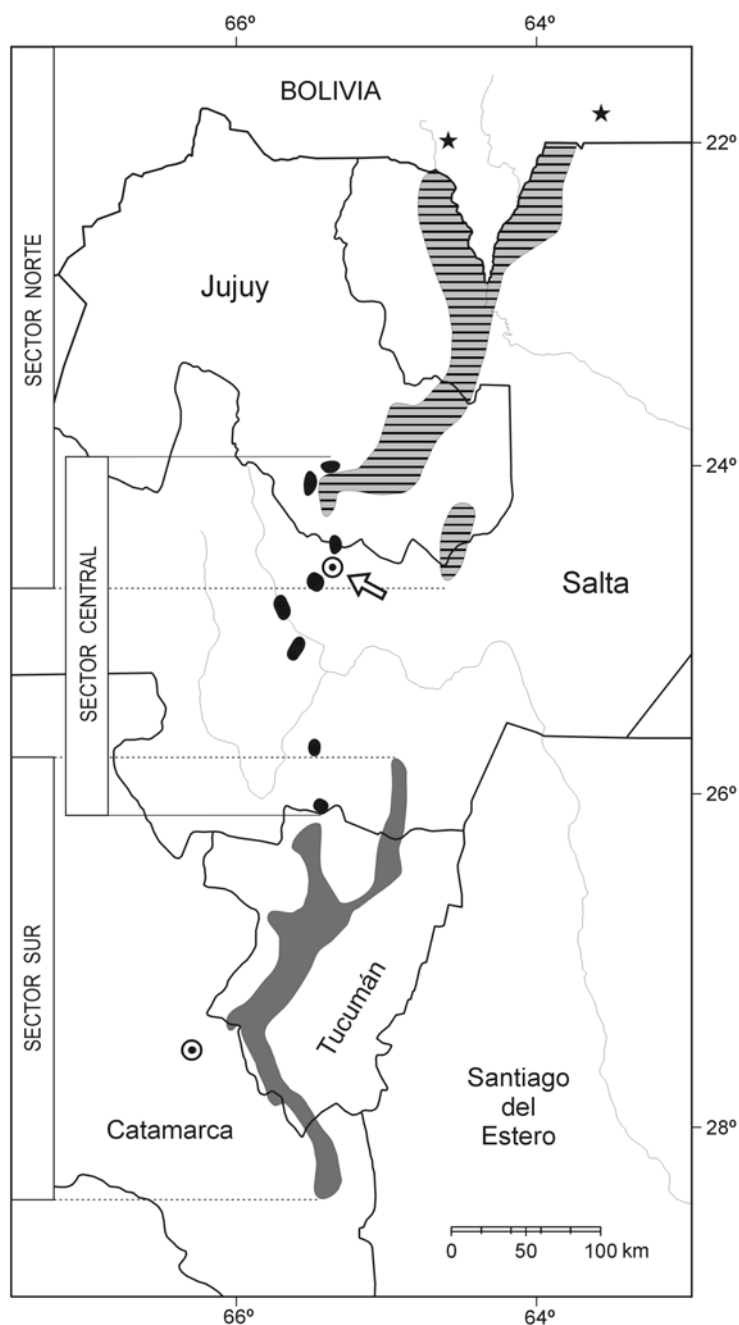


Fig. 3. Divisiones del área opiliológica de las yungas: sectores norte (rayado horizontal), central ('parches' representados en negro) y sur (Aconquija y sistemas aledaños, en gris). Los círculos indican poblaciones disyuntas de especies de amplio rango: señalado con una flecha, localidad septentrional del complejo *Pachyloides yungarum*; ángulo SW del Aconquija, población disyunta austral de *Pachyloides sicarius* (El Potrero, Andalgalá). En Bolivia se han indicado dos localidades (estrellas) con opiliones que siguen el mismo patrón distribucional.

5. ÁREA DE LAS YUNGAS

Las 'yungas' o selvas de montaña (Fig. 5), consideradas por Cabrera & Willink (1973) y Morrone (2001) como una Provincia Biogeográfica, se desarrollan en las laderas andinas y subandinas orientadas hacia el este, desde Venezuela hasta el NW argentino. Su origen se basa en las abundantes precipitaciones, tanto en forma de lluvia como de niebla, que reciben dichas laderas. Algunos autores (ej. Hueck, 1966) restringen el uso del vocablo 'yungas' al sector de selvas montañas de La Paz y Cochabamba (Bolivia); sin pretender entrar en la controversia, en este trabajo empleo el término *yungas* en el sentido amplio dado por Cabrera & Willink (1973) y adoptado por otros autores (Brown, 1995; Morales *et al.*, 1995; Morrone, 2001). Desde Santa Cruz de la Sierra hacia el sur (esto es, incluso la parte argentina)

las comunidades botánicas cambian dramáticamente, y esta porción meridional es frecuentemente referida como 'bosques tucumano-bolivianos' (Hueck, 1966; Schulenberg & Awbrey, 1997). Mientras en gran parte de sus 4000 km de extensión las yungas entran en contacto con otras formaciones húmedas (en especial la vegetación amazónica), en Argentina quedan comprendidas entre ambientes xéricos: la Provincia Chaqueña al este, y las Provincias de la Puna, la Prepuna y Altoandina en el oeste (Cabrera & Willink, 1973). En éste, su extremo austral, las selvas y bosques se fragmentan en 'parches' más o menos extensos antes de desaparecer (Hueck & Seibert, 1972; cf. también Fig. 2). Como es usual en biotopos de montaña, se pueden reconocer diferentes pisos de vegetación (Morales *et al.*, 1995):

Tabla II.

Comparación del número de especies de Opiliones colectadas en distintos pisos altitudinales, correspondientes a dos perfiles sobre el Nevado del Aconquija, provincia de Tucumán: Subida a Tafi del Valle (Río Los Sosa = RLS), y Cuesta del Clavillo (Río Cochuna = RC). En RLS se incluye la cita de *Acropsopilio chilensis* Silvestri para '5 km W de El Indio' (Maury *et al.*, 1996), que corresponde aproximadamente a los 1250 m (los mismos autores citan esta especie en el 'camino a Cochuna, km 37', pero no se incluye en el cuadro por no poder precisar la altitud).

Pisos altitudinales	RLS	RC
600 - 750 m (selva)	1	2
750 - 1400 m (selva)	5	2
1400 - 1800 m (aliso)	6	6
2000 - 3000 m (pastizal)	1	?

los bosques de transición chaco-yungas (= selvas pedemontanas, a 400-600 m); la selva subtropical o montana (600-1500 m), y los bosques montanos (de aliso o *Podocarpus*), desde los 1500 m hasta el límite de bosques, el cual se sitúa—dependiendo del sitio—entre 1700 y 3000 m. Por encima de los bosques, en la mayoría de las cadenas se desarrollan pastizales, los cuales son reunidos con las yungas por algunos autores (Cabrera & Willink, 1973), en tanto otros sostienen su mayor afinidad con el páramo colombiano (Brown, 1995). Los opiliones de las yungas argentinas conforman un grupo faunístico muy bien caracterizado y de alta diversidad (Tabla I). Merece destacarse que la riqueza local más alta fue siempre detectada en el piso de los bosques de aliso (Tabla II).

Los opiliones que mejor definen las yungas de Argentina pertenecen al género *Pachyloides* (Pachylinae). Este taxón comprende siete especies nominales en el área, pero una decena de especies y/o subespecies aún queda por describir (Acosta, 1996a, 1999a, obs. inéd.). A grandes rasgos, tres complejos alopatridas de especies se reparten el área en sendas porciones (Fig. 3), aproximadamente coincidentes con los sectores de vegetación cartografiados por Morales *et al.* (1995). El tercio septentrional de las yungas argentinas es ocupado principalmente por *P. sicarius* (Acosta, 1992), en tanto *P. yungarum* Acosta y especies afines se extienden en el sector austral (Nevados del Aconquija y cadenas vecinas). Mientras estos dos sectores comprenden extensas porciones ininterumpidas de selvas y bosques, en el sector central la vegetación chaqueña penetra hacia el oeste y fragmenta los bosques en parches, que persisten en la base de algunas quebradas (Hueck, 1966). Esta parte atomizada de las yungas es dominada por especies (o subespecies) afines a *P. borellii* Roewer (Gazzera & Acosta, 1997). En el Aconquija (sector austral) el complejo *P. yungarum* coexiste con otras especies de *Pachyloides*, menos abundantes o de área más restringida, como *P. maculatus* (Canals) y el poco frecuente *P. tucumanus* (Canals), ambos mayormente limitados al bosque de aliso. *Pachyloides cochuna* Acosta sólo se conoce del ángulo meridional del Acon-

quija a partir de los 760 m (Acosta, 1996a), en un rango probablemente restringido altitudinalmente por exclusión competitiva con *P. yungarum* (Acosta, obs. inéd.). Un par de especies de *Pachyloides*, claramente relacionadas con especies de selva, han sido capturadas en pastizales de neblina: *P. hades* Acosta en Tafi del Valle y El Infiernillo (sierra del Aconquija, 2100-3000 m: Acosta, 1989b), y una probable subespecie de *P. borellii*, hallada en bosques de queñoa (*Polylepis*) próximos a la Sierra de Metán, arriba de los 1900 m (Acosta, obs. inéd.). Estos hallazgos sustentarían la integración de tales pastizales como parte de las yungas, al menos respecto de su opiliofauna. La localidad más austral conocida de un opilión de yungas (*P. yungarum*) es El Alto, en la Sierra de Ancasti (provincia de Catamarca), una cadena donde sólo existen 'bosques de transición' (Nores & Cerana, 1992). Una población presumiblemente relictual de *P. sicarius* ha sido hallada en valles apenas húmedos cerca de Andalgalá (provincia de Catamarca), a unos 40 km al oeste de las selvas del Aconquija y a 370 km de la localidad más próxima de la especie (Fig. 3), sugiriendo una geonemia mucho más amplia en el pasado (Acosta, 1995b).

Otros típicos opiliones de las yungas, aunque menos frecuentes, incluyen al menos tres especies de Metasarcinae (Gonyleptidae), y a *Protodiasia saltensis* Ringuet (descrito como trienoníquido, en rigor miembro de Zalmoxidae; Kury, en prensa). La subfamilia Metasarcinae es un taxón de clara distribución andina (Acosta & Maury, 1998; Kury, en prensa). La porción norte de las yungas argentinas contienen asimismo el único gágreino conocido de esta unidad (*Prionostemma yungarum* Ringuet), así como el registro más austral del género andino *Acrographinotus* Holmgren (Ringuet, 1962b; Acosta & Maury, 1998; Acosta, 2001). Esto indica que determinados elementos faunísticos de los bosques montanos de Bolivia solamente acceden hasta el sector norte de las yungas argentinas, dándole un fuerte carácter distintivo.

Tres especies de origen mesopotámico han sido halladas en varias localidades de las yungas: un cosmético (probablemente *Metalibitia paraguayensis*) y dos especies de *Discocyrtus*. En un trabajo previo (Acosta, 1995a) fueron reportados sendos hallazgos de *Discocyrtus dilatatus* en las provincias de Tucumán (Sierra de San Javier) y Salta (Rosario de Lerma), en tanto nuevas capturas demuestran la presencia de esta especie y de *D. prospicius* en otras localidades del noroeste (cf. Nuevos registros y Fig. 4). Ambas especies parecen frecuentes, aunque limitadas a ciertos sectores más bien basales, incluso en sitios muy modificados donde es casi imposible conseguir ejemplares de *Pachyloides*. Es posible que su existencia en el área estuviera limitada a los bosques de transición, y que la acción humana pueda haber favorecido alguna expansión sobre las laderas, como se observa en algunos sitios (Yacones). Estos hallazgos de *Discocyrtus*, separados del área mesopotámica por casi 450 km de chaco xerófilo, podrían ser remanentes de una antigua expansión y posterior fragmentación de sus rangos (Acosta, 1995a).

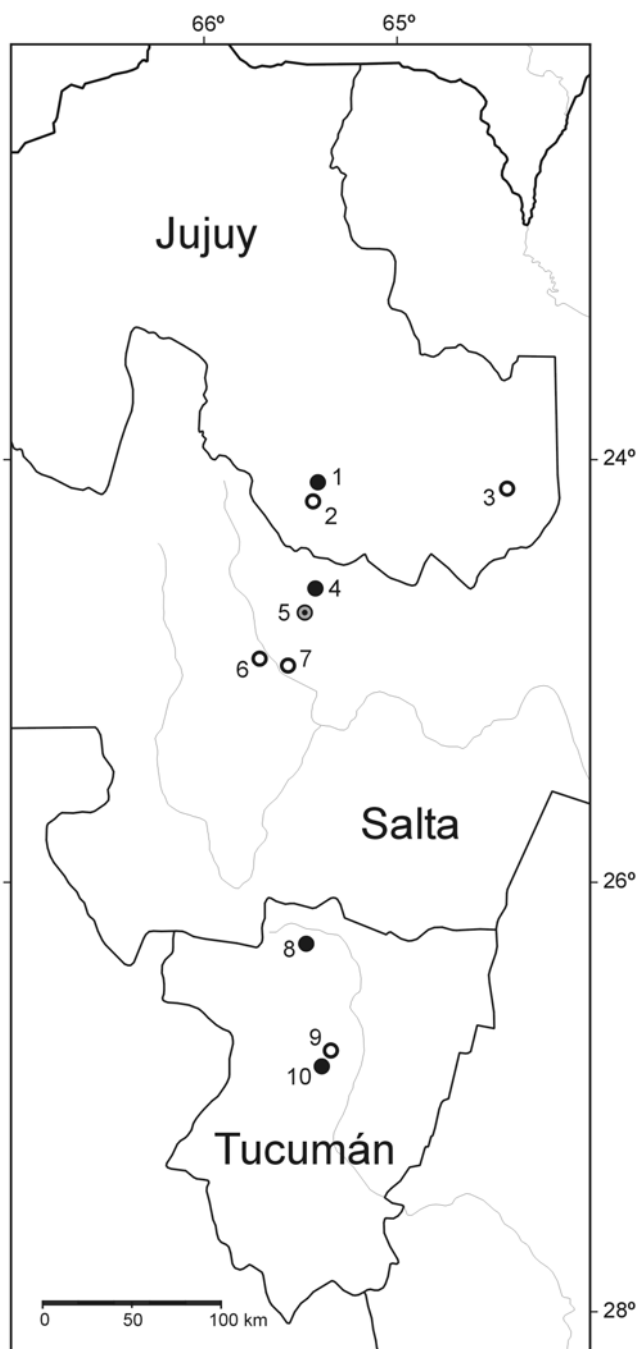


Fig. 4. Localidades de *Discocyrtus prospicius* (círculos llenos) y *D. dilatatus* (círculos abiertos) en el noroeste argentino. 1: Yala, 2: Río Guerrero, 3: entre Palma Sola y El Fuerte, 4: camino a Yacones, 5: Quebrada de San Lorenzo (*D. prospicius* + *D. dilatatus*), 6: Virrey Toledo, 7: Rosario de Lerma, 8: 7 km de San Pedro de Colalao, 9: camino a San Javier, 10: Villa Nougés.

Formas relictuales y troglobios

Como ya fue indicado, varias formas han sido detectadas en sitios favorables de la árida diagonal 'patagónica-monte-subandina' (Fig. 2), anteriormente considerada carente de opiliones. Se ha sugerido que algunas de estas formas representarían relictos de una antigua distribución más extensa de la opiliofauna subtropical. Ringuelet (1978) menciona que 'el género chaqueño *Parabalta* tiene una especie aislada y de altura en Chilecito, La Rioja (*P. alticola* Ringuelet), lo mismo que otra inédita en un área limitadísima de Mendoza enclavada en la región árida'. Esta última cita corresponde muy probablemente a los especímenes de '*Parabalta* sp.' hallados por Maury & Roig Alsina

(1982) en la Quebrada de Los Leones y la Quebrada El Peral. Dichos autores también mencionan un género 'próximo a *Parabalta*' de la sierra de Pie de Palo, provincia de San Juan (2800 m). En rigor, *Parabalta* Roewer es un género chileno, no chaqueño, y todas estas citas han sido referidas a *Pachyloides* (Acosta, 1996a), aunque su verdadera posición taxonómica aún precisa un análisis detallado. *Pachyloides alticola* habita exclusivamente el valle del río Oro (Figs. 2 y 6), un reducto de humedad en la inhóspita Sierra de Famatina, a 2500-3000 m (Ringuelet, 1962a; Acosta, obs. inéd.). Otro valle, la Quebrada de San Isidro (provincia de Mendoza) es la única localidad publicada del trieno-

níquido *Ceratontia mendocina* Maury & Roig Alsina (Maury & Roig Alsina, 1985), a la cual se agrega aquí un nuevo registro, 50 km más al norte (Cordón Paramillos).

Unas pocas formas han sido capturadas en cuevas. Maury (1986) menciona un par de hallazgos, los cuales también asignó tentativamente a '*Parabalta*': uno en la Caverna de Las Brujas, provincia de Mendoza, la restante en la Sima de Churriaca, provincia del Neuquén (Fig. 2). Exomorfológicamente estos especímenes sólo difieren de los opiliones epigeos en su mayor longitud de patas (Maury, 1986), y también fueron considerados por este autor como remanentes de elementos subtropicales. Si esta afirmación fuera cierta, tales sitios estarían señalando la máxima extensión que pudo haber alcanzado esta opiliofauna. Sin embargo, dicho material consiste en unas pocas hembras, lo cual deja sin respuesta su correcta asignación taxonómica, y por ende, sus afinidades zoogeográficas. Maury & Pilati (1996) destacan que individuos de '*Neopucroliella* sp.' pueden ser hallados en pequeñas cuevas en ambientes rupestres de la provincia de Buenos Aires, aunque sin indicar si se trataría de *N. mesembrina* (ya mencionada entre los opiliones central-serranos) o alguna forma innominada. Se han estudiado especímenes de Buenos Aires cuya morfología es muy similar a dicha especie nominal, pero su fórmula tarsal le aproximaría a *Pachyloides*. No lejos del sitio más austral de los supuestos relictos subtropicales (80 km de Sima de Churriaca) se ubica el sistema de Cuchillo Curá (Fig. 2: 7), donde fue capturado el interesantísimo trienoníquido cavernícola *Picunhenops spelaeus* Maury. De momento, esta especie es el único opilión verdaderamente troglobio de Argentina; no estaría relacionado con ninguna forma subtropical, mostrando en cambio una posición taxonómica bastante aislada (Maury, 1988).

Otros supuestos relictos

También han sido consideradas relictuales varias especies reportadas de la localidad de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires (Fig. 1), así como una notable forma mirmecófila, *Riosegundo birabeni* Canals (Ringuelet, 1959; Maury & Pilati, 1996). Las citas para Bahía Blanca incluyen seis especies de Roewer (1915, 1916) (una ya sinonimizada por Acosta, 1999b), cuyo *locus typicus* y única localidad conocida es la mencionada (Tabla I). Otras cuatro especies fueron citadas de dicha localidad (también por Roewer), aunque en el caso de *Discocyrtus dilatatus* se comprobó que se trata de una cita errónea (Acosta, 1995a). En opinión de Ringuelet (1959), la opiliofauna subtropical habría cubierto alguna vez toda la planicie pampeana, hasta su retracción al cambiar el clima hacia un régimen más árido. Este argumento fue presentado como posible explicación para tantas presencias curiosas en Bahía Blanca, localidad que Ringuelet (1959) supone con carácter "residual" para la fauna subtropical. De todos modos, este autor también cree posible un trastrueque de etiquetas para las numerosas citas de Roewer, y por el momento no hay forma de resolver la incógnita.

En cuanto a los hallazgos de *R. birabeni*, en su mayoría asociados a nidos de la hormiga *Acromyrmex lobicornis* (Emery), no se considera que sean de naturaleza relictual. Asumir la condición de relicto de una población necesariamente implica la hipótesis de un área mayor en el pasado, que se retrajo por alguna razón, dejando una población aislada en un sitio protegido. Así, un requisito para calificar a un relicto como tal es el aislamiento de sus taxa más emparentados. La situación opuesta serían aquellas formas que pueden colonizar ambientes desfavorables, aún cuando sus registros sean aislados y parezcan relictuales. En su fig. 1, Maury & Pilati (1996) muestran dos hallazgos de *R. birabeni* en Santa Rosa y Lihuel Calel (provincia de La Pampa), como supuestas áreas relictuales de la especie, no lejos de los límites del área 'donde han sido hallados opiliones' en forma continua (según el mapa de Ringuelet, 1959). No existe motivo para considerar tales localidades más relictuales que los hallazgos previamente conocidos (General Pico, Conhelo), los cuales, en realidad, están dentro de los límites trazados por Ringuelet (1959). Maury & Pilati (1996) proporcionan datos interesantes de los hábitos mirmecofílicos de esta especie, los cuales podrían haber favorecido su dispersión más allá de los hábitats favorables. Como señalan estos autores, *R. birabeni* no es el único Gonyleptidae que vive en hormigueros, ya que especies de *Neopucroliella*, *Pygophalangodus* y *Pachyloides* han sido reportadas en similar situación (Ringuelet, 1959; Acosta, 1989a); sin embargo, el caso de *R. birabeni* es destacable, ya que este hábito le ha permitido llegar tan lejos como el norte de la Patagonia (Fig. 2). Según reportan Maury & Pilati (1996), estos opiliones probablemente son capaces de desplazarse de un hormiguero a otro, de tal modo que una limitación primaria podría ser la disponibilidad de hormigueros. No existe evidencia de que las poblaciones de *A. lobicornis* estén aisladas o sean relictuales; al contrario, el rango de este formícido excede ampliamente los registros de *R. birabeni*, pues llega hasta la provincia patagónica del Chubut (Farji Brener & Ruggiero, 1994). *Riosegundo birabeni* fue descrito de 'Río Segundo, provincia de Córdoba' pero nunca vuelto a encontrar allí, planteando la cuestión de si realmente existe (o existió) en la amplia zona intermedia. Resulta difícil asignar esta especie a alguna de las áreas opilológicas propuestas. Como se menciona en otro lugar, el área de *Riosegundo* solapa parcialmente el mencionado 'track peripampásico', en el cual ocupa una posición intermedia entre las dos partes del rango disyunto de *Neopucroliella*. Como dato interesante, la afinidad taxonómica de estos dos géneros ha sido sugerida por Acosta (1989a).

Nuevos registros

Todos los materiales se hallan depositados en la colección del autor, excepto el indicado como MACN (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires). Abreviaturas: CH, chaco, P, área pampásica, R, relictos, S, área central-serrana, Y, yungas.

Fig. 5. Provincia Bio-geográfica de las yungas: bosque de aliso en la Cuesta del Clavillo, extremo austral de la Sierra del Aconquija (provincia de Tucumán).



Fig. 6. Valle del río Oro (Sierra de Famatina, provincia de La Rioja), única localidad conocida de *Pachyloides alticola* (Ringuelet).



Acanthopachylus aculeatus: Provincia de Córdoba. La Carlota, 7 dic. 1992 (L. Acosta, G. Flores), 4 ej. [P]. – Provincia de La Pampa. Santa Rosa, nov. 1972 (Aravena), 1 ej. (MACN) [P].

Discocyrtus dilatatus: Provincia de Jujuy. Río Guerrero, camino a Termas de Reyes (1500 m), 18 ene. 1996 (L. Acosta, M. Acosta), 4 ej. [Y]; 23 km de Palma Sola hacia El Fuerte (1130 m), ambiente chaqueño, 26 feb. 1997 (L. Acosta, M. Acosta), 13 ej. [CH] – Provincia de Salta. Quebrada de San Lorenzo (1470 m), 15 ene. 1996 (L. Acosta, M. Acosta), 1 ej. [Y]; 2 km desde Virrey Toledo (Campo Quijano) hacia El Corralito (1550 m), 12 ene. 1996 (L. Acosta, M. Acosta), 11 ej. [Y]

Discocyrtus prospicius: Provincia de Jujuy. Yala (1450 m), 18 ene. 1996 (L. Acosta, M. Acosta), 2 ej. [Y] – Pro-

vincia de Salta. Camino a Yacones (1420-1650 m), 16 ene. 1996 (L. Acosta, M. Acosta), 21 ej. [Y]; Quebrada de San Lorenzo (1470 m), 15 ene. 1996 (L. Acosta, M. Acosta), 11 ej. [Y] – Provincia de Tucumán. 7 km de San Pedro de Colalao hacia Hualinchay (1250 m), 17 feb. 1995 (L. Acosta, A. Peretti, M. Acosta), 71 ej. [Y]; Villa Nougues (1300 m), 14 feb. 1995 (id. col.), 16 ej. [Y] – Provincia de Córdoba. Villa de las Rosas, ene.-feb. 1997 (E. Rizzi), 9 ej. [S].

Neopucroliella sp.: Provincia de Santiago del Estero. Sierra de Guasayán (650 m), 19 ene. 1996 (L. Acosta, M. Acosta), 1 hembra [S].

Ceratomontia mendocina: Provincia de Mendoza. 'El Balcón' (2750 m), 5 km E de Cruz de Paramillo, 9 abr. 1998 (L. Acosta), 2 ej. [R].

Discusión

Definir la identidad de determinada unidad zoogeográfica puede ser una tarea complicada, por que los patrones actuales se hallan frecuentemente oscurecidos por una historia paleogeográfica compleja, que pudo haber afectado linajes diferentes de modos muy distintos. Por ello, esta propuesta de áreas opiliológicas, y muy especialmente sus límites precisos, deben ser vistos apenas como una nueva aproximación. Al interpretar los patrones, no deberían perderse de vista las diferentes escalas históricas y espaciales de cada grupo. Taxa considerados 'antiguos', como el género *Ceratomontia*, con cuatro especies suramericanas y 19 surafricanas (Maury & Roig Alsina, 1985; Maury, 2000), tienen mayor significado en una escala geográfica más amplia (transcontinental), mientras la utilidad de, por ejemplo, Gonyleptidae (familia exclusivamente neotropical) se limita necesariamente a una escala continental o regional. Adicionalmente, los grupos podrían responder de forma diferente al mismo evento histórico (algunos podrían especiar mientras otros se extinguen, algunos permanecen sin cambios morfológicos cuando otros experimentan radiación). En realidad, sabemos aún demasiado poco sobre estos detalles en los opiliones argentinos, por lo que la discusión de casos particulares es largamente hipotética. De todos modos, algunos 'escenarios' generales pueden apoyarse en los datos disponibles, según se resume a continuación, sin que ello apunte a un análisis exhaustivo.

Conexiones presumiblemente antiguas

Esta categoría se aplicaría al frecuentemente aludido 'track peripampásico' (Acosta, 1989a, 1993a), en el cual se incluyen dos géneros de opiliones (*Ceratomontia*, *Neopucroliella*). Esta conexión, primariamente entre las sierras centrales y los sistemas bonaerenses, fue considerada como evidencia de un supuesto 'arco montañoso peripampásico' antiguo, del cual hoy sólo quedarían los fragmentos (de la Sota, 1967). Tanto en relación a los opiliones como a los escorpiones, el track continúa en Uruguay y el sur de Brasil (Acosta, 1989a, 1993a), lo cual al menos indicaría que el rango ancestral debió preceder a la formación del estuario del río de la Plata. Un grupo de escorpiones (grupo de especies de *Bothriurus prospicuus*) es evidencia de la continuidad del track en el NW del país. Este patrón distribucional fue detectado por de la Sota (1967) al estudiar los helechos bonaerenses, aunque dicho autor supuso que representaría una 'ruta migratoria' que relacionaría el NW argentino y el sur de Brasil, a través de los sistemas de Tandilia y Ventania. De la Sota (1967: 120) también encontró posibles vinculaciones de esta 'ruta migratoria' con cadenas andinas en Mendoza y Chile (vía las sierras centrales), y con el sur chileno (vía las sierras bonaerenses). La presencia de una especie de *Ceratomontia* (*C. mendocina*) en la provincia de Mendoza podría avalar la conexión con los Andes. Aún más, existe evidencia de probables vinculaciones transandinas del track: el grupo de especies de *Urophonius*

brachycentrus (Scorpiones, Bothriuridae), tiene una especie en Chile central, mientras tres especies argentinas están relacionadas al track peripampásico (Acosta, 1988, 1999c); esta conexión está adicionalmente sustentada por la proximidad exomorfológica y genital (presumiblemente también filogenética) de los géneros *Pachyloidellus* (Sierras centrales) y *Pachylus* C.L. Koch (Chile central) (Acosta, 1989a).

Posibles eventos de expansión / retracción

Los escenarios, frecuentemente invocados, de ciclos pasados de expansión y retracción de los ambientes húmedos, estarían apoyados en diversos datos distribucionales, entre ellos:

1. Presencia de relictos en la diagonal árida.— Todos estos relictos han sido detectados en microhábitats favorables dentro de una región hostil: quebradas húmedas, ambientes de altura, o cuevas. Como ha sido señalado anteriormente, en su mayoría fueron asignados al género *Pachyloides*, pero ello debe ser verificado en cada caso. Han sido examinados machos de '*Pachyloides*' de las quebradas mendocinas, cuya morfología genital sugiere alguna proximidad al 'tipo *Pachyloides-Neopucroliella-Riosegundo*', si bien su exomorfolología difiere notablemente de cualquier especie conocida en dicho complejo (Acosta, obs. inéd.). Se sospecha que la divergencia morfológica de estos relictos probablemente sea el resultado de un largo tiempo de aislamiento.
2. Presencia de opiliones mesopotámicos en localidades de yungas.— Estos hallazgos sugerirían una conexión pasada entre las selvas de montaña y las florestas paranenses. Nores & Cerana (1992) han postulado una probable expansión de selvas en el pasado, que habría conectado las yungas con la vegetación paranense, seguida por una fase de retracción; tal fenómeno podría explicar la distribución aparentemente disyunta de estos *Discocyrtus* (Acosta, 1995a). Existe una obvia dificultad para esta hipótesis: ningún opilión de las yungas parece haberse expandido hacia el área mesopotámica, de modo que la supuesta conexión de bosques sólo habría sido aprovechada por determinadas especies mesopotámicas. Por cierto, no pueden descartarse explicaciones alternativas—aunque menos verosímiles—, como que el género exista actualmente, en forma continua o intermitente, en bosques en galería que atraviesan el chaco occidental (hecho hasta ahora no comprobado). Un hallazgo de *D. dilatatus* en un ambiente marcadamente chaqueño (camino desde Palma Sola hacia El Fuerte, cf. Nuevos registros y Fig. 4) podría indicar que la especie es menos estenoica de lo que se suponía.
3. Patrones distribucionales de los opiliones de las yungas.— En escalas espacial y temporal más reducidas, los opiliones de las yungas probablemente deben sus corologías y diversidad actuales a eventos de expansión / retracción de las selvas. Diversas formas muy afines a *P. borellii* fueron colectadas en

el fragmentado sector medio de las yungas, cada parche conteniendo una entidad morfológicamente discernible (Gazzera & Acosta, 1997). La proximidad de estas entidades sugiere fuertemente su derivación a partir de una única forma ancestral, cuyo rango se habría fragmentado junto con las selvas. En contraposición, *P. sicarius* ocupa el amplio e ininterrumpido sector norte de las yungas, sin evidencia significativa de variación geográfica. De cualquier manera, la continuidad *actual* de las selvas y bosques no implica necesariamente homogeneidad en su opiliofauna. El sector del Aconquija posee selvas extensas y continuas, pero allí se observa la más alta diversidad de especies de las yungas argentinas y la heterogeneidad de rangos más notable. Por ejemplo, *Pachyloides yungarum*, de distribución amplia, es muy abundante en las laderas de dicho sistema; pero en el sur de la provincia de Tucumán (y sólo allí), es reemplazada a partir de los 760 m por *P. cochuna*, sin una causa ecológica evidente. Una forma innominada, afín a *P. maculatus* es también endémica del sector, a mayor altitud (Acosta, obs. inéd.). Sólo 25 km más al N, las laderas del Aconquija muestran una composición específica diferente, lo que estaría sugiriendo (sin pruebas definitivas, empero) que ambos sectores pudieron haber estado separados en una fase de máxima aridez (Acosta, obs. inéd.). Una población, de una forma muy afín a *P. yungarum*, fue detectada a 145 km del sitio más septentrional de este complejo de especies (Acosta, 1996b); este registro muestra

que el rango ancestral del grupo alguna vez habría sido continuo en el sector central, hoy interrumpido por la fuerte ingresión chaqueña (Fig. 3). El caso recuerda la población aislada de *P. sicarius* próxima a Andalgalá (Fig. 3), la cual en cambio no muestra diferenciación morfológica respecto de las poblaciones del área principal (Acosta, 1995b).

Estas observaciones sugieren, en síntesis, una historia compleja, aunque estamos lejos de conocer con precisión la magnitud, la cronología o la secuencia de estos eventos. Todavía se requiere mucho trabajo (en especial, análisis filogenéticos de los taxa involucrados) para alcanzar una interpretación de los patrones descritos en términos históricos.

Agradecimiento

Deseo expresar mi reconocimiento a los Dres Ricardo Pinto-da-Rocha (São Paulo) y Adriano B. Kury (Rio de Janeiro) por sus útiles comentarios y sugerencias a una versión preliminar del manuscrito. El Dr Emilio A. Maury me facilitó amablemente materiales del MACN para su estudio. El autor es investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de Argentina, organismo que financió parcialmente los relevamientos en las yungas (P.E.I. 0406/97). Ayuda económica adicional fue otorgada por el ex Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Provincia de Córdoba (P.I.D. 3047/94, 3448/95, 3959/97).

Bibliografía

- ACOSTA, L. E. 1988. Contribución al conocimiento taxonómico del género *Urophonius* Pocock, 1893 (Scorpiones, Bothriuridae). *J. Arachnol.*, **16**(1): 23-33.
- ACOSTA, L. E. 1989a. *La fauna de escorpiones y opiliones (Arachnida) de la provincia de Córdoba*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. pp. i-vi, 1-333.
- ACOSTA, L. E. 1989b. *Pachyloides hades*, nueva especie de opilión de la Argentina (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *J. Arachnol.*, **17**(1): 137-142.
- ACOSTA, L. E. 1990. Redescrpción de *Neopucroliella mesembrina* Ringuelet, 1961 nov. stat. (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Revta Soc. entomol. Argent.*, **48**(1-4): 97-105.
- ACOSTA, L. E. 1992. Las especies argentinas de *Parabalta* descritas por Carl F. Roewer (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Revta Soc. entomol. Argent.*, **50**(1-4): 167-178.
- ACOSTA, L. E. 1993a. Escorpiones y opiliones de la provincia de Córdoba (Argentina): diversidad y zoogeografía. *C. R. Coll. europ. Arachnol., Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.*, **116**(1): 11-17.
- ACOSTA, L. E. 1993b. El género *Pachyloidellus* Müller, 1918 (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Bonner zool. Beitr.*, **44**(1-2): 1-18.
- ACOSTA, L. E. 1993c. On two species of Argentinian *Neopucroliella* (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Bull. Br. arachnol. Soc.*, **9**(4): 113-118.
- ACOSTA, L. E. 1995a. Nuevos hallazgos de *Discocyrtus dilatatus* en Argentina, con notas sobre taxonomía, sinonimia y distribución (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Revue Arachnol.*, **10**(12): 207-217.
- ACOSTA, L. E. 1995b. A remarkable finding of *Pachyloides sicarius* (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae) in the Province of Catamarca, Northwestern Argentina. *Biogeographica*, **71**(1): 33-36.
- ACOSTA, L. E. 1996a. An emendation of the generic concept of *Pachyloides*, with the description of a new species (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Rev. Suisse Zool., Mems XIIIth Int. Congr. Arachnol.*, Genève, Vol. hors sér., **1**: 5-14.
- ACOSTA, L. E. 1996b. Variaciones geográficas y politipismo en *Pachyloides tucumanus* Canals (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Resumos XXI Congr. Brasil. Zool.*: 70.
- ACOSTA, L. E. 1999a. The identity of *Pachyloides tucumanus* comb. nov. (ex *Bosqia*), with a proposal of generic synonymy and the new name *Pachyloides yungarum* (Opiliones, Gonyleptidae). *J. Arachnol.*, **27**(2): 458-464.

- ACOSTA, L. E. 1999b. New synonyms in the genera *Disco-cyrtus* and *Pachyloides* (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *J. Arachnol.*, **27**(2): 465-469.
- ACOSTA, L. E. 1999c. *Urophonius transandinus* sp. nov. (Bothriuridae), a scorpion from Central Chile. *Stud. Neotrop. Fauna Environm.*, **33**: 157-164.
- ACOSTA, L.E. 2001. The identity of *Acrographinotus erectispina*, with a review of the generic diagnosis, and the description of a new species (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). *Bull. Br. arachnol. Soc.*, **12**(2): 58-66.
- ACOSTA, L. E. & J. C. COKENDOLPHER 1990. *Nelima doriae* introduced to Argentina, first record of the subfamily Leiobuninae (Opiliones: Gagrellidae) from South America. *Bull. British Arachnol. Soc.*, **8**(5): 144-146.
- ACOSTA, L. E. & E. A. MAURY 1998. Opiliones. In: Morrone, J. J. & S. Coscarón (dirs.): *Biodiversidad de Artrópodos argentinos*, pp. 569-580. Ed. Sur, La Plata.
- ACOSTA, L. E. & B. ROSSO DE FERRADÁS 1996. Arácnidos de la provincia de Córdoba. In: di Tada, I. & E. H. Bucher (eds.): *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba, Fauna*, 1: 71-99.
- BROWN, A. D. 1995. Las selvas de montaña del noroeste de Argentina: problemas ambientales e importancia de su conservación. In: Brown, A. D. & H. R. Grau (eds.): *Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña*, pp. 9-18, L.I.E.Y.
- CABRERA, A. L. & A. WILLINK 1973. *Biogeografía de América Latina*. Colecc. Monogr. Cient. O.E.A., serie Biol., n° 13, pp. I-VI, 1-117.
- CAPOCASALE, R. 1968. Nuevos aportes para el conocimiento de la distribución geográfica de los opiliones de Uruguay. *Neotropica*, **14**(44): 65-71.
- DE LA SOTA, E. R. 1967. Composición, origen y vinculaciones de la flora pteridológica de las sierras de Buenos Aires (Argentina). *Bol. Soc. Arg. Bot.*, **11**(2-3): 105-128.
- FARJI BRENER, A. G. & A. RUGGIERO 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *Journal of Biogeography*, **21**: 391-399.
- GAZZERA, M.G. & L. E. ACOSTA 1997. Variaciones geográficas en *Pachyloides borellii* (Roewer) de las yungas salto-jujeñas (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae): análisis de afinidades. *Actas del I Encuentro de Aracnólogos del Cono Sur, Montevideo*: 31.
- HUECK, K. 1966. *Die Wälder Südamerikas*. Vegetationsmonographien der einzelnen Großräume (Walter, H. ed.), 2: 1-422, G. Fischer, Stuttgart.
- HUECK, K. & P. SEIBERT 1972. *Vegetationskarte von Südamerika*. Vegetationsmonographien der einzelnen Großräumen, 2a: 1-71 + map. G. Fischer, Stuttgart.
- KURY, A. B. 2003. Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*. (En prensa).
- MATTONI, C. I. & L. E. ACOSTA 1997. Scorpions of the insular Sierras in the Llanos District (Province of La Rioja, Argentina) and their zoogeographical links. *Biogeographica*, **73**(2): 67-80.
- MARKGRAF, V. 1985. Paleoenvironmental history of the last 10,000 years in northwestern Argentina. *Zbl. Geol. Paläont. Teil I*, 1984(**11-12**): 1739-1749.
- MAURY, E. A. 1986. Hallazgo aracnológico en cavernas del oeste argentino. *Salamanca*, **2**(2): 20-24.
- MAURY, E. A. 1988. Triaenonychidae sudamericanos. V. Un nuevo género de opiliones cavernícolas de la Patagonia. *Mém. Biospéol.*, **15**: 117-131.
- MAURY, E. A. 2000. Triaenonychidae sudamericanos. VII. El género *Ceratontia* en el Brasil (Opiliones: Laniatores). *Revta Soc. entomol. Argent.*, **58**(3-4): 33-36.
- MAURY, E. A. & PILATI, A. 1996. Comensalismo de *Riosegundo birabeni* Canals 1943 (Opiliones, Gonyleptidae) en hormigueros de *Acromyrmex lobicornis* (Emery 1887) (Hymenoptera, Formicidae). *Extra, Mus. Arg. C. Nat., N.S.*, **142**: 1-7.
- MAURY, E. A., R. PINTO-DA-ROCHA & J. J. MORRONE 1996. Distribution of *Acropsopilio chilensis* Silvestri, 1904 in Southern South America (Opiliones, Palpatores, Caddidae). *Biogeographica*, **72**(3): 127-132.
- MAURY, E. A. & A. H. ROIG ALSINA 1982. Sobre la presencia de Opiliones en las provincias argentinas de Mendoza y San Juan (Arachnida, Opiliones). *Nepotropica*, **28**(79): 39-40.
- MAURY, E. A. & A. H. ROIG ALSINA 1985. Triaenonychidae sudamericanos. I. El género *Ceratontia* Roewer 1915 (Opiliones: Laniatores). *Historia Natural*, **5**(11): 77-92.
- MELLO-LEITÃO, C. DE 1939. Les arachnides et la zoogéographie de l'Argentine. *Physis*, **17**(49): 601-630.
- MORALES, J. M., M. SIROMBRA & A. D. BROWN 1995. Riqueza de árboles en las Yungas argentinas. In: Brown, A. D. & H. R. Grau (eds.): *Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña*, pp. 163-174, L.I.E.Y.
- MORRONE, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales & Tesis SEA, Sociedad Entomológica Aragonesa, vol. 3, Zaragoza, 148 pp.
- NORES, M. & M. M. CERANA 1992. Biogeography of forest relics in the mountains of northwestern Argentina. *Revta Chilena Hist. Nat.*, 1992: 37-48.
- RAGONESE, A. E. & J. C. CASTIGLIONE 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, **11** (suppl.): 133-160.
- RINGUELET, R. A. 1955. Noticias sobre los opiliones del Uruguay. *Notas Mus. La Plata*, **18** Zool. (163): 279-297.
- RINGUELET, R. A. 1957. Biogeografía de los arácnidos argentinos del Orden Opiliones. *Contrib. Cient., Ser. Zool., Fac. C. Ex. Nat.*, Univ. Buenos Aires, **1**(1): 1-33.
- RINGUELET, R. A. 1959. Los arácnidos argentinos del Orden Opiliones. *Rev. Mus. Arg. C. Nat., C. Zool.*, **5**(2): 127-439, Pl. I-XX.
- RINGUELET, R. A. 1961. Rasgos fundamentales de la Zoogeografía de la Argentina. *Physis*, **22**(63): 151-170.
- RINGUELET, R. A. 1962a. Un nuevo opilión de fauna de altura y observaciones sobre vinculaciones evolutivas en algunos Pachylinae (Arachnida). *Revta Soc. entomol. Argent.*, **23**(1-4): 1-6.
- RINGUELET, R. A. 1962b. Notas sobre opiliones. *Physis*, **23**(64): 77-82.
- RINGUELET, R. A. 1978. Dinamismo histórico de la fauna brasilica en la Argentina. *Ameghiniana*, **15**(1-2): 255-262.
- ROEWER, C. F. 1915. 106 neue Opilioniden. *Arch. Naturg.*, **81A**(3): 1-152.
- ROEWER, C. F. 1916. 52 neue Opilioniden. *Arch. Naturg.*, **82A**(2): 90-158.
- SCHULENBERG, T. S. & K. AWBREY (eds.). 1997. *A rapid assessment of the humid forests of south central Chuquisaca, Bolivia*. RAP Working Papers, 8. Conservation International, 84 pp.
- SOARES, B. A. M. & H. E. M. SOARES 1954. Monografía dos gêneros de opilões neotropicos. *Arq. Zool. Est. São Paulo*, **8**(9): 225-302.