

# FRONTERAS BIOGEOGRÁFICAS: COINCIDENCIA ENTRE FACTORES CLIMÁTICOS, TOPOGRÁFICOS, GEOLÓGICOS E HISTÓRICOS

Bert Kohlmann y Justin Wilkinson

La biogeografía es la ciencia que trata de documentar y entender los patrones espaciales de la biodiversidad (Schäfer, 1997; Brown y Lomolino, 1998). Esta ciencia intenta explicar por qué los organismos ocupan una cierta distribución, cuál fue la historia de esa distribución, qué les permite vivir en donde están, qué fija los límites de su distribución, y muchas otras preguntas más relacionadas con estos aspectos. Entre estas preguntas, una de gran interés es la que trata de responder cuáles son los factores que fijan un límite distribucional. Normalmente se propone toda una serie de factores limitantes de tipo abiótico y biótico tales como la temperatura, la precipitación, la disponibilidad de luz, el tipo de suelo, accidentes geográficos y topográficos, competencia, depredación, capacidad de dispersión, etc. (Rapoport, 1975, 1982; Müller, 1977, 1981; Blondel, 1995; Brown y Lomolino, 1998; Krebs, 2001). Estos factores pueden llegar a representar barreras y formar así límites de distribución para las especies, y si éstos coinciden para gran número de especies, entonces representan fronteras de provincias, subregiones o regiones biogeográficas.

Los límites de la distribución de una especie no son, sin embargo, tajantemente claros. Los factores antes mencionados obstaculizan la dispersión de una especie, transformándose así en barreras. Estas barreras rara vez son absolutas, y más bien hay que considerarlas como filtros que presentan diferentes grados de porosidad, dependiendo del tipo de organismos y de barreras que uno estudie (Rapoport, 1975, 1982). De hecho, Rapoport y Monjeau (2001) proponen un modelo 'gruyère' que explica la variación de la densidad poblacional de una especie a lo largo de su área de distribución. En este modelo, a lo largo de un transecto desde el centro hasta la periferia de la distribución de una especie, encontramos que en el centro del área de la especie se presentan las máximas densidades y distribuciones de tipo compacto; mientras que hacia la periferia o el borde de su distribución aparecen 'agujeros' en su área cada vez mayores y la densidad poblacional tiende a disminuir, apareciendo el límite como pequeñas islas o manchones.

Rara vez existen límites biogeográficos claramente marcados, y éstos muchas veces se originan con la presencia de varias barreras de diferentes tipos que coinciden en una misma región (Kohlmann *et al.*, 1988). La coincidencia de varias barreras en un punto provee una explicación indirecta más fundamentada a un límite de distribución y, por lo tanto, genera hipótesis sobre procesos particulares que deben probarse, muchas veces analizando la biología de la especie. Sin embargo, en muchas ocasiones lo que se hace simplemente es buscar correlaciones, por ejemplo una isoyeta que coincida con el borde de la distribución, e inferir que ésta es la causa que delimita la distribución (Hengeveld, 1990). Muy importante también en el análisis de límites de distribución es la existencia de muy buenas recolectas para obtener una cartografía confiable (Udvardy, 1969; Müller, 1977, 1981).

En este capítulo, analizamos un caso de límite biogeográfico muy claro, representado por la frontera entre las provincias de la Costa Pacífica Mexicana y del Occidente del Istmo de Panamá (*sensu* Morrone, 2001a). Estas dos provincias presentan una marcada frontera en la vertiente pacífica de Costa Rica, principalmente a lo largo del río Grande de Tárcoles (Kohlmann *et al.*, 2002), donde el límite de las dos provincias se encuentra representado por la presencia de bosque seco (provincia de la Costa Pacífica Mexicana) alrededor de este río, y el bosque lluvioso del Pacífico (provincia del Occidente del Istmo de Panamá) al sureste del mismo.

## Definición del proceso

Como hemos indicado, las provincias de la Costa Pacífica Mexicana y del Occidente del Istmo de Panamá (Morrone, 2001a), representadas por los biomas del bosque seco y bosque lluvioso del Pacífico, básicamente se encuentran alrededor del río Grande de Tárcoles (Gómez, 1986; Murphy y Lugo, 1995), en la pendiente pacífica central de Costa Rica. Naturalmente los límites no coinciden a la perfección con el cauce del río, ya que hay, para ambos tipos de vegetación, cabezas de puente a uno y otro costado del río; pero en general los límites de la distribución de los tipos de vegetación antes mencionados coinciden en gran parte con el cauce del río. Los límites antes mencionados también coinciden con los límites marcados por el sistema de zonas de vida de Holdridge, aunque este último sistema tiende a considerar a la mayoría de los bosques al noreste de este río como bosques húmedos (Tosi, 1969), en contraposición a la mayoría de los autores (Gómez, 1986; Janzen, 1986; Murphy y Lugo, 1995).

Esta concordancia del límite de tipos de vegetación con el río es muy visible. Sin embargo, también podemos analizar algún otro grupo de organismos, distinto al de las plantas, y que además se encuentre, no solo muy bien recolectado en esa zona, sino también con su sistemática bien conocida. Este grupo es el de los escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), el cual ha sido detalladamente estudiado en los últimos 10 años en Costa Rica. En este momento se conocen unas 175 especies para el país (Kohlmann *et al.*, en prep.). Para apoyar la realidad de la frontera biogeográfica marcada entre los bosques seco y lluvioso, podemos hacer un análisis de cuántos escarabajos estercoleros presentan un límite de distribución concordante con el río Grande de Tárcoles, con base en los estudios de distribución realizados sobre este tema (Kohlmann, 1984, 1996-97, 2000; Kohlmann y Solís, 1996, 1997, 2001a,b). Al norte del río Grande de Tárcoles, y teniendo los alrededores de este río como su límite meridional podemos nombrar a las siguientes especies: *Agamopus lampros* (Fig. 1), *Ateuchus rodriguezi*, *Canthidium guanacaste*, *Canthon cyanellus*, *C. indigaceus chevrolati*, *C. meridionalis*, *C. morsei*, *Dichotomius centralis*, *D. yucatanus*, *Onthophagus hoepfneri*, *Phanaeus demon* y *P. wagneri* (Fig. 2). Distribuidos al sur del río Grande de Tárcoles y teniendo los alrededores del río como límite septentrional de su distribución tenemos a: *Ateuchus aeneomicans*, *A. howdeni*, *Canthidium angusticeps*, *C. ardens* (Fig. 3), *C. centrale*, *C. hespenheidei*, *Canthon aequinoctialis* (Fig. 4), *C. humboldti*, *C. moniliatus*, *C. subhyalinus*, *Copris incertus*, *Coprophanaeus kohlmanni*, *C. solisi*, *Deltochilum gibbosum*, *D. pseudoparile*, *D. valgum*, *Dichotomius agenor*, *D. satanas*, *Eurysternus caribaeus*, *E. hamaticollis*, *E. mexicanus*, *E. plebejus*, *Megathoposoma candezei*, *Onthocharis panamensis*, *Onthophagus crinitus*, *O. sharpi*, *Pedardidium pilosum*, *Phanaeus changdlazi*, *P. pyrois*, *Scatimus ovatus*, *Sulcophanaeus noctis*, *Uroxys gorgon* y *U. macropularis*.

Al hacer un recuento, vemos entonces que de las 175 especies conocidas de las Scarabaeinae de Costa Rica, unas 45 (25% del país) presentan límites de distribución a lo largo del río Grande de Tárcoles. La zona de este río representa entonces un área de alta resistencia ambiental. Esto confirma la existencia de la frontera entre las provincias antes mencionadas, e invita a buscar una explicación a este fenómeno.

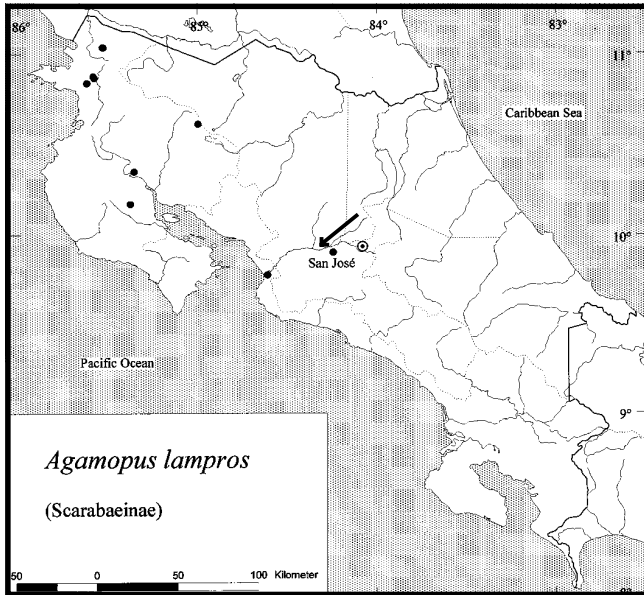


Fig. 1. Distribución conocida de *Agamopus lampros* en Costa Rica. La flecha indica la ubicación del río Grande de Tárcoles.

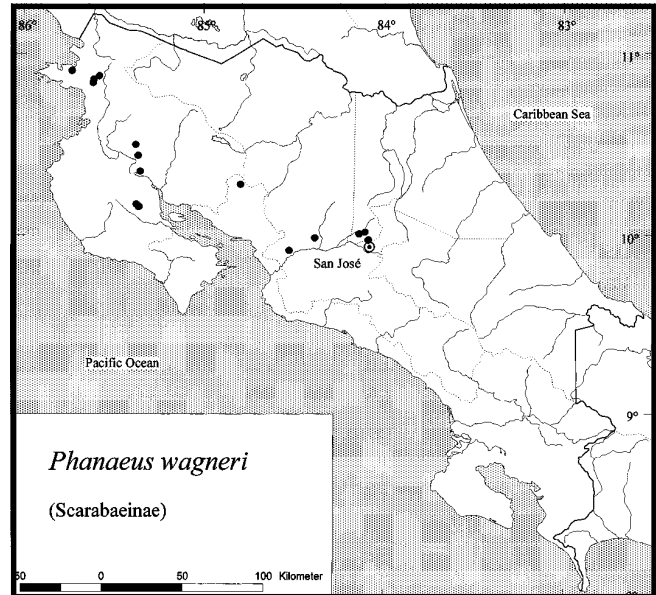


Fig. 2. Distribución conocida de *Phanaeus wagneri* en Costa Rica.

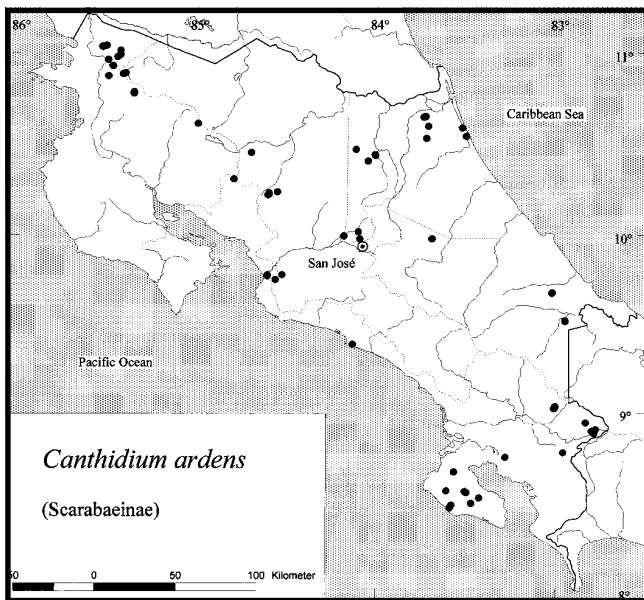


Fig. 3. Distribución conocida de *Canthidium ardens* en Costa Rica.

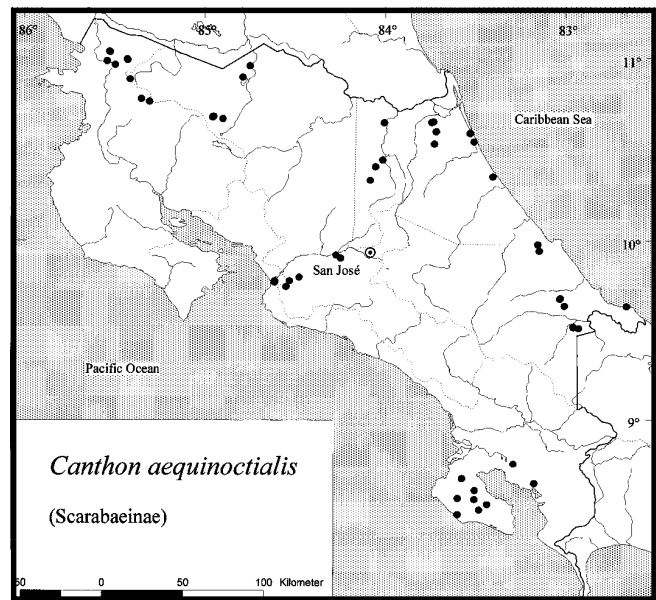


Fig. 4. Distribución conocida de *Canthon aequinoctialis* en Costa Rica.

### Las posibles barreras

El río Grande de Tárcoles. En primer lugar tenemos la existencia del río como posible barrera física. En un análisis sobre detección de barreras que hiciera Rapoport (1975) entre subespecies de la totalidad de los mamíferos en América del Norte, encontró que 17% de éstas coincidía con un río grande. Sin embargo, este análisis no consideró ríos de tamaño mediano ni pequeño. El río Grande de Tárcoles (unos 70 km de longitud) no es un río muy extenso, a pesar de ser uno de los de mayor tamaño en el país. Este río nace en el Valle Central y desemboca en el Pacífico. Las terrazas superiores de este río en las inmediaciones de San Pablo de Turruabares están datadas de 1.38 M. a., y las inferiores del cuaternario medio al superior (Bergoing, 1998). Lamentablemente es el río más contaminado del país, ya que los tributarios Tiribí, María Aguilar, Torres, Segundo, Bermúdez, Ciruelas y Grande

hacen desembocar en él las aguas negras, industriales y de los beneficios de café de cerca de dos millones de personas que habitan en el Valle Central.

A partir de un estudio realizado por Howden (1963) sobre mecanismos de aislamiento en cuatro géneros de Scarabaeidae no voladores del sur de los EE.UU., se sabe que los sistemas fluviales representan barreras para varias especies de estos géneros. Lamentablemente no tenemos información sobre el efecto de los ríos sobre los Scarabaeidae voladores, como son todas las especies citadas en este trabajo, pero es posible pensar que algún efecto debe tener la presencia del río. Sin embargo, se sabe que las especies de Scarabaeidae pueden cubrir grandes distancias, como el caso de *Oxysternon conspicillatus* que vuela por lo menos 1 km en dos días, y algunas especies de *Onthophagus* que llegan a recorrer distancias de 180 hasta 700 m después de dos días (Peck y Forsyth, 1982). En otros organismos, como por ejemplo en el

saltamontes *Caledia captiva* (Orthoptera: Acrididae), Shaw (1981) ha encontrado en Australia que los ríos representan límites de distribución para las razas cromosómicas.

Por otro lado Gascon *et al.* (2000) no encontraron evidencia de que los ríos en la Amazonia representen barreras para ranas y pequeños mamíferos; por el contrario los ejes orogénicos andinos sí impactaban la biodiversidad en estos grupos.

**Topografía y clima.** Casi inmediatamente al sur del Río Grande de Tárcoles se encuentra el brazo más costero de la Cordillera de Talamanca, donde las formaciones más altas son el Cerro Turrubares con 1756 msnm y el Cerro Herradura con 821 msnm; mientras que al norte del río, el bosque seco se encuentra sobre una planicie costera estrecha que no rebasa los 300-400 msnm. Naturalmente, correlacionada con la presencia de esta barrera topográfica se registra una disminución en la temperatura y un aumento en la precipitación. La base de la Cordillera de Talamanca se encuentra en este sector costero alejada del río a distancias que varían de 5 a 10 km, por lo que la transición o frontera entre ambas provincias biogeográficas es muy estrecha.

**Coincidencia con placas tectónicas.** El río Grande de Tárcoles fluye justo sobre el Sistema de Falla Transcorriente de Costa Rica (Coates y Obando, 1996; Bergoing, 1998) que separa a la Placa del Caribe (Ca) de la Microplaca Costa Rica-Panamá (CRP; Fig. 5). La Placa de Cocos (C) está pasando por una subducción (flecha) bajo las placas del Caribe (Ca) y de Costa Rica-Panamá; mientras que en la Placa de Nazca (N) está ocurriendo un proceso similar con la microplaca de Costa Rica-Panamá (Coates y Obando, 1996).

La Placa de Cocos presenta además a la Cordillera de Cocos (Cocos; Fig. 5), la cual es una cordillera oceánica, de aproximadamente 200-300 km de anchura y que se proyecta 2 a 2.5 km sobre el fondo marino. La subducción de esta cordillera oceánica por debajo de la CRP ha levantado y deformado el arco volcánico de la CRP (triángulos; Fig. 5) (Coates y Obando, 1996). Kolarsky y otros (*in* Coates y Obando, 1996) recalcan el hecho que la subducción de esta cordillera oceánica ha originado un levantamiento pronunciado de la Cordillera de Talamanca, la cual se eleva 1800 m más por encima del resto de la región de la parte meridional del Istmo Centroamericano y que además esto ha causado que la zona de la Cordillera de Talamanca no presente un carácter volcánico (Fig. 6). Aparentemente este proceso de levantamiento comenzó hace unos tres millones de años en el lado pacífico (Collins *et al.*, *in* Coates y Obando, 1996). El hecho que la Cordillera de Talamanca sea tan elevada es muy relevante, ya que eso explica que esta cordillera reciba más lluvia que otras zonas, debido a un mecanismo llamado viento 'rotor' que explicamos a continuación.

**Vientos locales y la cordillera de Talamanca.** Coen (1983) ha descubierto que los vientos son más complejos sobre el macizo de Talamanca y menos complejos sobre las cadenas volcánicas de las inmediaciones. El fotomosaico elaborado a partir de imágenes espaciales muestra que las nubes no se forman de manera uniforme a lo largo de la cresta del espinazo montañoso: hay una marcada separación por sobre el sector de Talamanca; la razón principal parece ser la mayor altitud de Talamanca en comparación con los sectores en cada lado. A primera vista esto parece extraño, puesto que las montañas más altas producen un mayor impulso ascendente y, por consiguiente, deberían producir más nubes y lluvia.

Pero las altas montañas pueden ocasionar sus propios vientos locales. Éstas dan lugar a la formación de bolsas de aire frío (puesto que las superficies terrestres se enfrían con rapidez, se forma una delgada capa de aire frío en las cimas montañosas). El aire más denso y frío 'drena' hacia abajo por las laderas de las montañas y puede sentirse conforme soplan los vientos hacia los valles, especialmente en la noche, cuando el aire está más frío. El resultado de esta evacuación de aire es un movimiento de aire que se aleja de las montañas de Talamanca, hacia fuera

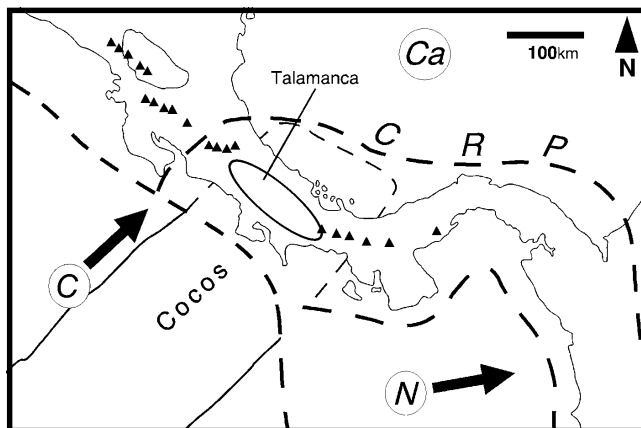


Fig. 5. Configuración tectónica de Costa Rica. Ca, Placa del Caribe. CRP Microplaca Costa Rica-Panamá. N, Placa de Nazca, C, Placa de Cocos. Cocos, Cordillera Submarina de Cocos (Modificado de Coates y Obando, 1996).

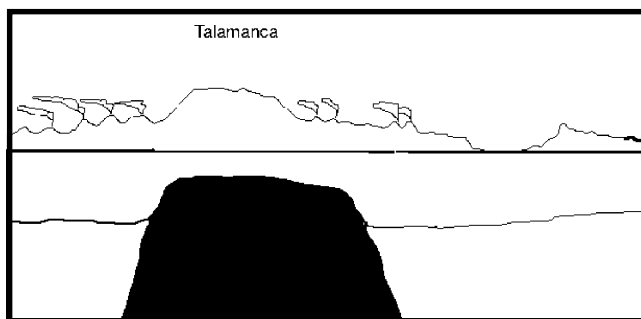


Fig. 6. Tectónica de Costa Rica. La Cordillera Submarina de Cocos sufre un proceso de subducción bajo la Cordillera de Talamanca. Esta zona se encuentra libre de actividad volcánica (Modificado de Coates y Obando, 1996).

de la costa, por la noche y en la madrugada. En el punto en que el aire más frío choca con el aire marino más caliente atacándolo desde abajo, fuerza a éste a elevarse localmente formando una línea de nubes fácilmente distinguibles. Líneas de nubes formadas por este proceso aparecen en las cercanías de las costas del Pacífico Sur y del Caribe Sur. Este patrón de vientos también se conoce en climatología con el nombre de 'brisas de valle y de montaña'.

Un segundo efecto de los vientos locales de aire frío es la formación muy común de una extensión de cielo menos nublado. El efecto que tienen estos vientos puede ser visto indirectamente, como un cielo con menor nubosidad o incluso claro, sobre las montañas y costas en el sector de Talamanca.

La alta Talamanca da lugar a otra circulación local del viento llamada viento rotor, que se produce en cada flanco. Los rotores se muestran en la figura 7, adaptada del trabajo del meteorólogo Coen (1983). Si bien los factores que causan estos rotores son complejos, se conoce que más frecuentemente se forman en aquellos sitios en que las montañas son altas, largas y empinadas, como en la parte de Talamanca en Centroamérica.

Es interesante que los vientos rotores tienen efectos climáticos 'opuestos' sobre las dos costas. En la vertiente del Caribe, los vientos medios en el puerto de Limón soplan desde el oeste y el suroeste 'introduciéndose' en el mar Caribe. En contraste con ello, el viento rotor de la costa del Pacífico invierte el flujo de aire frío trayendo aire 'del mar', pero solo en el sector de Talamanca (Fig. 7, derecha). Este viento costanero trae aire húmedo desde el océano, que se ve forzado a subir por las laderas de los montes conforme va avanzando hacia el interior.

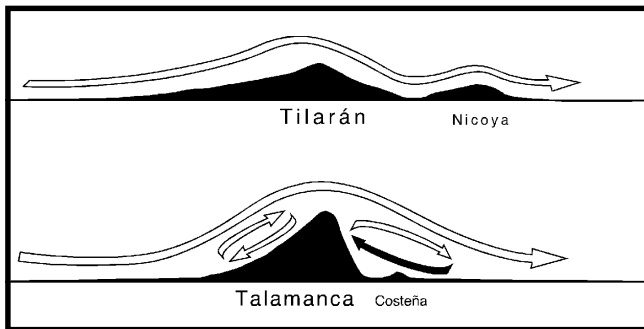


Fig. 7. El mecanismo de un viento rotor se genera en una cordillera alta como la de Talamanca, mas no en una cordillera baja como la de Tilarán (Modificado de Coen, 1983).

Se forman, entonces, nubes a lo largo de las crestas de los bordes locales, como la fila Costeña. Este patrón nuboso frecuente lleva una precipitación más alta a los montes de la península de Osa, a la fila Costeña y contra las laderas de Talamanca a lo largo del Pacífico.

La línea de nubes relacionada con la evacuación de aire frío que se produce durante la noche, puede verse aun mar adentro en la costa del Pacífico, aunque ha comenzado a soplar el viento costanero, como lo demuestran las pequeñas nubes que han comenzado a formarse en los montes de Osa y en la fila Costeña.

La existencia del rotor del Pacífico en el lado occidental de Talamanca explica el patrón aparentemente contradictorio de vientos que por lo regular provienen del Pacífico, aunque los vientos dominantes de Costa Rica soplan desde el Caribe y a pesar de que la vertiente del Pacífico se encuentre en el lado de la sombra orográfica de Centroamérica. El viento rotor explica por qué la región del Pacífico Centro-Sur de Costa Rica recibe más lluvia que las laderas vecinas del lado del Pacífico en Guanacaste y Panamá, en donde raramente actúa.

Naturalmente los generadores de las principales condiciones del tiempo y los regímenes de precipitación pluvial en Costa Rica son la Zona de Convergencia Intertropical, los vientos alisios y las depresiones polares (Coen, 1983). Sin embargo, los vientos rotores son de importancia ya que producen lluvias durante la estación seca en la cordillera de Talamanca y la fila Costeña, siendo más intenso este viento rotor en la vertiente del Pacífico; mientras que en la estación húmeda este mismo tipo de viento tiende a aumentar la precipitación pluvial hacia los 1000 m (Coen, 1983).

**Vegetación.** Es bien sabido que la vegetación puede representar una barrera a la distribución, independientemente de que ella también reacciona a los factores del medio ambiente. Así por ejemplo, organismos de áreas o bosques abiertos no penetran a bosques cerrados o viceversa. Justamente en esta frontera biogeográfica alrededor del Río Grande de Tárcoles, tenemos el contacto entre un bosque seco tropical semiabierto y un bosque lluvioso tropical cerrado.

**Bosque Seco.** Este tipo de bosque se extiende desde el Pacífico Norte de México, por el Pacífico Norte de Costa Rica y termina en forma bastante definida en el Río Grande de Tárcoles. Se distribuye por las tierras bajas del Pacífico (0-600 msnm), con precipitaciones anuales de dos metros en promedio. Presenta un contraste marcado entre las estaciones seca y lluviosa, con cinco meses de sequía; y la mayoría de los árboles son caducifolios (Gómez, 1986; Janzen, 1986; DeVries, 1987; Bullock & Mooney, 1995; Fogden y Fogden, 1997). Sin embargo, existe otra región de bosques estacionales en la península de Azuero, Panamá, que presenta afinidades con los llanos venezolanos y las sabanas de Colombia (Gómez, 1986).

**Bosque Lluvioso del Pacífico.** Este tipo de bosque se extiende desde el río Grande de Tárcoles, hacia el sur, por las tierras bajas del Pacífico (0-800 msnm) hasta las cercanías de la Península de Azuero en Panamá. Tiene muchos elementos comunes con el Bosque Lluvioso del Caribe,

pero a diferencia del bosque anterior, tan solo presenta tres meses de estación seca (Gómez, 1986; Janzen, 1986; Bullock & Mooney, 1995). Presenta árboles perennifolios, algunos sobrepasando los 70 m de altura. Esta zona ha permanecido aislada, y esto se ha traducido en la generación de muchas especies endémicas o la ausencia de especies comunes con los bosques lluviosos del Caribe. Por ejemplo, existen muchos conjuntos de especies hermanas de Scarabaeinae entre este bosque y el del Caribe (Kohlmann y Solís, 2001a,b)

### La porosidad de las barreras

Anteriormente hemos indicado una extensa lista de taxones pertenecientes a las Scarabaeinae, cuyos límites de distribución coinciden con el río Grande de Tárcoles. Es factible ampliar esta lista con muchos grupos más de plantas e insectos; sin embargo, también podemos preguntarnos, ¿qué tan efectiva o real es esta zona en representar una frontera entre patrones de distribución?

Analicemos el caso de *Ateuchus rodriguezi*, cuya distribución coincide con el río, a excepción de un punto conocido en la península de Osa. ¿Acaso esta especie se ha adaptado al bosque lluvioso del Pacífico? Realmente, no. Conocemos muy bien su biología y distribución (Kohlmann, 1984, 1996-97, 2000). Sabemos que esta especie habita en bosques y pastizales tropicales secos, es decir en áreas de vegetación abierta a relativamente abierta. Esta especie fue encontrada entonces en un potrero abierto dentro del bosque lluvioso cerrado de la península. Evidentemente, ni el río, ni el clima, ni la topografía impiden su existencia hacia el sur; y sabemos que muchas veces estas especies agresivas extienden su distribución al viajar como polizontes en el estiercol que se deposita en los camiones de carga del ganado, mecanismo que muy probablemente lo transportó hasta Osa, ya que no lo hemos recolectado en las zonas intermedias. De hecho, ésta es la distribución más sureña conocida para esta especie. Algo semejante, aunque no tan marcado como el caso anterior, hemos encontrado con *Canthon indigaceus chevrolati* y *Dichotomius centralis*, especies que han ampliado su distribución hacia el sur del río Grande de Tárcoles, siguiendo el avance de la deforestación.

También podemos citar casos en la dirección contraria, especies típicas del bosque lluvioso y que se encuentran también en la actualidad rodeadas por bosque seco. Por ejemplo, *Phanaeus pyrois* se encuentra distribuido en los bosques tropicales lluviosos de Costa Rica y otros países (Edmonds, 1994). Sin embargo, existe una localidad en la región de bosque seco, donde se lo ha recolectado. Esta zona es un bosque ribereño, semejante a los bosques lluviosos antes mencionados, que se encuentra en las orillas del río Tempisque. Podemos citar el caso similar de *Eurysternus mexicanus*, que también se encuentra en esta misma zona de bosques en galería alrededor del río Tempisque. Este hecho es semejante al descrito por Meave (2001), en relación con la existencia de plantas de selvas húmedas distribuidas en bosques ribereños dentro de sabanas de la región occidental de Belice. Meave (2001) propone la existencia de estos bosques ribereños como microrrefugios de taxones de selvas húmedas durante las glaciaciones pleistocénicas, como una alternativa a las hipótesis de Haffer (1969, 1982), en donde se proponen grandes áreas de bosques con permanencia constante.

En otros casos, pareciera que más bien la competencia interespecífica es la responsable de bloquear una posible extensión de la distribución de las especies a través de la zona del río. Por ejemplo, podemos citar el caso de *Dichotomius amicitiae* (Fig. 8) y *D. annae* (Fig. 9). Ambas especies son equivalentes ecológicas, además de ser especies hermanas (Kohlmann y Solís, 1997). De hecho, *D. annae* es una especie muy agresiva que se distribuye desde México hasta Panamá, en bosques tropicales lluviosos y secos, además de pastizales. Esto nos podría indicar que, en principio, desde el punto de vista ecológico, esta especie podría invadir el área de bosque lluvioso del Pacífico y probablemente no lo hace por un efecto de exclusión competitiva con *D. amicitiae*, que ya

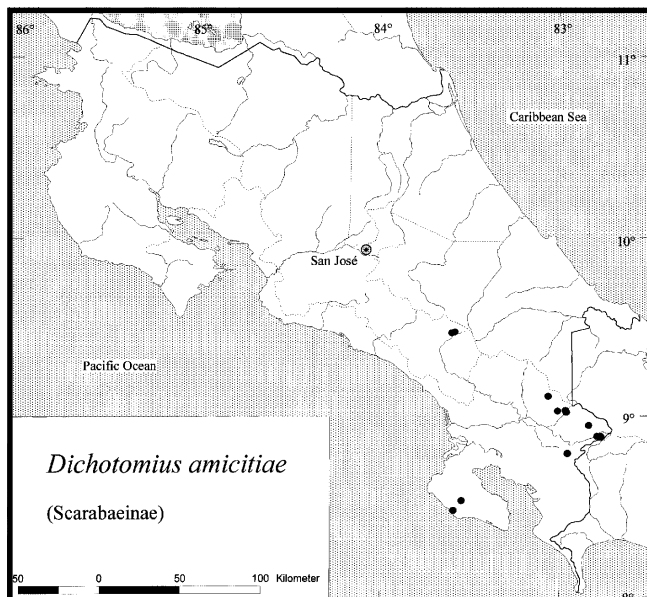


Fig. 8. Distribución conocida de *Dichotomius amicittiae* en Costa Rica.

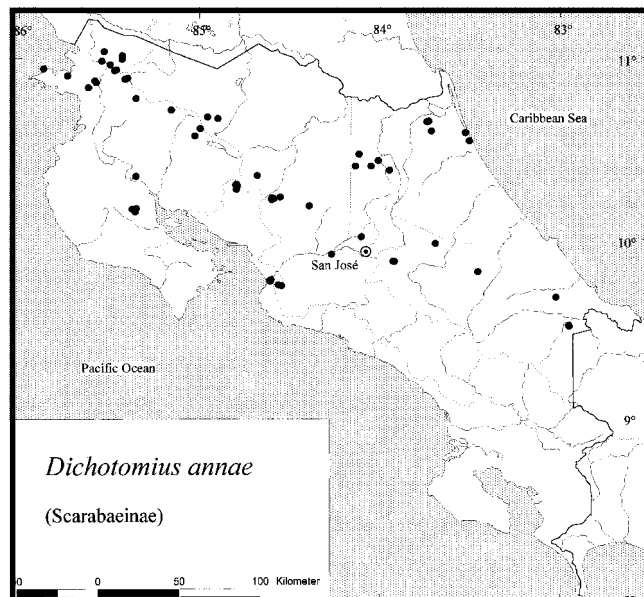


Fig. 9. Distribución conocida de *Dichotomius annae* en Costa Rica.

ocupa la zona de bosque lluvioso. Otro caso similar lo observamos entre *Ontherus azteca* y *O. brevipennis* (Génier, 1996).

Un caso muy interesante de mencionar es el de *Canthon cyanellus*. Esta especie se encuentra en el bosque lluvioso del Caribe y el bosque seco del Pacífico, pero no en el bosque lluvioso del Pacífico (Solís y Kohlmann, 2002). Es la única especie de *Canthon* en el país que es estrictamente necrófaga, y no sabemos de ningún equivalente ecológico en el bosque lluvioso del Pacífico, sin embargo no se lo ha recolectado al sur del río Grande de Tárcoles y desconocemos por qué no habita esta zona.

#### Consideraciones finales: ¿Causa o coincidencia?

Hemos presentado un caso de una frontera biogeográfica, relativamente estrecha y marcada. En este análisis hemos observado que los límites de distribución de muchas especies coinciden con diferentes tipos de barreras como un río, topografía, clima, vegetación, y que seguramente sumando sus efectos presentan finalmente una barrera intensa. Dentro de Costa Rica, ésta es la única barrera con una ubicación perpendicular a la costa. En otro estudio (Kohlmann *et al.*, en prep.) se ha detectado otra barrera perpendicular a la costa, en este caso sobre el Caribe, cercana al puerto de Limón, aunque no es tan clara, ni tan generalizada, ya que es más evidente con peces que en otros grupos. Las otras barreras biogeográficas del país corren paralelas a la costa y forman áreas de transición grandes, extensas y vagas, al seguir los cambios climáticos dados por la altitud de las montañas.

Como menciona Hengeveld (1990), no es posible demostrar la causa de los límites de la distribución usando un método indirecto, como el de la simple correlación de barreras. Para estar seguro hay que realizar observaciones de campo o experimentos de laboratorio para conocer los límites fisiológicos, de exclusión competitiva, enfermedades u otro tipo de factor limitante. De hecho, muchas veces la barrera a una distribución puede ser distinta en áreas diferentes (Kohlmann *et al.*, 1988; Kohlmann y Shaw, 1991; Shaw *et al.*, 1990, 1993). Sin embargo, la coincidencia de los límites de distribución de aproximadamente el 25% de las especies conocidas de Scarabaeinae a lo largo del río Grande de Tárcoles, más otros grupos de peces, plantas e insectos (Kohlmann *et al.*, en prep.) atestigua la existencia de una barrera clara en ese sitio. De acuerdo con la panbiogeografía, esta

zona representaría un nodo. Los nodos representan fragmentos bióticos y geológicos ancestrales relacionados en espacio-tiempo, y pueden indicar la existencia de una influencia histórica compartida en los límites de distribución de los taxones, correlacionada con límites geológicos o con algún cambio tectónico (Craw *et al.*, 1999; Grehan, 2001; Morrone, 2001b).

Este análisis muestra entonces que las provincias de la Costa Pacífica Mexicana y del Occidente del Istmo de Panamá, derivadas de un análisis panbiogeográfico por Morrone (2001a), y representadas en Costa Rica por el bosque seco y el bosque lluvioso del Pacífico, respectivamente, presentan una frontera biogeográfica (nodo) correlacionada con un accidente geológico, en este caso, la falla que separa la placa del Caribe de la microplaca Costa Rica-Panamá. Esta coincidencia geológica se ve así reforzada por una gran coincidencia de diferentes tipos de posibles barreras ecológicas, dadas finalmente por el efecto de la Cordillera de Cocos. Esta cordillera ha elevado en altitud, por sobre los valores usuales de la región meridional de América Central, a la Cordillera de Talamanca, creando así una barrera topográfica y climática, que al mismo tiempo genera la existencia de vientos rotores, y por ende una mayor precipitación en la vertiente del Pacífico central y sur de Costa Rica, lo que ha permitido la existencia de un bosque lluvioso cerrado, que puede alcanzar en su distribución hasta el río Grande de Tárcoles, que fluye sobre la falla que separa a dos placas tectónicas. ¿Es esto una gran serie de coincidencias que sumadas una a una finalmente se convierten en causa? La realización de más investigaciones sobre los patrones de distribución de otros organismos es necesaria para aclarar muchas de las incógnitas de los patrones de distribución en torno al área del río Grande de Tárcoles.

#### Agradecimientos

Agradecemos a Gerardo Ávalos, Luis Hernán Rincón y Natalia Ramírez la lectura crítica de este manuscrito. Igualmente damos gracias a Guillermo Vargas, del Departamento de Audiovisuales de la Universidad EARTH, su ayuda en la realización de varias ilustraciones. Finalmente, quisieramos agradecer al Sr. Angel Solís, curador de Coleoptera del INBio, Sto. Domingo de Heredia, su ayuda, entusiasmo y participación en el estudio de los Scarabaeinae de Costa Rica; así como a la Universidad EARTH el apoyo durante la elaboración de este trabajo.

- Bergoëing, J. P. 1998. *Geomorfología de Costa Rica*. Instituto Geográfico Nacional, San José.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie: Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- Brown, J. H. y M. K. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Coates, A. G. y J. A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. En: Jackson, J. B. C., A. F. Budd y A. G. Coates (eds.), *Evolution and environment in tropical America*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Coen, E. 1983. Climate. En: Janzen, D. (ed.), *Costa Rican natural history*, University of Chicago Press, Chicago.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press, Oxford.
- DeVries, P. 1987. *The butterflies of Costa Rica. Vol. I*. Princeton University Press, Princeton.
- Edmonds, W.D. 1994. Revision of *Phanaeus* Macleay, a New World genus of Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Contrib. Sci.*, 443: 1-105.
- Fogden, M. y P. Fogden. 1997. *Vida silvestre de los parques nacionales y reservas de Costa Rica*. Editorial Heliconia, San José.
- Gascon, C., J. R. Malcolm, J. L. Patton, M. N. F. da Silva, J. P. Bogart, S. C. Loughheed, C. A. Peres, S. Neckel y P. T. Boag. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 97(25): 13672-13677.
- Génier, F. 1996. A revision of the Neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Mem. Ent. Soc. Canada*, 170: 1-169.
- Gómez, L.D. 1986. *Vegetación de Costa Rica: Apuntes para una biogeografía costarricense*. Editorial EUNED, San José.
- Grehan, J. 2001. Panbiogeografía y la biogeografía de la vida, pp. 153-160. En: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. En: G. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York.
- Hall, C. A. S. 2000. *Quantifying sustainable development: The future of tropical economies*. Academic Press, San Diego.
- Hengeveld, R. 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Howden H. F. 1963. Speculations on some beetles, barriers, and climates during the Pleistocene and Pre-Pleistocene periods in some non-glaciated portions of North America. *Syst. Zool.*, 12: 178-201.
- Janzen, D. 1986. *Guanacaste National Park: Tropical ecological and cultural restoration*. Editorial EUNED, San José.
- Kohlmann, B. 1984. Biosistemática de las especies norteamericanas del género *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Ent. Mex.*, 60: 3-81.
- Kohlmann, B. 1996-97. The Costa Rican species of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Rev. Biol. Trop.*, 44(3)/45(1): 177-192.
- Kohlmann, B. 2000. New species and distribution records of Mesoamerican *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Rev. Biol. Trop.*, 48(1): 235-246.
- Kohlmann, B., H. Nix y D.D. Shaw. 1988. Environmental predictions and distributional limits of chromosomal taxa in the Australian grasshopper *Caledia captiva* (E). *Oecologia* (Berlín), 75: 483-493.
- Kohlmann, B. y D. Shaw. 1991. The effect of a partial barrier on the movement of a hybrid zone. *Evolution*, 45(7): 1606-1617.
- Kohlmann, B. y A. Solís. 1996. Una nueva especie de *Scatimus* (Coleoptera: Scarabaeidae) de Costa Rica. *G. It. Ent.*, 8: 99-103.
- Kohlmann, B. y A. Solís. 1997. El género *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *G. It. Ent.*, 8: 343-382.
- Kohlmann, B. y A. Solís. 2001a. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *G. It. Ent.*, 9: 159-261.
- Kohlmann, B. y A. Solís. 2001b. A new species of *Phanaeus* Macleay (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) from Costa Rica. *Besoiro*, 6: 9-11.
- Kohlmann, B., A. Solís, E. Castillo, O. Elle y P. Müller. En preparación. Is the biodiversity of Costa Rica protected by the existing park and conservation areas system?
- Kohlmann, B., J. Wilkinson y K. Lulla. 2002. *Costa Rica desde el espacio*. Universidad EARTH, San José.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology*. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Meave, J. 2001. El potencial de bosques ribereños en sabanas tropicales como microrrefugios ecológicos para plantas de selvas húmedas durante periodos áridos del pleistoceno, pp. 137-140. En: J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos y aplicaciones*, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Morrone, J. J. 2001a. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales y Tesis SEA 3, Zaragoza.
- Morrone, J. J. 2001b. *Sistemática, biogeografía, evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Müller, P. 1977. *Tiergeographie*. Teubner Studienbücher, Stuttgart.
- Müller, P. 1981. *Arealsysteme und Biogeographie*. Eugen Ulmer GmbH & Co. Stuttgart.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: Bullock, S. H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.), *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Peck, S. B. y A. Forsyth. 1982. Composition, structure, and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 60: 1624-34.
- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Rapoport, E. H. 1982. *Areography: Geographical strategies of species*. Pergamon Press, Oxford.
- Rapoport, E. H. y J. A. Monjeau. 2001. Areografía, pp. 23-30. En: Jorge Llorente Bousquets y Juan J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Schäfer, A. 1997. *Biogeographie der Binnengewässer*. Teubner Studienbücher. Stuttgart.
- Shaw, D. D. 1981. Chromosomal hybrid zones in orthopteroid insects. En: W. R. Atchley y D.S. Woodruff (eds.), *Evolution and speciation: Essays in honour of M. J. D. White*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shaw, D.D., A.D. Marchant, M.L. Arnold, N. Contreras y B. Kohlmann. 1991. The control of gene flow across a narrow hybrid zone: a selective role for chromosomal rearrangement? *Can. J. Zool.*, 68: 1761-1769.
- Shaw, D.D., A.D. Marchant, N. Contreras, M.L. Arnold, F. Groeters y B. Kohlmann. 1993. Genomic and environmental determinants of a narrow hybrid zone: cause or coincidence. En: R.G. Harrison (ed.), *Hybrid zones and the evolutionary process*, Oxford University Press, Oxford.
- Solís, A. y B. Kohlmann. 2002. El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *G. It. Ent.*, 10: 1-68.
- Tosi, J. A. 1969. *Mapa ecológico de Costa Rica. 1: 750.000*. Centro Científico Tropical, San José.
- Udvardy, M. D. F. 1969. *Dynamic zoogeography with special reference to land animals*. Van Nostrand-Reinhold, Nueva York.