

EVOLUCIÓN ESPACIAL EN “*MACROMISCHA*” (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Jorge Luis Fontenla

Museo Nacional de Historia Natural de Cuba
Obispo 61 AP 10100, La Habana 1
libelula@mnhnc.inf.cu

Resumen: El patrón de distribución geográfica de los linajes evolucionarios de *Macromischa* (*Leptothorax*) sugiere un intenso dinamismo espacial por parte de los antecesores de las especies actuales. Por el contrario, estas muestran en sentido general una marcada restricción en la distribución geográfica. Es posible distinguir una etapa de evolución centro-oriental, que se corresponde con los eventos de especiación más antiguos, y otra de evolución occidental-central, que representa eventos de especiación derivados. El Macizo de Guamuhaya, en el centro de Cuba, se comporta como un atractor biogeográfico. El análisis de BPA ofreció relaciones entre áreas incongruentes con la reticulación espacial que ha desarrollado el taxón.

Palabras claves: Hymenoptera, Formicidae, *Macromischa* (*Leptothorax*), BPA, narrativa, atractor biogeográfico, Cuba.

Spatial evolution in *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae)

Abstract: The geographic distribution patterns of the evolutionary lineages of *Macromischa* (*Leptothorax*) suggest an intense spatial dynamism in its ancestors. On the contrary, present-day species generally show restricted geographic distributions. It is possible to distinguish two basic evolutionary phases, a central-eastern one, which corresponds with ancient speciation events, and a western-central phase, which represents more derived speciation events. The Guamuhaya massif, in Central Cuba, seems to function as a biogeographic attractor. The BPA analysis showed incongruent area relationships, because the taxon has developed reticulated spatial evolution.

Key words: Hymenoptera, Formicidae, *Macromischa* (*Leptothorax*), BPA, narrative, biogeographic attractor, Cuba.

Introducción

Hoberg (1997) consideró que los estudios sobre biodiversidad deben abarcar el reconocimiento de áreas ancestrales, regiones de endemismo y centros significativos de evolución orgánica. La historia de las áreas debe ser inferida a partir de la información filogenética de grupos monofiléticos individuales (Anderssen, 1996; Hovenkamp, 1997). Ello debe ser complementado con pruebas independientes de congruencia, tales como modelos paleogeográficos (Anderssen, 1996) y escenarios evolucionarios (Lee y Doughty, 1997).

La biogeografía histórica estudia la posible relación entre la distribución geográfica de un grupo y sus relaciones filogenéticas. De manera tradicional, el resultado final es un cladograma de áreas (revisión en Morrone y Carpenter, 1994; Morrone y Crisci, 1995; Humphries y Parenti, 1999; Enghoff, 2000). Los cladogramas representan relaciones jerárquicas. La relación distribución geográfica-genealogía es jerárquica sólo cuando existe sincronía entre eventos de fragmentación de áreas y la historia filogenética. En sentido general, los escenarios reticulados se ajustan mejor a los datos disponibles (Martín-Piera y SanMartín, 1999). Otro problema sustancial de los métodos jerárquicos (Van Soest, 1996), es que los cladogramas sólo ofrecen relaciones únicas entre áreas de endemismos, mientras que las relaciones entre áreas se desarrollan a través de diferentes periodos. Lo anterior sugiere la necesidad de utilizar representaciones explicativas no exclusivamente jerárquicas para comprender la evolución biogeográfica de un grupo.

Las Antillas Mayores han sufrido una compleja evolución paleogeográfica desde el Eoceno (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). Esta área se caracteriza por ser tanto uno de los escenarios paleogeográficos más complejos del mundo (Page y Lydeard, 1994) como uno de los menos comprendidos (Martín y Steadman, 1999). Así, en este escenario espacio-temporal es de esperar conflictos entre representaciones jerárquicas de áreas y la conjunción de historias filogenéticas y distribución espacial.

Macromischa es un grupo monofilético de hormigas pertenecientes al taxón *Leptothorax* Mayr, con 29 especies de Cuba (una de ellas vive también en Bahamas) y dos especies de La Española (Fontenla, 2000a,b). Es el grupo más diversificado, tanto en número de especies como en grupos morfológicos, de hormigas endémicas de Las Antillas Mayores. En este artículo se explora la evolución espacial del mismo.

Material y Métodos

Macromischa cuenta con 29 especies en Cuba y dos en la Española; en el mismo se distinguen nueve grupos morfológicos de especies y dos grupos ecológicos (Fig. 1, Apéndice 1). El grupo arborícola (linajes *sallei-punicans*) construye sus nidos en epífitas, árboles o troncos caídos. Como se puede apreciar en el cladograma, este grupo ecológico es parafilético, como grupo, pero cada grupo morfológico que lo integra es monofilético. El grupo petrícola (linajes *iris-porphyritys*) construye sus nidos en

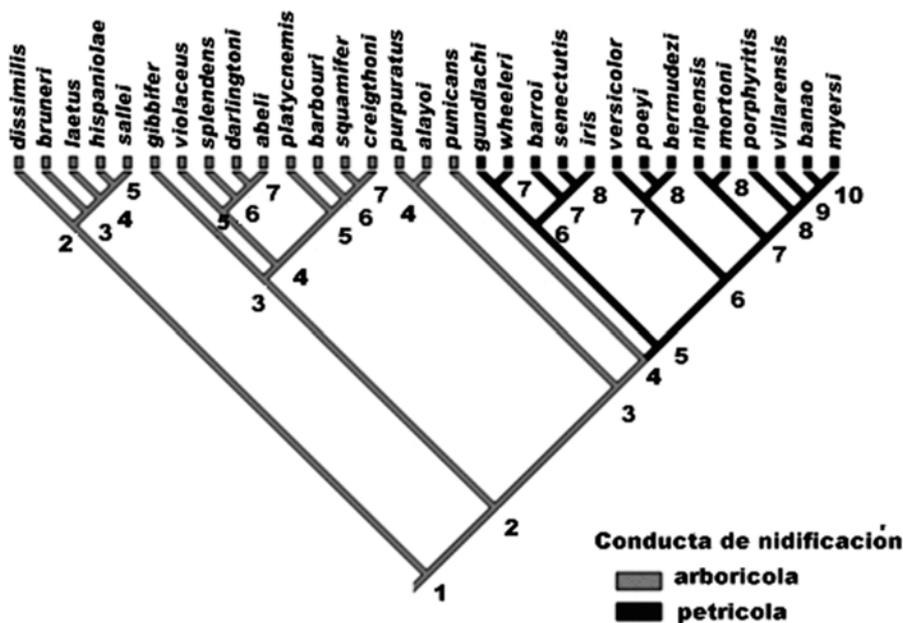


Fig. 1. Relaciones filogenéticas entre las especies de *Macromischa* (*Leptothorax*), según Fontenla (2000a). Consistencia: 61,0%, Retención: 88,0%. Nodos internos numerados según sus distancias desde la raíz del cladograma.

intersticios de formaciones cársicas. Fontenla (2000b) delimitó las áreas de endemismo del grupo, sobre la base de la presencia exclusiva en un área natural de al menos dos especies. **Cuba Occidental** 1. Sierra de los Órganos (SOR). 2. Sierra del Rosario (SRO). 3. Alturas de las provincias de la Habana y Matanzas (HAM). **Cuba Central** 4. Macizo de Guamuha. **Cuba Oriental** 5. Sierra Maestra (SMA). 6. Macizo de Nipe-Sagua-Baracoa (NSB). 7. Costa de Santiago de Cuba-Maisí (STM). 8. Española (ESP). Distribución de las especies por grupos ecológicos y áreas primarias de endemismos aparece en el Apéndice 1. La división del territorio de Cuba en distritos fitogeográficos (Fig. 2) se tomó de López *et al.* (1993). Las áreas primarias de endemismos cubanas se corresponden con los siguientes distritos fitogeográficos: SOR: 5, SRO: 6, HAM: 9, 13, 14, GUA: 19, SMA: 27, 28, 29, NSB: 31, 32, 33, 35, 39, STM: 36, 37. La distribución de las especies en los distritos en el Apéndice 1.

Coefficiente de Aridez Biológica

Basado en Gentry (1982), López (1998), consignó que en Cuba las familias de probable origen amazónico, salvo excepciones, tienen hábitos semejantes a las de los cerrados amazónicos, mientras que las de posible origen norandino presentan los mismos hábitos de su centro pristino de evolución. Sobre esta base, López (2002) propuso el siguiente coeficiente de aridez biológica:

$Ar = N_a / N_n$, donde Ar = Índice de aridez, N_a = Número de taxones de probable origen amazónico en el distrito fitogeográfico estudiado y N_n = Número de taxones de probable origen norandino en el mismo distrito. Una región podría considerarse con tendencia a la aridez a partir de valores $Ar > 1$, aridez que aumenta con el valor de "Ar"; los valores inferiores a la unidad corresponden a regiones más húmedas.

Se determinó la Simetría del cladograma (I_c) (Pearson, 1999); donde $I_c = 3$ (todos los nodos interiores) $\times T_R -$

$T_L^* / *(n-1) (n-2)^*2$; n = número de terminales en el cladograma, T_R y T_L = número de terminales sustentadas por las ramas de los lados derecho e izquierdo de cada nodo respectivamente. El índice varía desde 0 (completamente balanceado) hasta 1 (completamente no balanceado).

Análisis de BPA.

El análisis de BPA (Brooks *et al.*, 2001), consiste básicamente en numerar en el cladograma de relaciones filogenéticas los táxones y nodos. Estos últimos se consideran como antecesores hipotéticos. Las áreas se codifican de acuerdo a la ausencia (0) o presencia (1) de los táxones o antecesores hipotéticos en las mismas; luego se realiza un análisis de parsimonia. El BPA exhibe sesgos teóricos y empíricos (Enghoff, 2000), pero su utilización ha sido promulgada porque realiza muy pocas o ninguna asunción en relación con el comportamiento de los datos (Andersson, 1996). Detalles de la codificación y procedimientos desarrollados para *Macromischa*, en Fontenla (2000b).

Eventos vicariantes soportados.

Basado en un protocolo propuesto por Hovenkamp (1997). Consiste en sustituir a los táxones por sus áreas de distribución en el cladograma de relaciones filogenéticas. Luego se detectan los eventos dicotómicos (nodos) que originan áreas descendientes no superpuestas. Así se obtiene una secuencia ordenada de eventos vicariantes indiscutibles.

Resultados

Las especies de *Macromischa* habitan el 58% de los distritos fitogeográficos de Cuba (Apéndice 1). El grupo arboricola se distribuye por 19 distritos y el grupo petricola habita en 15 distritos. Ambos grupos coexisten en 32% de los distritos que habitan. Los distritos fitogeográficos con más especies son Cordillera del Turquino y Sierra del Rosario (7 especies), seguidos por Guamuha (6), Sierra

Fig. 2. Distritos fitogeográficos de Cuba, según López *et al.* (1993). 1. Guanahacabibes. 2. Guanés. 3. Pinar del río. 4. Pizarras. 5. Mogotes. 6. sierra del Rosario. 7. Cajalbana. 8. Bahía Honda-Cabañas. 9. Anafe. 10. Sur Pinos. 11. Los Indios-Siguanea. 12. Centro de Pinos. 13. Habana-Matanzas. 14. Habana-Limonar. 15. Planicie Centro-Occidental. 16. Motembo. 17. Zapata. 18. Cayería Meridional. 19. Guamuhaya. 20. Cienfuegos-Trinidad. 21. Santa Clara. 22. Camagüey. 23. Holguín. 24. Planicie Centro-Oriental. 25. Costa Centro-Oriental. 26. Cabo Cruz-Baconao. 27. Promontorios de sierra Maestra. 28. Cordillera del Turquino. 29. Gran Piedra. 30. Valle Central. 31. Sierra de Nipe. 32. Sierra Cristal. 33. Moa-Baracoa. 34. Bahía de Nipe. 35. Baracoa. 36. Maisí-Guantánamo. 37. Sierra de Imías. 38. Colinas de Oriente. 39. Santa Catalina.

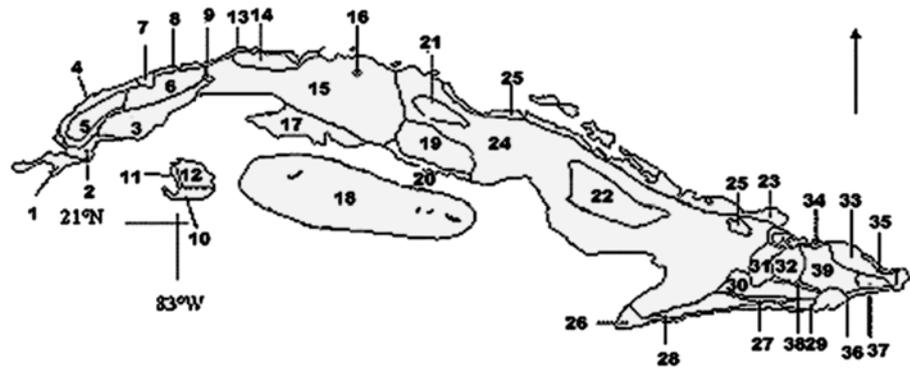


Tabla I. Número de especies, áreas primarias de endemismo y distritos fitogeográficos ocupados por las especies de *Macromischa* en cada nodo desde la raíz del cladograma (DR). Ar: valor promedio del coeficiente de aridez biológica. Los valores sólo tienen en cuenta a las especies actuales.

Nodos DR	Especies	Áreas	Distritos	Ar
2	1	1	1	0,73
3	2	2	3	0,58
4	4	2	17	0,60
5	4	3	2	0,41
6	2	3	4	1,20
7	8	6	21	1,50
8	7	5	14	1,30
9	1	1	4	1,90
10	2	2	4	1,40

de los Organos (5) y Habana-Limonar (5). Estos distritos se corresponden con áreas montañosas del Oriente, el Centro y el Occidente de Cuba.

El grupo arborícola está asociado con ambientes más húmedos (Ar= 0,89) que las petricolas (Ar= 1,4). Sin embargo, tres de las especies del linaje *squamifer* (*L. squamifer*, *L. creightoni* y *L. barboursi*), las cuales también constituyen un sublinaje en sí mismas (Fig. 1), exhiben, en conjunto, un AR= 1,53; es decir, superior a la del promedio total de todo el grupo petricola. De las especies arborícolas cubanas, el 73,3% tienen Ar<1, contra un 50% de las especies petricolas (Apéndice 1). El Ar promedio de estas proporciones en las especies arborícolas es Ar= 0,59, mientras que en las petricolas es Ar=0,81. Es evidente que, aun en las especies petricolas asociadas a hábitats con Ar<1, lo hacen en situaciones de mayor aridez, en comparación con las especies arborícolas.

De acuerdo con los valores promedios de Ar en los nodos asociados a especies actuales, la tendencia global en la evolución filogenética y espacial de *Macromischa*, es hacia la ocupación de áreas con mayor aridez biológica, según la relación entre el valor promedio de Ar con el número de nodos desde la raíz del cladograma ($r_s= 0,76$, $p<0,05$). El valor promedio del índice es <1 entre los nodos 2-5, y >1 entre los nodos 6-10 desde la raíz (Tabla I).

Es apreciable que los nodos 7 y 8 constituyen verdaderas “puntuaciones” de actividad genealógica y espacial. Están asociados a la mayor riqueza de especies actuales (8 y 7), áreas de endemismo ocupadas (6 y 5) y distribución en distritos fitogeográficos (21 y 14).

Evolución espacial de los linajes

La relación jerárquica entre áreas (Fig. 3) muestra diferencias respecto al resultado de EVS (Tabla II). En el primer caso, se observa que ESP es el área hermana de Cuba, mientras que STM ocupa la posición más basal en la evolución del taxón; es decir, es el área hermana del resto de las áreas de endemismo de *Macromischa*. Por otra parte, los EVS evidencian que ESP sólo es hermana de Cuba oriental (SMA y NSB), mientras que STM es, por el contrario, una de las áreas más derivadas en la evolución del taxón. También se observa que áreas como NSB y GUA aparecen involucradas en eventos que representan procesos tanto cercanos a la raíz del cladograma como muy derivados. De este modo, los EVS expresan una reticulación compleja en la diversificación de este grupo, la cual se encuentra enmascarada o distorsionada en la síntesis jerárquica del cladograma de áreas.

Discusión

Para la discusión que sigue es conveniente resumir el modelo esbozado por Oro (1989), Iturralde-Vinent y MacPhee (1999) y MacPhee e Iturralde-Vinent (2000), acerca de la paleogeografía antillana. Durante el Eoceno Superior-Oligoceno Inferior (35-33 ma), hubo una masa de tierra más o menos continua en la cuenca del Caribe, la cual incluía los territorios de los que hoy día serían Cuba centro-oriental, el norte-centro de la española y Puerto Rico. Cuba occidental era un territorio aislado por el canal de Habana-

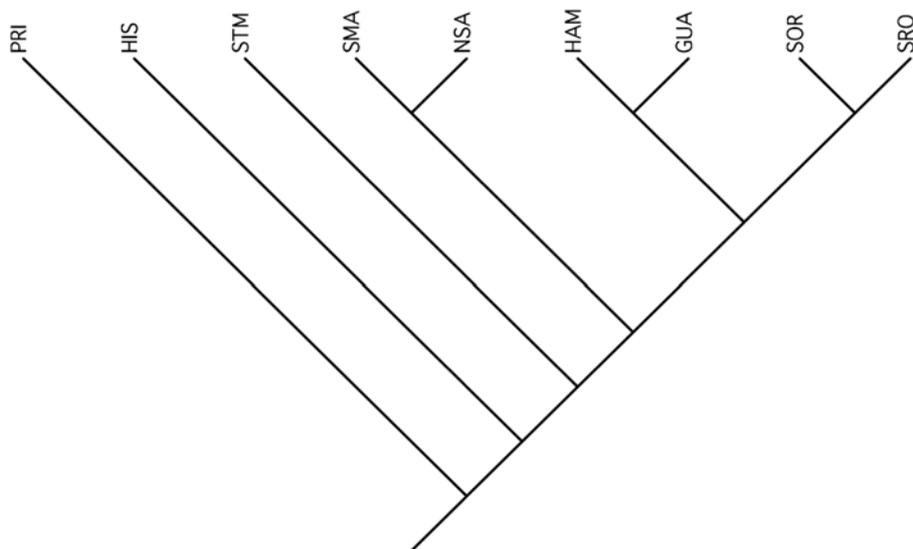


Fig. 3. Relaciones entre áreas primarias de endemismo en *Macromischa* (*Leptothorax*), según análisis de BPA (Fontenla, 2000b). Consistencia: 94,0%, Retención: 92,0%.

Tabla II. Eventos vicariantes soportados y las áreas involucradas, en la evolución de *Macromischa*. Nodos en la Fig. 1. Nodos desde la raíz

Eventos dicotómicos Nodos desde la raíz	Áreas	
	Descendiente 1	Descendiente 2
0	PRI	CUB, ESP
2-3	GUA	SMA
4-5	SMA, NSB	ESP
5-6	NSB	SMA
5-6	SMA	HAM, SRO
7	GUA	SOR
7-8	HAM	SRO, SOR
8	NSB	STM
8-9	HAM	GUA

Matanzas. Durante el Oligoceno superior-Mioceno Medio, Puerto Rico se separa de la Española y después la Española del oriente de Cuba. El centro y el occidente de Cuba se fragmentaron, y el occidente de Cuba permaneció aislado hasta el Mioceno Superior, cuando Cuba se configuró como un territorio continuo.

Durante el resto del Terciario y a través del Pleistoceno, Cuba ha tenido una evolución paleogeográfica compleja, caracterizada por ciclos de fragmentaciones y uniones de su territorio, provocado por una combinación tanto de ciclos eustáticos como por movimientos verticales del territorio. Durante parte del Pleistoceno, el N de la Isla de la Juventud y la Península de Guanahacabibes estuvieron unidas entre sí y a Cuba, a través de lo que es hoy el Golfo de Batabanó.

Evolución espacial entre los nodos N2-N5. Representan la “evolución oriental” e incluyen la separación del AC de las especies actuales de La Española. Presumiblemente, son los de mayor antigüedad en la filogenia del taxón y son congruentes con el período cuando Cuba centro-Oriental se encontraba separada del occidente del archipiélago y unida al Norte-Centro de la Española. **II. Entre los nodos N5-N6.** El AC del clado petrícola, N5, puede asumirse en dinamismo espacial ente el oriente y el centro-occidente de Cuba. Es también un período de dinamismo ecológico y genealógico, pues se conjugan derivas en hábitos y hábitats, junto a movimientos espaciales y origen de especies en diferentes linajes. **III. En el N7.** Aquí culmina la evolución

genealógica del grupo de especies arbóricolas y comienzan a originarse especies actuales de linajes petrícolas en toda la región centro-occidental. Es el nodo de mayor dinamismo genealógico y espacial **IV. En el N8.** A partir de este nodo se originan las dos únicas especies petrícolas que viven en la región oriental.

Las especies entre los nodos 7-10 desde la raíz pueden representar eventos de especiación pleistocénicos y aun más recientes. Por ejemplo, *L. creightoni* y *L. versicolor* (Roger) están distribuidas en HAM y en el N de IJ. Esta última también vive en la Península de Guanahacabibes. Ambas especies pertenecen a dos linajes diferentes del séptimo nodo desde la raíz. Guanahacabibes emergió durante el Pleistoceno, y todas estas áreas estuvieron conectadas durante dicho período. *L. porphyritis* (Roger), endemismo de HAM, está ausente del resto de estas áreas, pero pertenece al nodo 8 desde la raíz, por lo que pudo evolucionar después que desapareció la conexión pleistocénica. Por último, las especies más derivadas de *Macromischa*, el grupo hermano *L. bano-L. myersi*, tienen una distribución vicariante en las alturas de Sancti Spiritus y las Alturas de Trinidad respectivamente.

Dichas alturas están separadas por la cuenca del Río Agabama, accidente que comenzó a formarse hace unos 100 000 años (Iturralde-Vinent, com. pers.)

GUA estuvo involucrada en eventos en N2 y luego fue ignorada hasta los nodos N7, N9 y N10. Alberga especies que representan tanto los eventos de especiación más antiguos (*L. dissimilis*), como los más recientes (*L.*

banao-L. myersi) en la evolución genealógica del taxón (Tabla I). López (2002) afirmó que Guamuhaia no sólo es un importante centro de especiación, sino que funciona como un refugio de flora orófila. En sentido general, la semejanza florística de la región occidental y la oriental es mayor respectivamente con Guamuhaia que entre sí. La especiación y evolución de la diversidad pueden considerarse como fenómenos dinámicos no lineales (Halffter, 2000). Integrando todo lo anterior, GUA podría considerarse como una “cuenca de atracción biogeográfica” o, simplemente, como un área que representa un “atractor biogeográfico”. El término atractor es concebido como una abstracción que significa una región en el espacio donde convergen trayectorias dinámicas (Sametband, 1999), de acuerdo con la conceptualización de sistemas dinámicos complejos.

Iturralde-Vinent (1988) y López (1998) expusieron que los cambios paleoclimáticos provocaron contracciones en el ámbito geográfico de la biota de Cuba, la que se concentró básicamente en las regiones montañosas. Ello fue seguido por expansión ulterior o diversificación hacia las nuevas oportunidades ambientales. Lo discutido sugiere gran dinamismo en la evolución espacial de la biota cubana y de manera particular en *Macromischa*. Pearson (1999) expuso que los cladogramas muy simétricos indican especiación en ambientes dinámicos. La simetría del cladograma de *Macromischa* es muy elevada ($I_c=0,22$). Sus

especies aparentan haber seguido una estrategia de rastreo ambiental (*sensu* Hengselved, 1997), en la búsqueda de hábitat disponibles y sobreviviendo, como linajes evolucionarios, a través de la especiación. Lobo (1999, 2000) le denomina adaptación espacial. Este patrón también se ajusta al Modelo de Retracción Ambiental de Aislados Periféricos, propuesto por Frey (1999). Ello sería típico de ambientes muy dinámicos, como lo ilustran los modelos considerados de las Antillas.

Resulta una alternativa válida aceptar que la evolución genealógica, y por lo tanto, la evolución espacial concomitante, son fenómenos complejos, es decir, dinámicos, no lineales y autoinducidos, aunque con toda probabilidad perturbados y, en cierta manera, constreñidos en alguna dirección por el propio dinamismo del ambiente global en el cual se encuentran embebidos los organismos y su historia. Ello es evidente al comprobar la congruencia generalizada entre la compleja evolución paleogeográfica de esta pequeña, pero muy dinámica área insular y los conspicuos movimientos espaciales del taxón. De igual modo, se observa una notable congruencia entre los cambios climáticos pleistocénicos, con derivas bruscas hacia la mayor aridez (Peñalver *et al.*, 2001) y las mismas tendencias evidentes en la evolución ecológica de *Macromischa*.

Bibliografía

- ANDERSSON, L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, **23**: 269-277.
- BROOKS, D. R. & D. A. MC LENNAN 2001. A comparison of a discovered-based and a event-based method of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, **28**: 757-767.
- ENGHOFF, H. 2000. Reversals as branch support in biogeographical parsimony analysis. *Vie et Mileu*, **50**: 255-260.
- FONTENLA, J. L. 2000a. Definitions, phylogenetic relationships and morphological species groups of taxón *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae: *Leptothorax*). *Avicennia*, **12/13**: 35-44.
- FONTENLA, J. L. 2000b. Historical biogeography and character evolution in the phylogenetic taxón “*Macromischa*” (Hymenoptera: Formicidae: *Leptothorax*). *Trans. Am. Ent. Soc.*, **126**: 401-416.
- FREY, J. K. 1999. Modes of peripheral isolate formation and speciation. *Syst. Biol.*, **42**: 373-381.
- GENTRY, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: Phyto geographical connections between Central and South America. Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **69**(30): 557-593.
- HALFFTER, G. 2000. Medir la biodiversidad. En: *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Pribes 2000*. F. Martín-Piera, J.J. Morrone & A. Melic (eds.). Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. Pp: 11-18.
- HENGSELVED, R. 1997. Impact of biogeography on a population-biological paradigm shift. *J. Biogeogr.*, **24**: 541-547.
- HOBERG, E. P. 1997. Phylogeny and historical reconstruction: host-parasite systems as keystones in biogeography and ecology. In: *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. Eds: M. L. Reaka-Kudla, D. O. Wilson, E. O. Wilson. Joseph Henry Press. Washington D. C. Pp: 243-261.
- HOVENKAMP, P. 1997. Vicariance events, no areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics*, **13**: 67-79.
- HUMPHRIES, C. J. & L. PARENTI 1999. *Cladistic biogeography*. Oxford Monographs on biogeography, No. 2. Clarendon Press, Oxford.
- ITURRALDE-VINENT, M. 1988. *Naturaleza geológica de Cuba*. Editorial Científico Técnica. La Habana, 146 pp
- ITURRALDE-VINENT, M. & R. MACPHEE 1999. Paleogeographic and paleoceanographic test of Caribbean Historical biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Espt.*, **238**: 1-95.
- LEE, M. S. Y. & P. DOUGHTY 1997. The relationships between evolutionary theory and phylogenetic analysis. *Biol. Rev.*, **72**: 471-495.
- LOBO, J. M. 1999. Individualismo y adaptación espacial: un nuevo enfoque para explicar la distribución geográfica de las especies. *Boln. S.E.A.*, **26**: 561-572.
- LOBO, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales?. En: *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Pribes 2000*. F. Martín-Piera, J.J. Morrone & A. Melic (eds.). Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza. Pp: 55-68.
- LÓPEZ, A. 1998. Origen probable de la flora cubana. *Acta. Zool. Mexicana*. Volumen especial: *La diversidad biológica de Iberoamérica*. Vol II. Pp: 105.
- LÓPEZ, A. 2002. El endemismo vegetal en Guamuhaia. Informe Final Proyecto: “Patrones biogeográficos de la biota terrestre de Cuba en el contexto del Caribe”. (Inédito). Museo Nacional De Historia Natural. La Habana.
- LÓPEZ, A., M. RODRÍGUEZ & A. CARDENAS 1993. El endemismo vegetal en Maisí-Guantánamo (Cuba Oriental). *Fontqueira*, **36**: 399-420.
- MACPHEE, R. & M. ITURRALDE-VINENT 2000. A short history of Greater Antillean land mammals: biogeography, paleogeography, radiations, and extinctions. *Tropics*, **10**: 145-154.

- MARTÍN, P. S. & D. W. STEADMAN 1999. Prehistoric extinctions on islands and continents. Pp: 17-55. In *Extinctions in near time*. Ed: Ross D. E. MacPhee. Kluwe Acad. Publishers.
- MARTÍN-PIERA, F. & I. SANMARTÍN 1999. Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos holárticos y mediterráneos. *Boln. S.E.A.*, **26**: 535-560.
- MORRONE, J. & J. V. CRISCI 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **26**: 373-401.
- MORRONE, J. & J. M. CARPENTER 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of Component Analysis, Brooks Parsimony Analysis, and Three Area Statements. *Cladistics*, **10**: 99-153.
- ORO, J. R. 1989. Evolución paleogeológica. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*: Sección III-1. Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, p. 4.
- PAGE, R.D.M. & C. LYDEARD 1994. Toward a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics*, **10**: 21-41.
- PEARSON, P. N. 1999. Apomorphy distribution is an important aspect of cladogram symmetry. *Syst. Biol.*, **48**: 399-405.
- PEÑALVER, L., M. CABRERA, H. TRUJILLO, M. FUNDORA & J. PÉREZ 2001. *Cambios climáticos en Cuba durante el Cuaternario sobre bases geológicas*. (Inédito). Informe Final. Instituto de Geología y Paleontología.
- SAMETBAND, M. J. 1999. *Entre el orden y el caos. La complejidad*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- VAN SOEST, R. W. M. 1996. Recoding widespread distributions in general area cladogram construction. *Vie et Milieu*, **46**: 155-161.

Apéndice 1

Composición de los grupos morfológicos de especies en *Macromischa* y distribución geográfica en áreas primarias de endemismo (AE) y distritos fitogeográficos (DF). Áreas como en la Fig. 3. Áreas secundarias (*). Valor del Coeficiente de Aridez Biológico (Ar)

Especies	AE	DF	Ar
LINAJES ARBORÍCOLAS			
Linaje <i>sallei</i>			
<i>L. dissimilis</i> (Aguayo)	GUA	19	73
<i>L. bruneri</i> (Mann)	SMA	27, 28	67
<i>L. laetus</i> (Wheeler)	SMA, NSB	28, 29, 31, 37	50
<i>L. sallei</i>	ESP	-	-
<i>L. hispaniolae</i>	ESP	-	-
Linaje <i>gibbifer</i>			
<i>L. gibbifer</i> (Baroni)	¿SMA, NSB?	¿28, 33?	¿.41?
Linaje <i>squamifer</i>			
<i>L. platycnemis</i> (Wheeler)	SMA	28	41
<i>L. barbouri</i> (Aguayo)	SRO, HAM	6, 13	12
<i>L. creightoni</i> (Mann)	HAM, IJ*	12, 14	17
<i>L. squamifer</i> (Roger)	SOR, SRO, HAM, GUA, SCU*	5, 6, 14, 15, 19, 20, 24	16
Linaje <i>splendens</i>			
<i>L. violaceus</i> (Mann)	SMA	28	41
<i>L. splendens</i> (Wheeler)	NSB	31, 35	12
<i>L. darlingtoni</i> (Wheeler)	SMA	28	41
<i>L. abeli</i> Fontenla	SMA	28	41
Linaje <i>purpuratus</i>			
<i>L. purpuratus</i>	SMA, NSB	28, 29, 31, 33, 35, 37, 39	55
<i>L. alayoi</i> Baroni	NSB	33, 35	51
Linaje <i>punicans</i>			
<i>L. punicans</i> (Roger)	NSB, STM	32, 33, 36	.91
LINAJES PETRÍCOLAS			
Linaje <i>iris</i>			
<i>L. gundlachi</i> (Wheeler)	SOR	5, 6	81
<i>L. wheeleri</i> (Mann)	GUA	19, 20, 24	18
<i>L. barroi</i> (Aguayo)	SRO	6	81
<i>L. senectutis</i> Baroni	SOR	5	81
<i>L. iris</i> (Roger)	SOR, SRO	5, 6, 13	11
Linaje <i>versicolor</i>			
<i>L. versicolor</i> (Roger)	HAM, IJ*, PG*	1, 12, 13, 14	18
<i>L. poeyi</i> (Wheeler)	SOR, SRO	5, 6	81
<i>L. bermudezi</i> (Wheeler)	SOR, SRO	5, 6	81
Linaje <i>porphyritis</i>			
<i>L. mortoni</i> (Aguayo)	STM	36, 37	17
<i>L. nipensis</i> Fontenla	NSB	31	92
<i>L. porphyritis</i> (Roger)	HAM	13, 14, 15	20
<i>L. villarensis</i> (Aguayo)	GUA	19, 20, 21, 25	19
<i>L. banoa</i> Fontenla	GUA	19	73
<i>L. myersi</i> (Wheler)	GUA, HAM	14, 19, 21	17