



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

RELACIONES HISTÓRICAS
EN LA SUBREGIÓN CARIBEÑA:
UN ENFOQUE INTEGRATIVO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. en C. AMPARO ECHEVERRY GÓMEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

COMITÉ TUTOR: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE
CEVALLOS FERRIZ

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

RELACIONES HISTÓRICAS
EN LA SUBREGIÓN CARIBEÑA:
UN ENFOQUE INTEGRATIVO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. en C. AMPARO ECHEVERRY GÓMEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

COMITÉ TUTOR: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE
CEVALLOS FERRIZ

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2012



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/234/12

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **27 de febrero de 2012**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **ECHEVERRY GOMEZ AMPARO** con número de cuenta **508462384** con la tesis titulada: "**Relaciones históricas en la subregión Caribeña: un enfoque integrativo**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JUAN JOSE MORRONE LUPI**:

Presidente:	DRA. ANA LUISA CARREÑO
Vocal:	DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA
Secretario:	DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Suplente:	DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA
Suplente:	DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 16 de mayo de 2012.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/ipp

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM, por la orientación constante y oportuna. En especial por la paciencia y amabilidad de Lilia Espinosa Sánchez (Secretaria Técnica) y del Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes (Administración Escolar).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo recibido a través de la beca doctoral 93841. En particular a Lilia Jiménez Solís por su disponibilidad y buen humor.

A los miembros del Comité Tutor: Dr. Juan José Morrone Lupi, Dra. Isolda Luna Vega y Dr. Sergio Cevallos Ferriz, por sus críticas constructivas y cuestionamientos a mi proyecto de investigación sin los cuales, muchos puntos importantes se hubieran escapado de vista.

Al personal de la oficina del Posgrado en la Facultad de Ciencias, en particular al señor Antonio Suárez Romero por su colaboración y paciencia.

Agradecimientos a título personal

Muchas son las lecturas a cuyos autores debo un agradecimiento especial por sus contenidos muchas veces inspiradores y otras tantas provocadores. Ellos son Juan José Morrone, Michael Heads, Brian Rosen, James Farris y Leon Croizat.

Sus trabajos, todos ellos desde perspectivas diferentes, representan una muestra ejemplar del ejercicio de la inteligencia. Tan valiosos como los avances técnicos o más valiosos quizás, son los avances conceptuales. Los autores antes señalados poseen la cualidad del pensamiento independiente sin el cual, los avances conceptuales serían “impensables”.

Quiero agradecer adicionalmente al Dr. Morrone por su extraordinaria paciencia, de la que fui beneficiaria en múltiples ocasiones. Aprendí entre muchas cosas que una pregunta debe comenzar con un signo de interrogación y no con una introducción a la pregunta. Nuestras conversaciones agradables y productivas, siempre enriquecieron mi quehacer académico. Sin la actitud sencilla, respetuosa e igualitaria del Dr. Morrone, dudo haber logrado un desempeño académico satisfactorio.

Muchas gracias a mis compañeras del posgrado en el Museo de Zoología: Niza Gámez y Roxana Acosta por compartir preocupaciones académicas y no académicas y por su invaluable ayuda en el proceso final de recolección de documentos para mi trámite de grado. A la Dra. Tania Escalante Espinosa por sus revisiones al material manuscrito y sus valiosos comentarios. A la Dra. Celene Espadas Manrique por su amistad y apoyo incondicional en el manejo de sistemas de información geográfica. Debo agradecer también al Dr. Gilberto Silva Romo, por su amabilidad y disponibilidad como geólogo para llevar a cabo experimentos poco ortodoxos en los límites entre la cladística y la geología y a Adrián Fortino por su ayuda oportuna para desenredar el nudo de palabras en que estaba convertido el Istmo de Panamá.

Finalmente mi gratitud va también al norte y al sur, a la familia que desde uno u otro punto geográfico (biogeográfico?), siguió en la distancia la trayectoria de mi ruta y me desearon lo mejor. A David McHenry por su apoyo incondicional a veces como editor de mis textos en inglés, otras veces como cuidador de mi salud y centinela de mis malos hábitos y siempre como el amor compañero.

Dedicatoria

A David, el amor compañero de mi vida

A Cecilia, artífice de mi vida y de mi amor por lo que vive

A mis animales, idos y presentes cuya compañía incomparable me honra cada día

“Learning is a trajectory, not a fixed point in time and space, nor is progress along this trajectory possible if not in function of previous advance”.

Leon Croizat, 1958

INDICE

	Página
RESUMEN EN ESPAÑOL	1
RESUMEN EN INGLÉS	3
INTRODUCCIÓN	5
CAPÍTULO 1. Biogeografía y geología: una reflexión sobre su interacción a partir de tres casos caribeños.	14
CAPÍTULO 2. Tectonostratigraphic terrane relationships: a glimpse into the Caribbean under a cladistic approach.	31
CAPÍTULO 3. Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa.	50
CAPÍTULO 4. Integrating generalized tracks, area cladograms and tectonics in the Caribbean	66
DISCUSIÓN GENERAL	137
CONCLUSIONES GENERALES	140
BIBLIOGRAFÍA GENERAL	142

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Modelo de vicarianza simplificado del Caribe.	16
Figura 2. Modelo vicariante-geofísico.	18
Figura 3. Dirección de las corrientes marinas en las Indias Occidentales.	20
Figura 4. Caribbean tectonostratigraphic terranes.	35
Figura 5. Strict consensus geological area cladogram.	39
Figura 6. Allochthonous tectonostratigraphic terranes in the Caribbean.	41
Figura 7. Provinces analyzed	52
Figura 8. Algorithm comprising the required steps to make parsimony analysis of endemism (PAE) an appropriate panbiogeographical tool.	53
Figura 9. Four individual tracks out of 148 plant species included in this study.	54
Figura 10. Species distribution supporting the generalized track (D).	54
Figura 11. Species distribution supporting the generalized track (F).	55
Figura 12. Species distribution supporting the generalized tracks (K, L).	56
Figura 13. Operational geographic units of analysis	70
Figura 14. Six strict consensus cladograms resulting from the parsimony analysis of endemism with progressive character elimination (PAE-PCE).	77
Figura 15. Generalized tracks and nodes identified by PAE-PCE with tectonic features related.	79

Figura 16. The northeastward drift of the Caribbean plate.	95
Figura 17. General area cladogram showing main nodes and tectonic events involved.	97
Figura 18. Rearrangement of the Neotropical region and schematic historical relationships.	101

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Fault zones representing boundaries of tectonostratigraphic terranes.	36
Cuadro 2. Published studies consulted by country and tectonostratigraphic terrane.	37
Cuadro 3. Geological characters and their states.	38
Cuadro 4. Comparison of parsimony analysis of endemism (PAE) performance from the geographic units x single sample localities matrix versus from the geographic units x individual tracks matrix.	57
Cuadro 5. Taxa analyzed and references consulted.	71
Cuadro 6. Individual tracks (synapomorphies) supporting the generalized tracks identified by parsimony analysis of endemism with progressive character elimination (PAE-PCE).	80
Cuadro 7. Summary of studies that discovered similar patterns to those identified as generalized tracks in this paper.	85
Cuadro 8. Characterization of biogeographical nodes, related tectonic/geological features and related distributional disjunctions and/or vicariant taxa as reported in other studies.	86

Resumen

Este proyecto de investigación tuvo como objetivo principal poner a prueba la “naturalidad” de la subregión Caribeña es decir, su integridad como unidad biogeográfica. Para tal fin se usaron dos métodos biogeográficos diferentes pero complementarios: el análisis de parsimonia de endemismos con eliminación progresiva de caracteres o PAE-PCE y el análisis de subárboles libres de paralogía. El primero es un análisis panbiogeográfico cuya información base son las distribuciones geográficas de los taxones. A partir de dicho análisis se identificaron patrones de distribución generales de taxones vegetales y animales. El segundo es un análisis biogeográfico cladístico que incorpora información temporal a través del uso de filogenias de taxones que se distribuyen en el área de estudio (desde el norte de México hasta el norte de América del Sur; incluyendo las Antillas Mayores y Menores). La ejecución de ambos análisis como pasos consecutivos del mismo estudio biogeográfico pretendió explorar la idea que los patrones de distribución identificados por el análisis panbiogeográfico pueden ponerse a prueba a través del análisis biogeográfico cladístico.

El análisis panbiogeográfico de 895 taxones de plantas y animales (nivel específico y supraespecífico) identificó siete patrones generales de distribución cuyos puntos de intersección (o nodos biogeográficos) coincidieron aproximadamente con zonas donde se encuentran rasgos tectónicos mayores ligados a la historia geológica del Caribe.

El análisis biogeográfico cladístico de 15 géneros resultó en un cladograma general de área cuya agrupación de áreas (clados) fue congruente en términos generales con los patrones identificados por el análisis panbiogeográfico. Sobre este cladograma se marcaron eventos geológicos de datación conocida como marcadores hipotéticos de la jerarquía temporal relativa.

Los resultados permiten concluir que:

- a. Ambos análisis (panbiogeográfico y biogeográfico cladístico) reflejaron una historia similar de eventos vicariantes en el área del Caribe.
- b. La subregión Caribeña no representa una unidad biogeográfica “natural” tal como se encuentra definida.
- c. La reubicación de algunas provincias biogeográficas dentro de los dominios asignados a la subregión Caribeña ayudaría a refinar el esquema de regionalización biogeográfica actual.
- d. La incorporación de información geológica empírica (rasgos tectónicos mayores y eventos geológicos de edad conocida) aportan una perspectiva espacio-temporal valiosa en análisis que involucran vicarianza biogeográfica.
- e. El istmo de Tehuantepec podría no representar una barrera biogeográfica conspicua.
- f. La relevancia del istmo de Panamá no se reduce a los últimos 3 millones de años, el tiempo a partir del cual ha funcionado como conexión entre América del Norte y del Sur.

Abstract

The main objective of this project was to test the “naturalness” of the Caribbean subregion. That is to say to test its integrity as a biogeographical unit. Two different but complementary biogeographical methods were used: Parsimony Analysis of Endemicity with Progressive Character Elimination or PAE-PCE and parsimony analysis of paralogy-free subtrees. The first method is a panbiogeographical analysis based on the geographical distributions of taxa. It was used to identify distributional patterns of plant and animal taxa. The second method is a cladistic biogeographical analysis involving temporal information through the use of phylogenies of the taxa distributed in the area of study (from northern Mexico to northern South America including the Greater and Lesser Antilles). The integration of two different methods as sequential steps of the same biogeographical study explored the idea that distributional patterns identified by the panbiogeographical analysis could be tested by the cladistic biogeographical analysis.

The panbiogeographical analysis of 895 plant and animal taxa (specific and supraspecific level) resulted in the identification of seven distributional patterns which intersection points (or biogeographical nodes) were roughly coincident with zones where major tectonic features related to the geologic history of the Caribbean are found.

The cladistic biogeographical analysis of 15 genera resulted in a general area cladogram in which the grouping of areas (clades) was congruent in general terms with the patterns identified by the panbiogeographical analysis. Tectonic events of known age were marked on this cladogram, as hypothetical markers of the relative temporal hierarchy.

The results allow to conclude:

- a. Both analysis (panbiogeographical and cladistic biogeographical) reflected a similar history of vicariant events in the Caribbean.

- b. The Caribbean subregion as it is currently defined does not represent a “natural” biogeographical unit.
- c. Relocation of some biogeographical provinces within the dominions assigned to the Caribbean subregion would help refine the current biogeographical regionalization scheme.
- d. Incorporation of empirical geological information (major tectonic features and geological events of known age) gives a valuable spatio-temporal perspective in analyses involving vicariance.
- e. The Isthmus of Tehuantepec might not represent a conspicuous biogeographical barrier.
- f. The relevance of the Isthmus of Panama exceeds the last 3 millions of years, which is the time it has worked as a connection between North and South America.

INTRODUCCIÓN

La postulación de la subregión Caribeña como unidad biogeográfica (Morrone 2001) quiere decir que la mayoría de los taxones que habitan Mesoamérica, las Indias Occidentales y el noroeste de América del Sur comparten una historia geobiótica común (Morrone, 2004a). Esta historia es muy compleja, como lo demuestran los estudios que señalan la presencia de terrenos alóctonos muy antiguos de origen Pacífico en las Antillas (La Española, Curacao), América Central (en especial Costa Rica) y el noroeste de América del Sur (isla Gorgona y occidente de Colombia) (Sinton *et al.*, 1998). Esta complejidad geobiótica se refleja en las relaciones múltiples con otras áreas neotropicales, así como con la región Neártica y los trópicos del Viejo Mundo (Morrone, 2001). Rosen (1975) considera que hay muchos grupos de organismos que son difíciles de asignar a los trazos de América del Norte o del Sur, y son especies o linajes que presentan relaciones no claras y que ocurren solo en América Central Nuclear o en América Central Nuclear y las Antillas.

El presente proyecto de investigación tuvo como objetivo principal poner a prueba la “naturalidad” de la subregión Caribeña es decir, su integridad como unidad biogeográfica. Para tal fin se usaron dos métodos biogeográficos diferentes y se exploró su desempeño como dos pasos consecutivos, integrados en el mismo análisis biogeográfico. En el transcurso de la investigación y como resultado de ella, se hicieron varias revisiones de naturaleza conceptual y metodológica. La tesis da cuenta de ello en el contenido de los capítulos 1 y 3. Los capítulos 2 y 4 exploran el uso de la metodología cladística para analizar datos geológicos y la integración de información geológica como evidencia empírica, respectivamente. En la presente introducción los presento en el marco teórico en que fueron pensados y escritos conservando el hilo conductor que guió la investigación en términos generales. No obstante el contenido particular de cada uno de ellos amplía considerablemente dicho marco.

Capítulo 1. Biogeografía y geología: una reflexión sobre su interacción a partir de tres casos caribeños (Echeverry, 2011).

La complejidad geológica y biogeográfica del área del Caribe ha sido reconocida y confirmada a partir de investigaciones provenientes de ambas disciplinas. Las primeras evidencias de su complejidad geológica datan de los años 70's aportadas por la teoría de la tectónica de placas; una teoría que a pesar de tener sus orígenes en los trabajos de Wegener (1929) no fue plenamente aceptada hasta mucho más tarde.

La placa Caribe tiene una configuración compleja en términos del registro estratigráfico, estructuras geológicas y relaciones tectónicas (Silva-Romo y Mendoza-Rosales, 2009). Los modelos geológicos formulados para explicar el origen y evolución de la placa Caribe son diversos y a menudo contradictorios. Desde modelos fijistas que postulan un origen más o menos *in situ* (Woodring, 1954; Le Pichon, 1968; Meyerhoff y Meyerhoff, 1972; Morris *et al.*, 1990 y Meschede y Frisch, 1998) hasta los modelos mobilistas que postulan un origen alóctono Pacífico de la placa Caribe (Freeland y Dietz, 1971; Malfait y Dinkelman, 1972; Burkart, 1978, 1983; Burke *et al.*, 1984; Pindell y Barrett, 1990; Pindell, 1993, 1994; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999; Pindell y Kennan, 2001, 2009; Pindell *et al.*, 2005, 2006; y Kennan y Pindell, 2009).

Los modelos alóctonos para el origen de la placa Caribe aunque no son simples explican mejor algunos de los eventos tectónicos del Cenozoico del sur de México (Silva-Romo, 2008). De acuerdo con Kennan y Pindell (2009) solo los modelos que postulan un origen Pacífico explican adecuadamente algunos rasgos geológicos del noroeste de Suramérica, tales como la acreción de múltiples fragmentos de arco en el occidente de Ecuador y Colombia. Escalona y Mann (2011) apoyan también esta idea en su estudio de los rasgos tectónicos del noreste de Suramérica.

La complejidad biogeográfica del Caribe ha sido ampliamente documentada en los trabajos que han estudiado la biota antillana-mesoamericana; entre los más importantes: Darlington, 1938; Croizat, 1958, 1964, 1976; Rosen, 1975, 1985; Savage, 1982; Donnelly, 1988; Rauchenberger, 1988; Samek et al., 1988; Liebherr, 1991; Hedges et al., 1992; Briggs, 1994; Page y Lydeard, 1994; Crother y Gruyer, 1996; Hedges, 1996a,b; Morrone, 2001 y Warren y Crother, 2001. Mucho menos variados que los taxones considerados y los métodos aplicados han sido los mecanismos biogeográficos empleados para explicar tal complejidad. Uno de los debates más contenciosos en la biogeografía histórica del Caribe tiene que ver con los papeles relativos que han jugado la dispersión y la vicarianza en la conformación de su biota.

A pesar de que la evidencia geológica acumulada en los últimos 50 años ha establecido los planteamientos básicos de la teoría de la tectónica de placas más allá de cualquier duda razonable y ha refutado los supuestos de la teoría dispersalista respecto a la permanencia de los rasgos geográficos principales, las explicaciones dispersalistas siguen siendo comunes en la literatura biológica. Por citar dos ejemplos recientes: Hulsey et al. (2011) y Jestrow et al. (2012). Algunos enfoques y corrientes recientes tales como la filogeografía o biogeografía del gen (Avice, 1998) y el reloj molecular y fechamiento (Lavin et al., 2004, 2005) parecieran ser versiones recientes del dispersalismo. A pesar de que la filogeografía acepta explícitamente tanto la dispersión como la vicarianza, invariablemente los patrones observados son explicados por dispersión (Morrone, 2002). De igual manera la corriente del reloj molecular y fechamiento señala que la evidencia molecular sugiere que la dispersión a larga distancia ha desempeñado un papel central en el establecimiento de las distribuciones actuales (Luna-Vega, 2008).

Los modelos biogeográficos que han sido propuestos para el Caribe no escapan a esta tendencia. De los tres más importantes postulados para el Caribe Rosen (1975), Hedges (1996a, b) e Iturralde-Vinent y MacPhee (1999) solamente

en el primero la dispersión y la vicarianza persisten explícitamente como mecanismos explicativos. Los otros dos modelos invocan la dispersión como el mecanismo central en la conformación de la biota antillana: a través del agua (Hedges, 1996a, b) o a través de un puente terrestre (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). El último de estos modelos ha provocado cierto debate en años recientes (Graham, 2003; MacPhee e Iturralde-Vinent, 2005; Hedges, 2006; Ali, 2012), pero invariablemente ha estado centrado en la dispersión.

Capítulo 2. Tectonostratigraphic terrane relationships: a glimpse into the Caribbean under a cladistic approach (Echeverry et al.).

Uno de los obstáculos que ha hecho difícil la integración de datos geológicos en los análisis biogeográficos se debe a que aunque mucha de la literatura geológica y tectónica es significativa para la comprensión de la historia biogeográfica de la región del Caribe, virtualmente ninguna de ella ha sido escrita considerando las necesidades de los biólogos. Como señalan Iturralde-Vinent y MacPhee (1999) “para integrar información geológica en su trabajo, los biólogos se enfrentan a la tarea de compilar evidencia a partir de muchas fuentes diferentes y juzgar lo mejor que pueden la exactitud de los datos principales. La falta de familiaridad con el tema y los métodos de la argumentación geológica pueden conducir a errores, o peor aún a la aceptación no crítica de escenarios geológicos insuficientemente probados, solo porque parezcan apoyar cierta hipótesis biológica”.

Los datos biogeográficos generalmente son interpretados en el contexto de hipótesis paleogeográficas, y la falta de integración con los datos geológicos ha sido un problema mayor (Young, 1990). Como una forma de obviar este tipo de obstáculo, desde hace varias décadas los biogeógrafos comenzaron a presentar la información geológica de manera jerárquica. Rosen (1985) utilizó cladogramas de área como una forma de “traducir” escenarios diferentes derivados de modelos alóctonos. De manera similar, Young (1986) utilizó diagramas ramificados para representar diferentes hipótesis en relación con la paleogeografía del Paleozoico. Si bien estos intentos utilizan una representación jerárquica o ramificada, no

constituyen cladogramas geológicos de área en sentido estricto pues dicha representación no se deriva del análisis cladístico de caracteres geológicos.

La cladística es un método de análisis jerárquico que ha sido usado ampliamente en reconstrucciones filogenéticas. Los caracteres morfológicos o moleculares se analizan usando un algoritmo de parsimonia con el fin de agrupar taxones a partir de los caracteres derivados compartidos o sinapomorfías. El método cladístico también se ha aplicado en biogeografía y en otras disciplinas que tienen que ver con análisis históricos.

Rosen (1978) y Platnick y Nelson (1978) sugirieron la construcción de cladogramas generales de área derivados del análisis de caracteres geológicos (de la misma manera que los caracteres morfológicos o moleculares se analizan en sistemática filogenética), pero no mencionan la manera de hacerlo. Existen muy pocos ejemplos de la aplicación del método cladístico en el análisis de información geológica: Craw (1988) y Padilla y Halffter (2007) derivaron cladogramas geológicos de área a partir del análisis cladístico de caracteres geológicos, pero no exclusivamente ya que también incluyen rasgos del paisaje y características de suelo en la construcción de la matriz de datos. Young (1995, 2010) considera que la cladística constituye un método de análisis riguroso aplicable a cualquier grupo de datos jerárquico. Por lo tanto el estudio de la fragmentación de terrenos puede ser abordado usando esta metodología ya que este fenómeno sería equivalente a la división filogenética de taxones biológicos y por lo tanto un algoritmo de parsimonia es aplicable.

Capítulo 3. Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa (Echeverry y Morrone, 2010).

La panbiogeografía, originalmente propuesta por Croizat (1958, 1964) y posteriormente desarrollada por varios autores (Craw, 1979, 1982, 1983, 1988a, b; Craw y Weston, 1984; Page, 1987; Craw y Page, 1988; Grehan, 1988, 1989; Morrone y Crisci, 1990, 1995; Morrone, 1992, 1993, 1996; Morrone y Lopretto,

1994; Craw et al., 1999) es un enfoque que enfatiza la dimensión espacial o geográfica de la biodiversidad, permitiendo un mejor entendimiento de los patrones y procesos evolutivos (Craw et al., 1999). El método panbiogeográfico representó un intento pionero por explorar el potencial de un enfoque gráfico en la biogeografía. Este consiste en dibujar las distribuciones de diferentes taxones sobre mapas y conectar las localidades separadas con líneas llamadas trazos individuales. Cuando los trazos individuales de diferentes taxones coinciden, la línea resultante recibe el nombre de trazo generalizado; el cual representa un patrón de distribución e indica la preexistencia de una biota ancestral que fue fragmentada como resultado de cambios tectónicos o climáticos. La intersección de dos o más trazos generalizados constituye un nodo biogeográfico el cual indica que diferentes fragmentos geológicos y bióticos ancestrales interactuaron en el espacio y tiempo conformando un área compuesta.

El análisis de parsimonia de endemismos (PAE) fue propuesto originalmente por Rosen y Smith (1988) en un contexto paleontológico, analizando la distribución de taxones en diferentes horizontes geológicos. El objetivo era determinar relaciones entre localidades de muestreo a través del análisis de una matriz de datos de presencia/ausencia de distribución de los taxones, en la cual los taxones se toman como los caracteres a analizar a través de un algoritmo de parsimonia (en una analogía directa con la sistemática filogenética). Este método ha sido aplicado desde entonces a diferentes unidades de estudio (localidades: Rosen, 1988; áreas de endemismo: Craw, 1988a, Cracraft, 1991 y cuadrículas: Morrone, 1994) y con objetivos diferentes (para determinar relaciones entre unidades geográficas: Cracraft, 1991; Da Silva y Oren, 1996; Morrone, 1998; para identificar áreas de endemismo: Morrone, 1994; Watabe, 1998 e Ippi y Flores, 2001; para clasificar provincias biogeográficas: Morrone et al., 1999; Espinosa-Organista et al., 2000 y para identificar trazos generalizados: Luna-Vega et al., 2000, 2001; Morrone y Márquez, 2001 y Corona et al., 2007).

Cuando el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) ha sido aplicado para identificar trazos generalizados, a menudo se hizo a partir de matrices de áreas x localidades. La interpretación de los cladogramas resultantes como trazos generalizados no es ni conceptual ni metodológicamente congruente con el enfoque panbiogeográfico, ya que no considera al trazo individual como punto de partida para la construcción de la matriz a analizar. La aplicación del PAE como una herramienta panbiogeográfica implicaría entonces la construcción de una matriz de áreas x trazos individuales. De esta manera se incorpora en la matriz de datos, el componente espacial (en su concepción panbiogeográfica: trazo individual) como sujeto directo del análisis de parsimonia y el resultado se presenta de la manera jerárquica propia de un cladograma.

Capítulo 4. Integrating generalized tracks, area cladograms and tectonics in the Caribbean (Echeverry y Morrone)

En los años 1950's, Léon Croizat propuso una teoría alternativa a la de Darwin y Wallace, la cual refutaba la suposición de una geografía estable. Croizat argumentó que el cambio tectónico, no la dispersión, es el mecanismo causal principal que subyace a la distribución de los organismos. Fuerzas como la deriva continental, el hundimiento de pisos oceánicos, y la formación de sistemas montañosos habían actuado dentro del marco temporal de la historia evolutiva para crear barreras naturales entre especies, donde antes no había ninguna. Croizat estaba en efecto postulando la existencia de rasgos geográficos antiguos, diferentes a los que observamos hoy para explicar las distribuciones de los organismos. De acuerdo con Croizat (1964, p.85): "[The distribution of plants and animals] was cast on maps other than the ones of the current world, and it is these maps, not the one of this hour, which dominate in the equations of life. The map of this day keeps the records; the map of the past rationally accounts for them". La síntesis espacio-tiempo-forma propuesta por la panbiogeografía más que una relación estrecha entre las historias de la vida y la Tierra, significa que ambas historias son realmente la misma.

El objetivo de la biogeografía cladística es descubrir congruencia geográfica entre cladogramas de área sobre el supuesto de una correspondencia directa entre las relaciones cladísticas de los taxones y las áreas que ellos ocupan (Nelson y Platnick, 1981; Morrone y Crisci, 1995; Humphries and Parenti, 1999; Ebach, 2001). Los cladogramas generales de área representan hipótesis sobre la historia biogeográfica de los taxones analizados y de las áreas donde ellos se distribuyen (Morrone, 2009). Tanto la panbiogeografía como la biogeografía cladística comparten la idea que la Tierra y la vida evolucionan juntas y buscan descubrir patrones causados por vicarianza teniendo como punto de partida la identificación de trazos generalizados en el caso de la panbiogeografía y el reconocimiento de áreas de endemismo en el caso de la biogeografía cladística.

Las ventajas de combinar diferentes enfoques metodológicos en un mismo análisis biogeográfico han sido discutidas por Morrone y Crisci (1995), Crisci et al. (2000), Espinosa y Morrone (2000) y Crisci (2001). Morrone (2009, 2010) propone la integración de los enfoques panbiogeográfico y biogeográfico cladístico como pasos consecutivos de un mismo análisis biogeográfico. A través del primero se formulan hipótesis de homología biogeográfica primaria (conjetura sobre una historia biogeográfica común) y a través del segundo se ponen a prueba dichas hipótesis.

La relación explícita entre patrones biogeográficos y rasgos tectónicos/eventos geológicos, no es común en la literatura biogeográfica. Los trabajos de Craw (1988a), Heads (1989, 1998, 1999, 2001, 2002, 2006, 2008a, b, 2009, 2010a, b) y Heads y Craw (2004) constituyen una valiosa excepción. Desde otras disciplinas en cambio (la paleontología por ejemplo), y abordando un tópico diferente (el cambio en la distribución de la diversidad biológica a través del tiempo), la relación entre eventos tectónicos y la generación y mantenimiento de dicha diversidad es un tema común.

Valentine y Moores (1970, 1972) utilizan una representación esquemática de las placas continentales mayores y relacionan la curva de diversidad de la fauna marina con patrones de fragmentación continental. Smith (1988) resalta la correspondencia entre picos de diversidad y deriva de placas. Crame y Owen (2002) señalan que muchos paleobiólogos consideran que ha habido dos intervalos pronunciados en los cuales la vida se diversificó espectacularmente: el período Ordovícico, y las eras desde el Mesozoico medio al Cenozoico. Las causas probables del incremento en la diversidad son actualmente temas de debate intenso. Para el geólogo, hay un vínculo llamativo entre la dispersión de los continentes (como opuesto a la presencia de supercontinentes), los cambios climáticos (ambos intervalos terminaron con glaciaciones extendidas) y la proliferación de la vida. Dichos autores señalan que largos períodos de tiempo y movimientos tectónicos de placas pueden tener una influencia fundamental en la generación y mantenimiento de patrones mayores de biodiversidad.

Biogeografía y geología: una reflexión sobre su interacción a partir de tres casos caribeños¹

Amparo Echeverry²

RESUMEN

La biogeografía y la geología transcurrieron como disciplinas paralelas hasta que las teorías de la deriva continental, expansión del fondo oceánico y de tectónica de placas fueron formalmente aceptadas. Desde entonces su interacción no ha sido fácil y la incorporación de información geológica en los estudios biogeográficos es un reto no siempre superado exitosamente por los biogeógrafos. Se presentan tres casos caribeños que ilustran tres maneras diferentes de incorporación de información geológica y paleogeográfica a modelos biogeográficos: selección de un modelo geológico y construcción de un modelo combinado; selección de un patrón de paleo corrientes marinas, y reconstrucción paleogeográfica. En cada caso se discute la influencia de la información geológica en las explicaciones sobre el origen de la biota del Caribe: en los tres modelos la elección del mecanismo biogeográfico explicativo (dispersión o vicarianza) estuvo determinado por el componente geográfico, producto de procesos geológicos y tectónicos no siempre bien entendidos e interpretados por los biogeógrafos.

Palabras clave: Biogeografía, geología, dispersión, vicarianza, cuenca del Caribe.

ABSTRACT

Biogeography and geology ran as parallel disciplines until theories of continental drift, seafloor spreading and plate tectonics were formally accepted. Since then, their interaction has not been easy and the incorporation of geological information into biogeographical studies has become a challenge not always successfully overcome by biogeographers. Three Caribbean cases are presented to illustrate three different ways of incorporating geological and paleogeographical information into biogeographical models: selection of a particular geological model and construction of a combined model, selection of a marine paleocurrents pattern, and paleogeographical reconstruction. In each case the influence of geological information on the explanations about the origin of the Caribbean biota is discussed: In the three models the selection of the explicative biogeographic mechanism (dispersal or vicariance) was determined by the geographic component, product of geologic and tectonic processes not always well understood and interpreted by biogeographers.

Key words: Biogeography, geology, dispersal, vicariance, Caribbean basin.

¹ Artículo recibido el 19 de enero de 2010, aceptado el 9 de diciembre de 2010 y corregido el 12 de enero de 2011.

² Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Universidad Nacional Autónoma de México (México). E-mail: hamparo@yahoo.com

La región del Caribe es una de las áreas más complejas del mundo en términos biológicos y geológicos (Rosen, 1985; Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). La complejidad geológica de la región (Rosen, 1985; Hedges, 1996b; Graham, 2003) se confirmó con las evidencias acumuladas por la tectónica de placas a partir de los años 70 (Freeland y Dietz, 1971), no obstante la naturaleza compuesta de América ya había sido señalada por Croizat (1958).

La biogeografía reconoce el espacio como el sustrato geográfico donde ocurren las distribuciones de los organismos. A través de la identificación de patrones de distribución de organismos diversos, plantea hipótesis de relación entre las unidades geográficas involucradas en dichos patrones. La geología da cuenta del espacio a través del estudio de los cambios que a través del tiempo han moldeado la geografía actual donde ocurre la vida. La vida y la Tierra han evolucionado juntas, pero ¿cómo ha sido la interacción entre la biogeografía y la geología?, ¿cuáles son los obstáculos que hacen difícil dicha comunicación?, ¿hasta qué punto la teoría de la tectónica de placas en general y la perspectiva geográfica en particular han influido en las interpretaciones biogeográficas?

¿Cómo podrían interactuar la biogeografía y la geología como disciplinas independientes pero complementarias en el estudio de la Tierra y de la vida contenida en ella?

Estas preguntas guían la presente reflexión a propósito de la compleja historia geobiótica de la cuenca del Caribe.

Para ilustrar algunas de las formas de interacción entre biogeografía y geología se presentan tres modelos biogeográficos propuestos para el Caribe (Rosen, 1975; Hedges, 1996a; Hedges, 1996b; Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). En cada caso se describe cómo se incorpora la información geológica a los modelos biogeográficos y las implicaciones que ello tiene en la elección de los mecanismos biogeográficos explicativos del origen de la biota del Caribe. Se presenta al final una discusión breve que retoma las preguntas planteadas en el párrafo anterior.

Modelo biogeográfico de Rosen

Basado en la distribución de taxones animales terrestres y acuáticos (marinos y de agua dulce), Rosen (1975) propone el modelo de vicarianza continente-isla. Este modelo asume que mientras las proto-Antillas eran transportadas tectónicamente hacia el este, interactuaron con los márgenes adyacentes continentales de tal manera que recibieron parte de su biota y posteriormente a través de movimientos subsecuentes de las placas tectónicas, fueron llevadas junto con sus biotas a los lugares que ocupan actualmente (Figura N° 1).

De acuerdo con la evidencia aportada por las distribuciones de los taxones estudiados por Rosen, la región del Caribe incluye cuatro componentes bióticos que se agrupan en dos tipos de distribuciones: una principalmente terrestre entre América del Norte, el Caribe y América del Sur, y otra principalmente marina entre el Pacífico este, el Caribe y el Atlántico este; con la intersección de ambas en el mar Caribe. Los elementos principales de las distribuciones actuales se derivarían entonces de dos biotas ancestrales: una biota gondwánica (sur) y una biota laurásica (norte). Las distribuciones América del Norte-Caribe y América del Sur-Caribe representan extensiones de las biotas originales de la región del Caribe, donde se superponen (América Central y las Antillas). Esta simpatria biótica implicaría que una o ambas biotas (del norte y del sur) se dispersaron. Según Rosen (1975), la predominancia de elementos suramericanos en las áreas de simpatria sugiere que estas dispersiones tempranas pudieron haber sido de sur a norte. La vicarianza de lo que debieron haber sido áreas de distribución biótica continua se aprecia por la separación espacial de la biota de la subregión antillana, respecto de las de América del Sur y América Central Nuclear-México, y por el empobrecimiento biótico relativo de la región del Istmo entre América Central Nuclear y Colombia. Ya que las distribuciones tanto de América del Norte como de América del Sur coexisten en estas zonas de vicarianza, de acuerdo con esta teoría la mezcla de los elementos faunísticos del norte y sur ocurrió antes de los eventos de la vicarianza. Otro rasgo indicativo de las distribuciones antillanas

es la concentración de elementos antiguos provenientes del norte en el occidente de las Antillas Mayores, particularmente Cuba, así como la restricción a las Antillas Mayores de todos los componentes de las distribuciones América del Norte-Caribe.

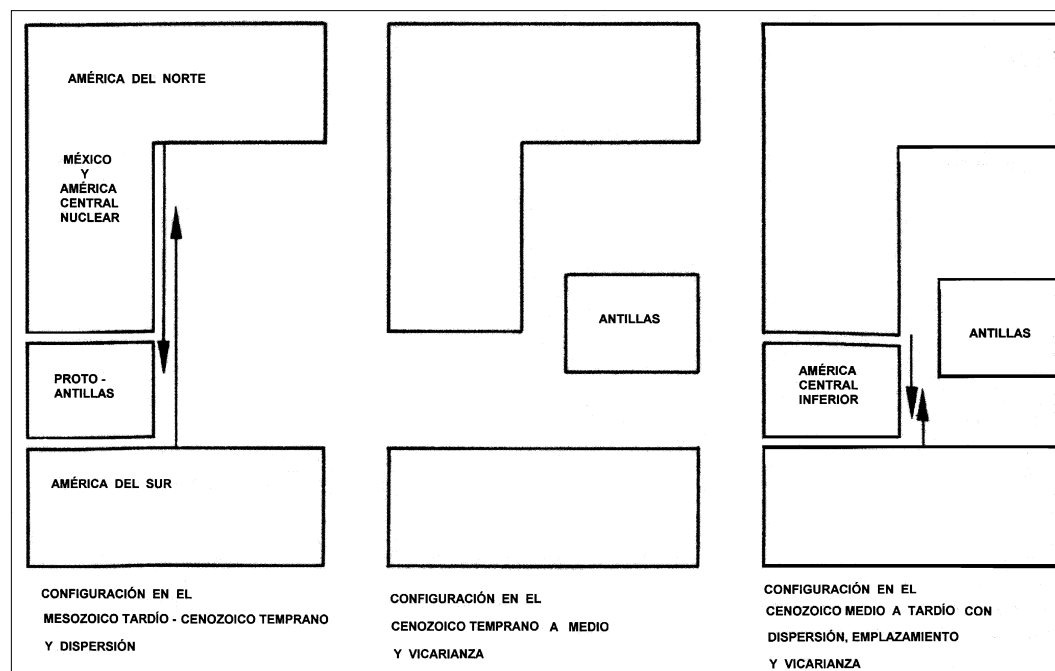
Según el modelo biogeográfico de Rosen (1975), los patrones actuales de distribución de los organismos pueden estar influidos tanto por sus capacidades propias de dispersión, como por sus nexos históricos con las áreas geográficas que habitan. Por lo tanto, según este autor, una teoría general basada en estos dos aspectos de la distribución orgánica (dispersión o vicarianza) no necesita negar la realidad de ninguna de las dos. Sin embargo, es necesario en cada caso preguntarse cuál de estos dos atributos de distribución representa la explicación más parsimoniosa de los patrones. El modelo de vicarianza (Croizat *et al.*, 1974) interpreta los patrones modernos de la distribución biótica como resultado

de la fragmentación de áreas geográficas ancestrales inducida por eventos climáticos, fisiográficos o tectónicos. El modelo vicariante admite la realidad de la dispersión (sin la cual no habría simpatría), pero sin invocarla como explicación *a priori*.

Incorporación de información geológica e implicaciones biogeográficas

Rosen (1975) pone a prueba su modelo biogeográfico, comparándolo con teorías de la historia geológica de la región. Para ello describe un escenario geofísico basado en el modelo de tectónica de placas de Malfait y Dinkelman (1972). De acuerdo con este escenario, un archipiélago volcánico (las proto-Antillas) se encontraba en la posición que hoy ocupa América Central y unía a América del Norte y del Sur en el Mesozoico tardío. Los movimientos relativos de las placas norteamericana y suramericana dieron origen a movimientos de la corteza que provocaron el

Figura N° 1
Modelo de vicarianza simplificado del Caribe



Fuente: Rosen, 1975.

movimiento hacia el este del archipiélago de las proto-Antillas. La deriva de las placas norteamericana y suramericana continuó hacia el occidente y aparecieron nuevas zonas de fallas, que dividieron las proto-Antillas en las subregiones ancestrales de las Antillas Mayores y Menores. El movimiento hacia el occidente continuó con el inicio del tectonismo en América Central (asociado con la aparición de un archipiélago volcánico en el sur de América Central), se produjo un cambio de orientación de la falla divisoria del norte, aislando al norte de ella a proto-Cuba, la formación de la fosa de Puerto Rico y la aparición del centro de expansión de las Galápagos. En el Terciario tardío se formó la depresión de Caimán por la alineación de la falla de Motagua con la falla divisoria del norte, la fosa de América Central se completa, el archipiélago en el sur de América Central vuelve a unir las masas de tierra de América del Norte y del Sur.

Rosen considera que hay similitudes obvias entre el modelo geofísico de Malfait y Dinkelman (1972), y su modelo biogeográfico vicariante y los integra en lo que él llama el modelo vicariante-geofísico (Figura N° 2). Este es una reconstrucción histórica de los patrones biogeográficos del Caribe, basada en la combinación de los modelos de la historia geológica de la región de Malfait y Dinkelman (1972), Holden y Dietz (1972) y Tedford (1974).

Algunas de las observaciones generales señaladas por Rosen sobre su modelo vicariante-geofísico son:

- 1) Requiere dispersión en tierras de origen volcánico (por ejemplo, desde del arco de islas ancestrales de aves a las Antillas Menores).
- 2) Explica la presencia de elementos antiguos provenientes del sur, en las Antillas, Galápagos y el norte de América del Sur.
- 3) Explica la relación biótica más cercana del occidente de las Antillas Mayores, particularmente de Cuba, con América del Norte más que con América del Sur.
- 4) Explica el carácter biótico diferente de Cuba, las Antillas Mayores y Menores. Sugiere que los organismos están sujetos y responden a los eventos de vicarianza independientemente de sus capacidades de dispersión.

Resulta evidente que Rosen (1975) escoge entre los modelos geológicos propuestos para el Caribe, aquellos que se ajustan mejor a su modelo biogeográfico y los integra en uno solo. Previamente a tal integración, Rosen pone a prueba su modelo biogeográfico, describiendo un escenario geofísico que es una versión libre del modelo de tectónica de placas de Malfait y Dinkelman (1972). Las interpretaciones de Rosen (1975) sobre este modelo geológico lo llevan a afirmar que "América del Norte y del Sur estuvieron conectadas a través de México y América Central en el Jurásico tardío por un archipiélago predecesor del actual archipiélago Antillano" (Rosen, 1975: 450). Sin embargo, Malfait y Dinkelman (1972) no hacen una mención explícita al respecto; dichos autores mencionan que la placa Caribe estuvo unida o fue parte de una placa más grande del Pacífico hasta el Eoceno sin precisar si esta placa estaba emergida o no. Ya que su trabajo geológico se enfoca en los movimientos relativos de las placas, señalan que al inicio del Oligoceno la placa Caribe se había separado de la del Pacífico. Una vez más sin hacer mención a tierras emergidas.

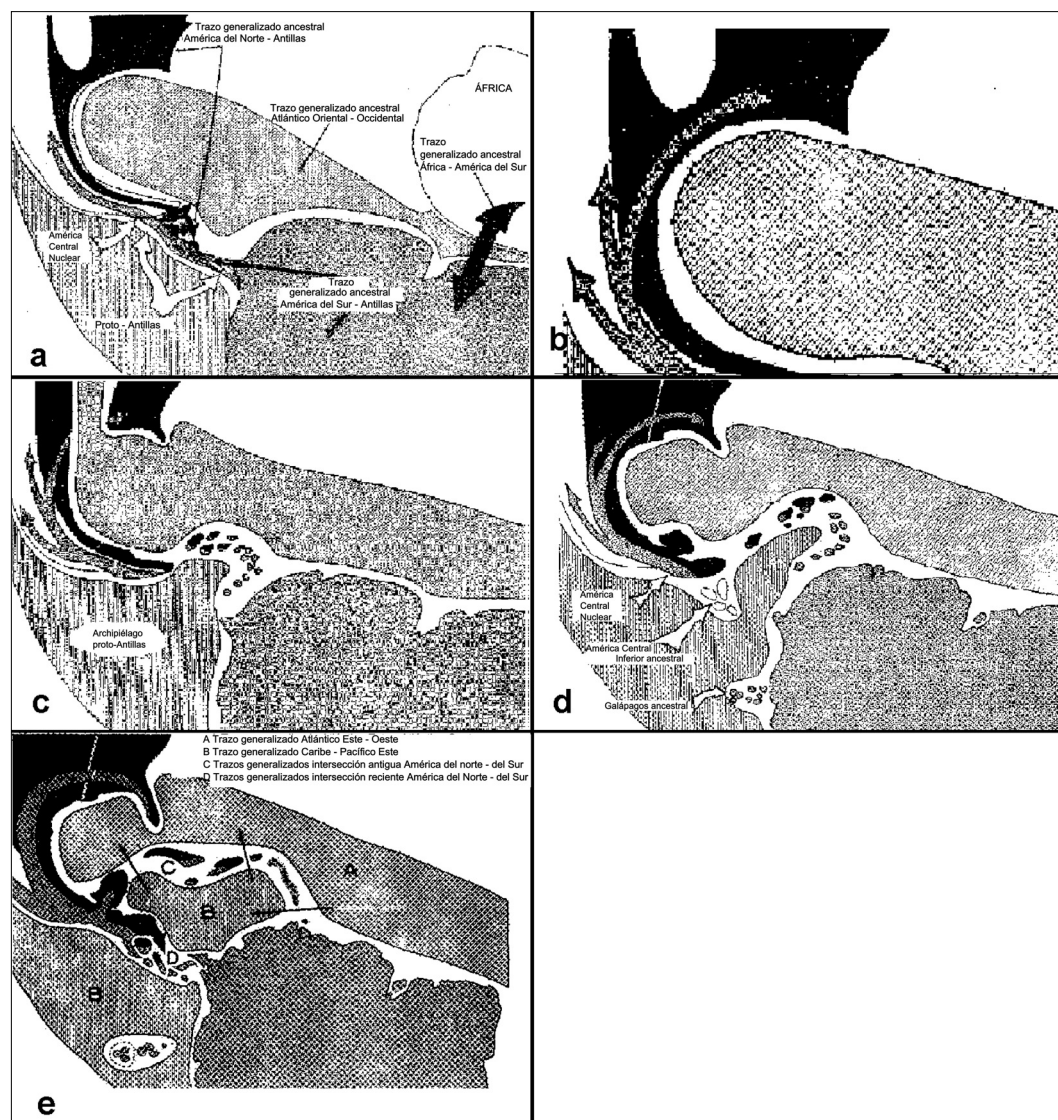
La elección de modelos geológicos de tectónica de placas, ubican al autor en un escenario evidentemente vicariante, en el cual la fragmentación de biotas es una consecuencia esperada de la fragmentación de áreas geográficas causada a su vez, por el movimiento de las placas tectónicas que conectan temporalmente continente y arcos volcánicos (futuras islas). De ahí el nombre de modelo vicariante continente-isla. Un aspecto positivo que vale la pena resaltar en el modelo de Rosen (1975) es que a pesar de considerar la vicarianza como el mecanismo más importante para explicar el origen de la biota del Caribe, no niega la ocurrencia de eventos de dispersión.

Según Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) el problema esencial en el modelo de Rosen (1975) es su escenario paleogeográfico, ya que "a juzgar por sus mapas, Rosen asume una relación de identidad entre las unidades geológicas y las geográficas en su discusión sobre el origen e historia temprana de las proto-Antillas. Él considera las paleoislas que existieron en la posición de América Central durante el Cretácico como las mismas que existen en el presente" (Iturralde-Vinent &

MacPhee, 1999: 39). De acuerdo con los mismos autores, el modelo de Rosen fue, sin embargo, el primer intento por crear una biogeografía orientada cladísticamente con énfasis en los vertebrados, y su principal innova-

ción fue unir las ideas modernas (respecto a la relación de faunas completas y áreas) con la teoría emergente de la tectónica de placas en una de las regiones biológica y geológicamente más complicadas del mundo.

Figura N° 2
Modelo vicariante-geofísico



a) Configuración de las distribuciones en el Mesozoico tardío; b) Elementos de las biotas de Norte y Sur América que han alcanzado las proto-Antillas; c) Fragmentación del archipiélago de las proto-Antillas; d) Aparición de dos nuevos archipiélagos; y e) Dispersiones del Norte y Sur América en el nuevo archipiélago entre América Central y Sur América en el Terciario tardío.

Fuente: Rosen, 1975.

Modelo biogeográfico de Hedges (1996a; 1996b)

Hedges *et al.* (1992; 1994), utilizando datos de distancias inmunológicas de albúmina de diversos linajes de anfibios y reptiles, obtuvieron tiempos de divergencia de los mismos. El objetivo era obtener algunas conclusiones generales sobre el origen de los vertebrados en las Indias Occidentales (Antillas Mayores, Menores, Bahamas y algunas islas periféricas). En todas las comparaciones entre los linajes de estas islas y sus parientes más cercanos en tierra firme, los tiempos de divergencia estimada fueron posteriores a lo predicho por la vicarianza *sensu* Rosen (1975), indicando un tiempo de origen en el Terciario medio en vez del Cretácico tardío. A partir de entonces otros datos moleculares y no moleculares usaron los restantes 64 linajes independientes de anfibios y reptiles de las Indias Occidentales. Con excepción del género *Eleutherodactylus* (rana) y *Cricosaura typica* (lagartija), todos los linajes parecen haberse originado en el Cenozoico.

Según Hedges (1996a; 1996b), los análisis filogenéticos indican que la mayoría de los grupos de las Indias Occidentales tienen afinidades con taxones de América del Sur, sugiriendo dispersión por agua desde el continente a través de las corrientes oceánicas casi unidireccionales (sureste a noroccidente), desde las desembocaduras de los ríos principales en América del Sur (Amazonas, Orinoco) a las Indias Occidentales. Sus resultados muestran que el 99% de los linajes independientes se originó por dispersión durante el Cenozoico. Adicionalmente, el origen del 66% de la fauna vertebrada no voladora es suramericano en vez de provenir de áreas de tierra firme más cercanas como América del Norte (16%) y América Central (11%).

La evidencia que apoya este modelo general viene de diversas fuentes según Hedges: la composición taxonómica inusual de la fauna de vertebrados de las Indias Occidentales, con una diversidad reducida de taxones superiores, favorece la explicación por dispersión. América del Sur como la fuente primaria de los colonizadores no voladores, concuerda con los patrones de las corrientes, y las fechas de origen estimadas por datos molecu-

lares son concordantes con un mecanismo al azar tal como la dispersión por agua. Según este autor, la presencia de algunos linajes antiguos de vertebrados en las Indias Occidentales, como el género *Eleutherodactylus* (rana), *Cricosaura typica* (lagartija) y algunos insectívoros, podría explicarse, sin embargo, por vicarianza, ya que la existencia de la masa de tierra (proto-Antillas) requerida por la teoría de la vicarianza, no se puede descartar sobre bases geológicas. Sin embargo, agrega que los efectos catastróficos locales del bólido K-T (Cretácico-Terciario), especialmente los *tsunamis* gigantes, debieron haber causado extinciones masivas en cualquiera de las islas antillanas que estuvieran emergidas en ese tiempo. Por esta razón, la dispersión en el Terciario temprano, después del impacto, podría explicar también la presencia de linajes antiguos en las Indias Occidentales.

Incorporación de información geológica e implicaciones biogeográficas

Hedges *et al.* (1992) exploraron las relaciones estructurales entre masas de tierra en el Caribe y continentes cercanos sobre la base de la reconstrucción tectónica de Pindell y Barrett (1990), la cual, de hecho, no contiene información sobre tales relaciones. Dichos autores discuten solo la posición de las unidades geológicas.

Hedges (1996b) señala que el aspecto de la historia geológica del Caribe de mayor interés para los biogeógrafos, esto es, las relaciones entre áreas de tierra emergentes, es uno de los aspectos más pobremente entendidos. "En la literatura geológica, los escenarios tienen que ver con las posiciones relativas de las estructuras tectónicas (por ejemplo, arcos volcánicos) y no con la emergencia o no de ellas" (Hedges, 1996a: 468). De acuerdo con este autor, la evidencia geológica no es conclusiva pero sugiere que las proto-Antillas no formaron una conexión de tierra firme continua similar al actual istmo de Panamá, sino que probablemente fueron una cadena de islas (Donnelly, 1989; Donnelly, 1990). Hedges señala que a pesar que las reconstrucciones tectónicas aún no se estabilizan en la descripción de un solo escenario para la región del Caribe (Pindell y Barrett, 1990; Pindell, 1994), la existencia del arco de islas de las

proto-Antillas es usada por las hipótesis de vicarianza como tema común en sus reconstrucciones. La idea que las Antillas Mayores no fueron masas de tierra emergidas antes del Eoceno medio (MacPhee & Iturralde, 1995; MacPhee & Grimaldi, 1996), es también especulativa según Hedges, y no puede refutarse o apoyarse con la evidencia disponible.

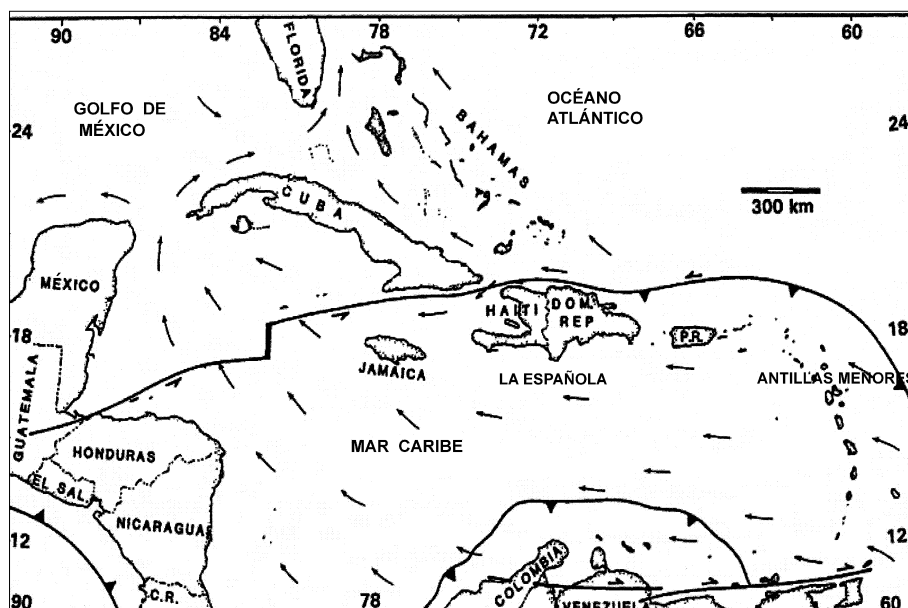
La teoría de la vicarianza sugiere que la biota actual de las Indias Occidentales representa los remanentes de una biota ancestral continua con las de América del Norte y del Sur en el Cretácico tardío (Rosen, 1975; Rosen, 1985). Ya que muchos grupos de vertebrados de las Indias Occidentales tienen sus parientes más cercanos en América del Sur, la metodología de la biogeografía cladística señala que un evento vicariante debe haber separado a América del Sur de las Indias Occidentales. Sin embargo, según Hedges, la dispersión concordante provee una explicación igualmente válida. El tiempo de divergencia de los linajes es lo que permite escoger entre estas dos explicaciones alternativas: los grupos que divergieron al mismo tiempo

en que se dio la separación geológica, puede decirse que surgieron por vicarianza y aquellos que lo hicieron después de la separación geológica, surgieron por dispersión.

Hedges incorpora la información geológica de una manera particular, y usa la falta de evidencias conclusivas respecto a la existencia de las proto-Antillas (como masa de tierra emergida), como hecho que invalidaría las explicaciones por vicarianza sobre el origen de la biota de las Indias Occidentales. La única referencia geográfica de apoyo a su modelo dispersionista es el mapa que se presenta en la Figura N° 3, del cual no se menciona su origen.

En el modelo de Hedges (1996a; 1996b), el hecho que los tiempos de divergencia de los linajes de vertebrados en las Indias Occidentales sea posterior al tiempo de vicarianza propuesto por Rosen (1975), estaría indicando que el origen de la fauna vertebrada fue la dispersión desde tierra firme durante el Cenozoico. Al respecto, Iturralde-Vinent y MacPhee (1999) critican que la discusión de Hedges sea esencialmente bipolar: “si

Figura N° 3
Dirección de las corrientes marinas en las Indias Occidentales



Fuente: Hedges, 1996b.

la vicarianza clásica continente-isla puede rechazarse, entonces la dispersión por el agua debe ser correcta" (Iturralde-Vinent & MacPhee 1999: 45). Uno de los argumentos más fuertes que estaría apoyando la hipótesis de la dispersión desde el continente es, según Hedges, el patrón de corrientes oceánicas casi unidireccionales (sureste a noroccidente) desde las desembocaduras de los ríos principales en Sur América (Amazonas, Orinoco) a las Indias Occidentales. A este respecto en particular, Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) presentan reconstrucciones paleoceanográficas que indican que las diferentes configuraciones paleogeográficas en la región del Caribe han tenido influencia en el flujo de las corrientes y que el patrón actual de corrientes superficiales en el Caribe es característico solo de los últimos 4 millones de años. Antes de este tiempo, predominaron otros patrones, algunos de ellos incompatibles con la hipótesis de dispersión por agua postulada por Hedges.

Al mencionar que la presencia de algunos linajes antiguos de vertebrados en las Indias Occidentales podría explicarse por vicarianza, el autor agrega la posibilidad que los efectos catastróficos locales del bólido K-T (Cretácico-Terciario), especialmente los *tsunamis* gigantes, hayan causado extinciones masivas en cualquiera de las islas antillanas que estuvieran emergidas en ese tiempo. Por esta razón, agrega, la dispersión en el Terciario temprano, después del impacto, podría explicar también la presencia de linajes antiguos en las Indias Occidentales. En definitiva la dispersión es, según Hedges, no solo el mecanismo que puede explicar el origen de los linajes recientes, sino el de los más antiguos también.

Modelo biogeográfico de Iturralde-Vinent & MacPhee (1999)

El modelo de Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) propone que las actuales Antillas Mayores, como islas, no son más antiguas que el Eoceno medio. Islas más antiguas deben haber existido, pero no es probable que hayan permanecido como tales (es decir, como entidades emergidas) debido a las repetidas transgresiones, subsidencia y al impacto del

bólido K-T y el *megatsunami* asociado con el mismo. De acuerdo con esto, los autores infieren que los linajes insulares que forman la fauna antillana actual (y cuaternaria en general) deben ser más jóvenes que el Eoceno medio. El registro fósil, a pesar de ser muy pobre aún, es consistente con la observación de que la mayoría de los linajes de mamíferos llegaron a las Antillas Mayores alrededor del límite Eoceno-Oligoceno (ver las reconstrucciones paleogeográficas en Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). Aunque durante el Cretácico ocurrieron tres eventos principales de levantamiento que pudieran haber producido puentes intercontinentales que involucraron el arco de islas volcánicas de las Antillas, la evidencia es muy limitada para tener alguna seguridad al respecto. Según este modelo, el tiempo de emergencia de las Antillas Mayores fue posterior al evento vicariante del Cretácico propuesto por Rosen (1975), dejando poca relevancia a la vicarianza *sensu* Rosen; esto es la vicarianza continente-isla.

El modelo biogeográfico de Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) plantea que durante la transición entre el Eoceno y el Oligoceno las tierras antillanas y la porción noroccidental de América del Sur estuvieron brevemente conectadas por un *landspan* (proyección de tierra o conexión subaérea entre un continente y una o más islas situadas fuera del límite de la plataforma continental), conexión que estuvo centrada en la entonces emergida Cresta de Aves. Esta estructura (Antillas Mayores y Cresta de Aves) se denominó GAARlandia (*Greater Antilles + Aves Rigide*). El evento de levantamiento masivo que aparentemente permitió esta conexión terminó hace unos 32 millones de años, debido a un hundimiento general que terminó con la fase de *landspan* de GAARlandia. Posteriormente la etapa neotectónica caribeña resultó en la subdivisión de las tierras existentes.

La hipótesis GAARlandia tiene, de acuerdo con sus autores, un gran significado para comprender la historia de la biota antillana. Típicamente, la biogeografía histórica de las Antillas Mayores se discute en términos de si la fauna se originó por dispersión estricta o por vicarianza continente-isla. La hipótesis GAARlandia comprende elementos de ambas. Los eventos de dispersión y vicarian-

za en este modelo corresponden a la fase de *landspan* (conexión temporal de las Antillas con el noroccidente de América del Sur) y a la fase de vicarianza isla-isla (diferente a la vicarianza continente-isla *sensu* Rosen), respectivamente, y no al dispersalismo *sensu* Hedges y a la vicarianza *sensu* Rosen como parece entendido por Vázquez-Miranda *et al.* (2007); ya que ambos modelos son refutados por Iturralde-Vinent & MacPhee (1999).

Incorporación de información geológica e implicaciones biogeográficas

Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) consideran que a pesar de su elegancia aparente, los modelos de tectónica de placas (por ejemplo, Malfait & Dinkelmann, 1972; Duncan & Hardgraves, 1984; Leclere & Stephan, 1985; Ross & Scotese, 1988; Donnelly, 1989; Pindell & Barret, 1990; Mann *et al.*, 1995; Hay & Wold, 1996; Iturralde-Vinent, 1996a; Iturralde-Vinent, 1996b) varían ampliamente en su comprensión y capacidad de validación. Además, los modelos de tectónica de placas no proveen necesariamente el tipo de información que más interesa a los biólogos. Típicamente, dichos modelos se enfocan en reconstruir las posiciones de unidades geológicas específicas como placas, terrenos, bloques, arcos volcánicos y crestas. Estos modelos no están (o solo incidentalmente) preocupados por la creación de mapas paleogeográficos que reflejen la geografía física de tales unidades a través del tiempo. De acuerdo con Iturralde-Vinent & MacPhee (1999), solo con la literatura tectónica, no es posible derivar ningún escenario consistente sobre el número de veces que existieron masas de tierra emergida en el Caribe, o cuándo y cuántas veces estas masas de tierra estuvieron conectadas a los continentes cercanos, o el tipo de relieve que exhibían.

Por lo tanto, los autores presentan una reconstrucción paleogeográfica y paleoceanográfica de la cuenca del Caribe desde el Eoceno tardío hasta el Mioceno medio. Adicionalmente llevan a cabo la revisión de los escenarios paleogeográficos desde el Jurásico hasta el Eoceno tardío con el propósito de evaluar la evidencia sobre conexiones de tierra antiguas y permanencia de las islas.

Jurásico medio al Eoceno tardío

Durante el Jurásico medio (Bajociano/Bathoniano) la cuenca del Caribe comenzó como un canal estrecho entre el Pacífico y Tetis, mientras se formaba la corteza oceánica entre el occidente de Laurasia (América del Norte) y el occidente de Gondwana (América del Sur). Este canal se amplió como consecuencia de la expansión del piso oceánico desde el Jurásico medio al Cretácico temprano (Pindell, 1994). Los sedimentos y cortezas oceánicas que se formaron entonces están representadas en parte de los cuerpos de ofiolita y cinturones de corrimiento que se encuentran ahora en los márgenes de la región Caribe (Guatemala, Antillas Mayores, Cinturón Aruba/Tobago, montañas del Caribe y Andes de Colombia y Venezuela).

El arco volcánico del Cretácico, como unidad geológica, está definido por un conjunto particular de rocas ígneas, sedimentarias y metamórficas del Campaniano tardío/Maastrichtiano temprano (Dengo y Case, 1990; Iturralde-Vinent, 1994a; Iturralde-Vinent, 1994b; Iturralde-Vinent, 1996a; Iturralde-Vinent, 1996b). Los elementos de este arco se encuentran distribuidos hoy en los cinturones de plegamiento encontrados en la región Caribe. Su posición paleogeográfica en relación con América del Norte y del Sur es aún objeto de debate (Leclere & Stephan, 1985; Ross & Scotese, 1988; Donnelly, 1989; Pindell, 1994; Mann *et al.*, 1995; Hay & Wold, 1996; Iturralde-Vinent, 1996a; Iturralde-Vinent, 1997). Uno de los indicadores de la emergencia del arco volcánico del Cretácico, constituye el hallazgo de restos de plantas (*Gleichenites*, *Zamites*, *Phoenicopsis*, *Yuccites*, *Podozamites* y otros taxones) en La Española, que se cree crecieron en hábitats tibios, abiertos y estacionalmente secos adyacentes a ambientes marinos someros donde se depositaron los restos (Kesler *et al.*, 1991). Otro indicador geológico incluye la deposición terrestre de rocas volcánicas y varias anomalías importantes en secciones del arco. La información paleogeográfica de estos indicadores es, sin embargo, limitada y no puede usarse para hacer una evaluación detallada del levantamiento orogénico y extensión aérea del arco. No obstante, provee información sobre la sucesión temporal de ambientes en unidades geológicas específicas.

En La Española, las rocas que sostienen los restos de plantas están cubiertas por calizas marinas (Kesler *et al.*, 1991; Iturralde-Vinent, 1997), implicando que una transgresión obliteró los ambientes terrestres que existían previamente. Según Iturralde-Vinent & MacPhee (1999), esta secuencia de eventos fue común en secciones del arco del Cretácico y concluyen que si bien existieron ambientes terrestres en la cuenca del Caribe durante el Cretácico, estos fueron de corta duración, existiendo y desapareciendo dentro de períodos de unos pocos millones de años; y que de haber existido alguna conexión entre América del Norte y del Sur en la última parte del Cretácico, esta ocurrió durante el Campaniano tardío y el Maastrichtiano temprano y fue breve como lo indican los sedimentos marinos de la transgresión ocurrida en el Maastrichtiano tardío registrados tanto en el arco volcánico del Cretácico como en América del Norte y del Sur.

Después de un período de calma, la actividad volcánica comenzó otra vez en la región del Caribe en el Paleoceno (terciario), como lo indica la ocurrencia de rocas magmáticas, sedimentarias y metamórficas en la región. Esta actividad condujo a la formación del arco volcánico del Paleógeno. Sin embargo, el magmatismo duró poco tiempo en este nuevo arco, terminando en el Eoceno medio. Los sedimentos marinos ininterrumpidos de este arco indican que no existieron contactos entre este y los continentes (o no existieron por un tiempo prolongado) (Lewis & Straczek, 1995; Bresznianszky e Iturralde-Vinent, 1985).

Transición Eoceno-Oligoceno (35-33 Ma)

Esta transición coincide con la fase Pyreana de la tectonogénesis (Schwan, 1980; Leonov & Khain, 1987). En esta fase, el levantamiento tectónico general coincidió con una caída importante del nivel del mar. Como resultado, la exposición subaérea en la cuenca del Caribe fue más extensiva entonces que en cualquier otro tiempo durante el Cenozoico, incluyendo el Cuaternario tardío. La Cresta de Aves merece mención especial porque ha sido propuesta como el sitio de una extensión de tierra potencial entre las Antillas Mayores y el norte de América

del Sur (Borhidi, 1985; MacPhee & Iturralde-Vinent, 1994; MacPhee & Iturralde-Vinent, 1995). Esta estructura (actualmente casi completamente sumergida) estaba originalmente continua a la Cresta de las Antillas Mayores y se considera que constituyeron una sola unidad en el Eoceno tardío/Oligoceno temprano. Los autores proponen que la exposición de la Cresta creó (por un tiempo corto 33-35 Ma) una serie de islas grandes cercanamente espaciadas o posiblemente una península continua alargándose desde el norte de América del Sur hasta el bloque de Puerto Rico/ Islas Vírgenes (GAARlandia: *Greater Antilles + Aves Ridge*).

Oligoceno tardío (27-25 Ma)

Durante este tiempo ocurrieron invasiones marinas extensivas, probablemente debido a la combinación de subsidencia tectónica y niveles altos del mar. Los sedimentos marinos de esta edad son comunes en América del Norte, del Sur y en la Antillas Mayores.

Mioceno Medio temprano (16-14 Ma)

En este lapso ocurrió un aislamiento de áreas terrestres como consecuencia de actividad tectónica en los límites norte (oriente de Cuba) y sur (Antillas holandesas, Venezuela, Trinidad y Tobago) de la placa del Caribe. En el caso de las Antillas Mayores, como resultado se produjo la subdivisión y separación de bloques de tierra que anteriormente eran masas de tierra continuas. Ejemplos de rasgos formados o activados en este tiempo incluye la Depresión de Caimán entre Cuba y La Española, la Depresión de Anegada entre el norte de las islas Vírgenes y St. Croix/Cresta de Aves y la Fosa de Puerto Rico. Para el Mioceno medio, los bloques de tierra que bordeaban la placa Caribe ya estaban separados ampliamente; muchos de estos no se volverían a unir de nuevo. Más tarde durante el Mioceno medio, el occidente de Cuba finalmente hizo contacto con la tierra firme del centro de Cuba después de la desaparición del canal Habana-Matanzas.

En su reconstrucción paleogeográfica, llama la atención la diferencia explícita que establecen los autores entre *landspan* y *landbridge*, y los supuestos sobre escenarios

de diversidad diferentes en uno u otro caso, que finalmente conduce a la elección del mecanismo biogeográfico explicativo. Se define *landspan* como una conexión subaérea entre un continente y una isla (o arco de islas) situadas fuera del límite de la plataforma continental, y *landbridge*, como puentes que representan conexiones terrestres entre regiones continentales (por ejemplo, istmo de Panamá, estrecho de Bering). El rasgo más prominente de estos últimos, es que conectan áreas que poseen diversidad faunística a escala continental. Al menos en teoría, la diversidad de cada área está disponible para intercambio. Los *landspans* o proyecciones de tierra en cambio son muy diferentes, porque uno de los extremos carece de diversidad a escala continental (y puede que inicialmente no tengan fauna en absoluto). De acuerdo con estos autores, aunque en principio cualquier cantidad de elementos faunísticos continentales podría cruzar un *landspan* creado recientemente para colonizar una isla o una cadena de islas, la supervivencia a largo plazo estaría correlacionada con la disponibilidad de hábitats apropiados en lugares de por sí pequeños. En contraste, es mucho más probable que áreas continentales alberguen una gran diversidad de tipos de hábitats, aumentando las posibilidades de éxito de una gran variedad de inmigrantes.

El modelo de GAARlandia intenta inferir mecanismos sobre la formación de la fauna en las Antillas Mayores a partir de las reconstrucciones paleogeográficas, la evidencia fósil y las relaciones especies/áreas. El modelo tiene dos componentes. El primero busca explicar la manera en que los mamíferos terrestres alcanzaron el norte de las Antillas Mayores desde el noroccidente de América del Sur por dispersión a través de una proyección de tierra (*landspan*) de corta duración en el Cenozoico medio (ca. 33-35 Ma). Según esta hipótesis, durante la transición Eoceno-Oligoceno, la Cresta de Aves estuvo emergida durante dos millones de años y conectó las Antillas Mayores con el noroccidente de América del Sur. El segundo componente busca explicar cómo ciertas distribuciones de elementos faunísticos pueden ser el producto de vicarianza isla-isla, debido a la subdivisión de las islas provocada por las transgresiones marinas y tectonismo

durante el Oligoceno medio y el Mioceno que afectaron la disposición y paleogeografía de la Cresta de las Antillas Mayores. Estas subdivisiones habrían dividido los rangos terrestres de la fauna que se había establecido previamente por dispersión.

Los autores señalan que tanto su modelo como el de Rosen (1975), plantean un origen más antiguo de la fauna antillana (Cretácico tardío y transición Eoceno/Oligoceno respectivamente) que el modelo de dispersión por agua de Hedges. Señalan que si las hipótesis de vicarianza de Rosen o de la proyección de tierra (*landspan*) fueran correctas, se esperaría que la diversidad inicial fuera alta (pocos o ningún evento de dispersión que aumenten la diversidad original). Si la hipótesis de la dispersión por el agua fuera correcta se esperaría un escenario de baja diversidad inicial que gradualmente aumentaría por nuevas dispersiones en un período largo de tiempo. Estos escenarios, según los autores, pueden evaluarse con evidencia fósil. La recuperación de fósiles no esperados (clados no representados en el Cuaternario) favorecerían los modelos de alta diversidad inicial. La incapacidad de encontrar tales fósiles implicaría que el nivel de diversidad conocido en el Cenozoico tardío ha sido el mismo que antes y que el escenario de baja diversidad inicial es correcto.

Los clados no esperados se refieren a taxones antiguos que han sido hallados en las Antillas como es el caso de un perisodáctilo rinocerontoide (*Hyrachyus sp.*) que vivió en lo que hoy es Jamaica durante el Eoceno temprano. Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) señalan que aunque este y otros registros fósiles de mamíferos extienden significativamente los registros insulares de varios taxones superiores al Neógeno temprano/Paleoceno tardío, todos ellos parecen estar cercanamente relacionados con clados conocidos del Cuaternario, lo cual favorece el modelo de baja diversidad inicial. Además, agregan que la historia paleogeográfica de Jamaica ha sido muy diferente de la de las otras Antillas Mayores, y por lo tanto sería prematuro hacer inferencias a partir del descubrimiento de *Hyrachyus* en esa isla.

Discusión y consideraciones finales

¿Cómo ha sido la interacción entre la biogeografía y la geología?

El estudio y análisis de la distribución de los organismos es una disciplina que inició mucho antes de que la geología, y en particular la teoría de la deriva continental propuesta originalmente por Alfred Wegener en 1912 (publicada en 1915), de expansión del fondo oceánico propuesta por Harry Hess en los años 1960 y de tectónica de placas (1970), fueran formalmente aceptadas. Estas teorías representan en parte aguas en la interpretación de la distribución de los organismos y su interacción con la biogeografía es de fecha reciente.

Cuando Darwin y Wallace en la década de 1850 explicaron la distribución de los organismos a través del mecanismo de dispersión, lo hacían sobre una geografía básicamente estable. Se suponía que las características geográficas más prominentes habían permanecido más o menos sin cambio en el curso de la historia evolutiva, y que las posiciones de las masas de tierra, océanos, sistemas montañosos y demás no diferían significativamente de como se ven en el presente. En una carta dirigida a Alfred Wallace en 1876, Darwin criticaba las teorías extensionistas (seguidores de esta tradición postularon la existencia de puentes terrestres antiguos para explicar anomalías en la distribución geográfica de plantas y animales), en los siguientes términos “[I] protest against sinking imaginary continents in a quite reckless manner” (Baker, 2007: 211).

En los años 1950, Léon Croizat propuso una teoría alternativa a la de Darwin y Wallace, la cual refutaba la suposición de una geografía estable. Croizat argumentó que el cambio tectónico, no la dispersión, es el mecanismo causal principal que subyace a la distribución de los organismos. Fuerzas como la deriva continental, el hundimiento de pisos oceánicos y la formación de sistemas montañosos habían actuado dentro del marco temporal de la historia evolutiva para crear barreras naturales entre especies, donde antes no había ningun-

na. Croizat estaba en efecto postulando la existencia de rasgos geográficos antiguos, diferentes a los que se observan hoy para explicar las distribuciones de los organismos. De acuerdo con Croizat (1962), “[The distribution of plants and animals] was cast on maps other than the ones of the current world, and it is these maps, not the one of this hour, which dominates in the equations of life. The map of this day keeps the records; the map of the past rationally accounts for them” (Croizat, 1962: 85).

La interacción entre biogeografía y geología se ha dado básicamente a partir del interés de los biogeógrafos. El éxito en la integración de los datos geológicos y biogeográficos ha sido bajo, ya que dicha integración ha ocurrido más como la simple mezcla de información (a partir de interpretaciones libres de la información geológica), que como la comparación objetiva e identificación de congruencias en ambos cuerpos de datos. Un ejemplo claro de esto lo representa el manejo de la información geológica en el modelo biogeográfico de Rosen (1975). La lectura de su trabajo no es sencilla, porque no hay una línea clara que divida hasta dónde llega la información geológica que toma de otros autores y cuándo esta información se transforma en su modelo combinado. Más tarde, Rosen (1985) señalaría que “la independencia de los datos biológicos de los geológicos es la que hace interesante la comparación de ellos; pues es difícil imaginar que sean congruentes si no es como resultado de la historia causal en la cual, la geología actúa como la variable independiente proporcionando oportunidades de cambio en el trabajo biológico dependiente” (Rosen, 1985: 637).

¿Cuáles son los obstáculos que hacen difícil dicha comunicación?

Un punto importante de debate entre los modelos biogeográficos del Caribe se centra en si las proto-Antillas fueron masas de tierra sumergidas o emergentes. Esta discrepancia ilustra bien uno de los obstáculos que han hecho difícil la comunicación entre biogeografía y geología, como es la interpretación de la información geológica por parte de los biogeógrafos. Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) señalan al respecto: “aunque mucha de la literatura geológica y tectónica es sig-

nificativa para la comprensión de la historia biogeográfica de la región del Caribe, virtualmente ninguna de ella ha sido escrita con las necesidades de los biólogos en mente. Por lo tanto, para integrar información geológica en su trabajo, los biólogos se enfrentan a la tarea de compilar evidencia a partir de muchas fuentes diferentes y juzgar lo mejor que pueden la exactitud de los datos principales. La falta de familiaridad con el tema y los métodos de la argumentación geológica puede conducir a errores, o peor aún a la aceptación no crítica de escenarios geológicos insuficientemente probados porque parezcan apoyar cierta hipótesis biológica" (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999: 8).

Parenti & Ebach (2009) son del mismo parecer al mencionar como muchos biogeógrafos aceptan las explicaciones geológicas sin cuestionarlas y las usan para confirmar o rechazar hipótesis sobre los mecanismos de distribución de los organismos.

Sin una apreciación cuidadosa puede llegarse a conclusiones contradictorias con base en la misma evidencia. Por ejemplo, Gayet *et al.* (1992), basándose en el modelo de Pindell & Barrett (1990), señalan: "el puente terrestre que unió a América del Norte y del Sur en el Cretácico tardío y Paleoceno probablemente incluyó a las Antillas Mayores y la Cresta de Aves" (Hedges, 1996c: 100). Por el contrario, Hedges (1996a), citando también a Pindell & Barrett (1990), señala que cualquier conexión posible entre América del Norte y del Sur vía las proto-Antillas desapareció en el Cretácico tardío (70-80 Ma). Pindell & Barrett (1990), sin embargo, no tienen una posición sobre la existencia de conexiones terrestres, ya que este tema era secundario a los tópicos que ellos estaban considerando.

¿Hasta qué punto la teoría de la tectónica de placas en general y la perspectiva geográfica en particular, han influido en las interpretaciones biogeográficas?

A pesar de que la evidencia geológica acumulada en los últimos 50 años ha establecido los planteamientos básicos de la teoría de la tectónica de placas más allá de cual-

quier duda razonable y ha refutado los supuestos de la teoría dispersalista respecto a la permanencia de los rasgos geográficos principales, las explicaciones dispersalistas siguen siendo muy comunes en la literatura biológica. Pareciera que la tectónica de placas es una teoría que aún está lejos de permear las interpretaciones biogeográficas, a juzgar por las clásicas explicaciones dispersalistas que se invocan aún teniendo esta teoría como marco. Vázquez-Miranda *et al.* (2007) señalan al respecto: "[para los dispersalistas] la tectónica de placas existe, pero no juega un papel significativo para el Caribe a la manera de la vicarianza *sensu* Rosen, por lo tanto debe invocarse la dispersión. ¿Entonces cuál es la diferencia de esta síntesis "moderna" de la biogeografía del Caribe comparada con los trabajos dispersalistas clásicos de Mayr, Simpson y Darlington?" (Vázquez-Miranda *et al.*, 2007: 194).

Los tres modelos biogeográficos presentados mencionan la dispersión y la vicarianza como mecanismos alternativos y/o complementarios para explicar el origen de la biota en el Caribe. Todos están de acuerdo en que hay ciertos casos que no se pueden explicar de acuerdo con uno solo de los mecanismos. Sin embargo, solo en el modelo de Rosen (1975) estas dos alternativas persisten explícitamente como tal. En el caso de los modelos de Hedges (1996a; 1996b) y de Iturralde-Vinent & MacPhee (1999), las evidencias que apuntan a una explicación contraria a sus interpretaciones son subestimadas, ignoradas o reinterpretadas para finalmente apoyar sus propias conclusiones; las que señalan la dispersión como el mecanismo más importante en la formación de la biota del Caribe.

El caso de Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) es interesante porque estos autores ubican su modelo como conceptualmente más cercano al modelo de Rosen (1975) que al de Hedges (1996a; 1996b). Sin embargo, la evaluación de escenarios de alta o baja diversidad inicial (origen por vicarianza o por dispersión, respectivamente), que llevan a cabo con base en evidencia fósil, los lleva a concluir que el escenario de baja diversidad inicial es el correcto, favoreciendo así el origen por dispersión desde el continente. Vale la pena resaltar que dichos escenarios de diversidad encuentran su justificación a

partir de la categoría geográfica de la masa de tierra en cuestión, continente o isla. De aquí, la preferencia del término *landspan* en vez de *landbridge*. Este modelo biogeográfico es un claro ejemplo de cómo los componentes geológico y paleogeográfico influyen en la estructuración de un mecanismo explicativo sobre el origen de la biota del Caribe.

¿Cómo podrían interactuar la biogeografía y la geología como disciplinas independientes pero complementarias en el estudio de la Tierra y de la vida contenida en ella?

La dificultad implícita en la interacción entre biogeografía y geología es básicamente la dificultad planteada por el uso de lenguajes diferentes. Geólogos y biogeógrafos se enfrentan a la misma realidad espacial desde distintas perspectivas y a partir de ellas la describen. Por lo tanto, ambas explicaciones son parciales, incompletas y relativas. La integración de información implica un trabajo mucho más arduo que la simple elección de los modelos geológicos que se ajusten a los resultados biogeográficos. Henderson (1991) se cuestiona sobre la posición vulnerable en que se ubican los biólogos al confiar en "las verdades reveladas por los geólogos" (Henderson, 1991: 61) para explicar patrones biogeográficos. El conocimiento es el mejor antídoto contra la vulnerabilidad en palabras de Iturralde-Vinent & McPhee (1999). En total acuerdo con dicha afirmación, el trabajo del biogeógrafo debería incluir la exploración de las herramientas del método cladístico en el análisis de datos geológicos provenientes de las áreas de interés.

Varios autores han explorado formas de presentar la información geológica de una manera jerárquica (Rosen, 1978; Platnick & Nelson, 1978; Young, 1986). Dichos autores mencionan la idea de construir cladogramas geológicos de área derivados a partir de caracteres geológicos/geográficos (de la misma manera que los caracteres morfológicos o moleculares se analizan en sistemática filogenética para agrupar taxones sobre la base de caracteres derivados compartidos), sin embargo, existen muy pocos ejemplos de la aplicación de las herramientas cladísticas para el análisis de datos geológicos (Craw, 1988;

Padilla y Halffer, 2007; Echeverry *et al.*, en preparación). A pesar de ello, el enfoque cladístico representa una herramienta promisoría a través de la cual sea posible presentar y comparar objetivamente los resultados biogeográficos y geológicos.

El reto que representa la interacción e integración biogeografía/geología debería ser compartido por biogeógrafos y geólogos. La 'iluminación recíproca' (en el sentido de Hennig) podría usarse como el medio por el cual la geología y la biogeografía interactúan de manera que se enriquezcan mutuamente, sin esperar que un cuerpo de datos valide al otro. Hace tres décadas Rosen (1978) señaló que "los taxónomos debían continuar organizando sus datos cladísticamente, y los geólogos debían comenzar" (Rosen, 1978: 187).

Referencias bibliográficas

- BAKER, A. Occam's razor in science: a case study from biogeography. *Biology and Philosophy*, 2007, N° 22, p. 193-215.
- BORHIDI, A. Phytogeographic survey of Cuba. The phytogeographic characteristics and evolution of the flora of Cuba. *Acta Botanica Hungarica*, 1985, N° 31, p. 3-34.
- BRESZNYANSZKY, K. e ITURRALDE-VINENT, M. A. Paleogeografía del Paleógeno de las provincias de La Habana. En: ITURRALDE-VINENT, M. A. (ed.). *Contribución a la geología de las provincias de La Habana y Ciudad de La Habana*. La Habana: Editorial Científico-Técnica, 1985, p. 100-115.
- CROIZAT, L. *Panbiogeography*. Caracas: publicado por el autor, 1958.
- CROIZAT, L. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Caracas: publicado por el autor, 1962.
- CROIZAT, L.; NELSON, G. y ROSEN, D. E. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 1974, N° 23, p. 265-287.
- CRAW, R. Continuing the synthesis between Panbiogeography, Phylogenetic

Systematics and Geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 1988, N° 3, p. 291-310.

DENGO, G. & CASE, J. E. (eds.). *The geology of North America, the caribbean region*. Boulder: Geological Society of America, 1990.

DONNELLY, T. W. Geologic history of the Caribbean and Central America. In: BALLY, A. W. & PALMER, A. R. (eds.). *The geology of North America*. Boulder: Geological Society of America, 1989, p. 299-321.

DONNELLY, T. W. History of tectonic setting of Caribbean magmatism. In: DENGO, G. & CASE, J. E. (eds.). *The geology of North America, The Caribbean region*. Boulder: Geological Society of America, 1990, p. 339-374.

DUNCAN, R. A. & HARDGRAVES, R. B. Plate tectonic evolution of the Caribbean region in the mantle reference frame. In: BONINI, W. E.; HARDGRAVE, R. B. & SHAGAM, R. (eds.). *The Caribbean-South American plate boundary and regional tectonics*. Boulder: Geol. Soc. Am. Mem. N° 162, 1984, p. 81-93.

ECHEVERRY, A.; MORRONE, J. J. & SILVA-ROMO, G. A cladistic approach to analyze tectonostratigraphic terrane relationships: The Caribbean case. En preparación.

FREELAND, G. L. & DIETZ, R. S. Plate tectonic evolution of the Caribbean region. *Nature*, 1971, N° 232, p. 20-23.

GAYET, M.; RAGE, J. C.; SAMPERE, T. & GAGNIER, P. Y. Modalité des échanges de vertèbres continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Cretacé supérieur et au Paléocène. *Soc. géol. France Bull.*, 1992, N° 163, p. 781-791.

GRAHAM, A. Geohistory models and Cenozoic paleoenvironments of the Caribbean region. *Systematic Botany*, 2003, N° 28, p. 378-386.

HAY, W. W. & WOLD, N. A simpler plate-tectonic history for the Caribbean. *Zentbl. Geol. Paläontol. Teil*, 1996, N° 1, p. 917-934.

HEDGES, S. B.; HASS, C. A. & MAXON, L. R. Caribbean biogeography: molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. *Proceedings of Natural Academy of Science*, 1992, N° 89, p. 1909-1913.

HEDGES, S. B.; HASS, C. A. & MAXON, L. R. Towards a biogeography of the Caribbean. *Cladistics*, 1994, N° 10, p. 43-55.

HEDGES, S. B. Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica*, 1996a, N° 52, p. 466-473.

HEDGES, S. B. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996b, N° 27, p. 163-196.

HEDGES, S. B. The origin of West Indian amphibians and reptiles. In: POWELL, R. & HENDERSON, R. W. (eds.). *Contributions of the west indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz*. New York: Society for the study of amphibians and reptiles, 1996c, p. 95-128.

HENDERSON, I. M. ¿Biogeography without area? *Aust. Syst. Bot.*, 1991, N° 4, p. 59-71.

HOLDEN, J. C. & DIETZ, R. S. Galapagos Gore, NazCoPac Triple Junction and Carnegie/Cocos Ridges. *Nature*, 1972, N° 235, p. 266-269.

ITURRALDE-VINENT, M. A. Cuban geology: a new plate tectonic synthesis. *Journal of Petroleum Geologists*, 1994a, N° 17, p. 39-70.

ITURRALDE-VINENT, M. A. Meetings report: tectonostratigraphic correlation of the NW Caribbean: Dominican Republic. *J. Pet. Geol.*, 1994b, N° 17, p. 243-245.

ITURRALDE-VINENT, M. A. Introduction to Cuban geology and geophysics. In: ITURRALDE-VINENT, M. A. (ed.). *Cuban*

ophiolites and volcanic arcs. Miami: UNESCO International Geological Correlation Program Project 364, Special Contribution, 1996a, p. 179-189.

ITURRALDE-VINENT, M. A. Cuba: el arco de islas volcánicas del Cretácico. In: ITURRALDE-VINENT, M. A. (ed.). *Cuban ophiolites and volcanic arcs*. Miami: UNESCO International Geological Correlation Program Project 364, Special Contribution, 1996b, p. 179-189.

ITURRALDE-VINENT, M. A. Introducción a la geología de Cuba. En: FURRAZOLA BERMÚDEZ, G. y CAMBRA, K. N. (eds.). *Estudios sobre geología de Cuba*. La Habana: Centro Nacional de Información Geológica, 1997, p. 35-68.

ITURRALDE-VINENT, M. A. & MACPHEE, R. D. E. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1999, N° 238, p. 1-95.

KESLER, S.; RUSSELL, E.; POLANCO, N.; MCCURDY, J. K. & CUMMING, G. L. Geology and geochemistry of the Early Cretaceous Los Ranchos Formation, Central Dominican Republic. In: MANN, P.; DRAPER, G. & LEWIS, J. F. (eds.). *Geologic and tectonic development of the North America-Caribbean plate boundary in Hispaniola*. Boulder: Geological Society of America, Special Papers N° 262, 1991, p. 187-202.

LECLERE, A. & STEPHAN, J. F. Evolution géodynamique des points chauds. In: MASCLE, A. (ed.). *Caribbean geodynamics*, Paris: Ed. Technip, 1985, p. 21-34.

LEONOV, X.; YU, G. & KHAIN, E. Problems of a systematic approach to the study and correlation of tectonic phases. In: LEONOV, X.; YU, G. & KHAIN, V. E. (eds.). *Global correlation of tectonic movements*. New York: Wiley, 1987, p. 1-12.

LEWIS, G. E. & STRACZEK, J. A. Geology of south-central Oriente Province, Cuba. *U. S. Geol. Surv. Bull.*, 1995, N° 975-D, p. 171-336.

MACPHEE, R. D. E. & ITURRALDE-VINENT, M. A. First Tertiary land mammal from Greater Antilles: an Early Miocene sloth (*Xenarthra*, *Megalonychidae*) from Cuba. *American Museum Novitates*, 1994, N° 3094, p. 1-13.

MACPHEE, R. D. E. & ITURRALDE-VINENT, M. A. Origin of the Greater Antillean land mammal fauna, 1: new Tertiary fossils from Cuba and Puerto Rico. *American Museum Novitates*, 1995, N° 3141, p. 1-31.

MACPHEE, R. D. E. & GRIMALDI, D. A. Mammal bones in Dominican amber. *Nature*, 1996, N° 380, p. 489-490.

MALFAIT, B. & DINKELMAN, M. Circum-Caribbean tectonics and igneous activity and the evolution of the Caribbean plate. *Geological Society of America Bulletin*, 1972, N° 83, p. 251-272.

MANN, P.; TAYLOR, F. W.; EDWARDS, R. L. & KU, T. L. Actively evolving microplate formation by oblique collision and sideways motion along strike-slip faults: an example from the northeastern Caribbean plate margin. *Tectonophysics*, 1995, N° 246, p. 1-69.

PADILLA, D. N. & HALFFTER, G. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoologica Mexicana*, 2007, N° 1, p. 73-108.

PARENTI, L. R. & EBACH, M. C. *Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth*. California: University of California Press, 2009.

PINDELL, J. L. & BARRETT, S. F. Geological evolution of the Caribbean region: a plate-tectonic perspective. In: DENG, G. & CASE, J. E. (eds.). *The geology of North America, the Caribbean region*. Boulder: Geological Society of America, 1990, p. 405-432.

PINDELL, J. L. Evolution of the Gulf of Mexico and the Caribbean. In: DONOVAN, S. K. & JACKSON, T. A. (eds.). *Caribbean*

geology, an introduction. Kingston: The University of the West Indies publishers association, 1994, p. 13-40.

PLATNICK, N. I. & NELSON, G. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 1978, N° 1, p. 1-16.

ROSEN, D. E. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 1975, N° 4, p. 431-464.

ROSEN, D. E. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 1978, N° 2, p. 159-188.

ROSEN, D. E. Geological hierarchies and biogeographical congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1985, N° 4, p. 636-659.

ROSS, M. I. & SCOTese, C. R. A hierarchical tectonic model of the Gulf

of Mexico and Caribbean region. *Tectonophysics*, 1988, N° 155, p. 139-168.

SCHWAN, W. Geodynamic peaks in alpinotype orogenies and changes in ocean floor spreading during late Jurassic-Late Tertiary time. *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.*, 1980, N° 64, p. 359-373.

TEDFORD, R. H. Marsupials and the new paleogeographic Provinces and Provinciality. *Soc. Economic Paleontologists and Mineralogists*, 1974, N° 21, p. 109-126.

VÁZQUEZ-MIRANDA, H.; NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. & MORRONE, J. J. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean Basin Islands: a parsimony perspective. *Cladistics*, 2007, N° 23, p. 180-200.

YOUNG, G. C. Cladistic methods in Paleozoic continental reconstruction. *Journal of Geology*, 1986, N° 94, p. 523-537.

Tectonostratigraphic terrane relationships: A glimpse into the Caribbean under a cladistic approach

Amparo Echeverry^a, Gilberto Silva-Romo^b and Juan J. Morrone^{a*}

^a Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico City, Mexico. E-mail: echeverryceae@gmail.com, juanmorrone2001@yahoo.com.mx.

^b Departamento de Geología, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 Mexico City, Mexico. E-mail: silvarg@servidor.unam.mx.

*Corresponding author at: Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico City, Mexico. Tel.: +525556224945; fax: +525556224828

Resumen

Se codificaron cuarenta y un rasgos geológicos como caracteres binarios y se analizaron usando un algoritmo de parsimonia con el fin de inferir relaciones históricas entre 24 terrenos tectonoestratigráficos. El análisis cladístico produjo dos cladogramas geológicos de área igualmente parsimoniosos. El cladograma de consenso estricto que se obtuvo muestra el grupo de terrenos alóctonos como un clado monofilético reflejando relaciones históricas que coinciden aproximadamente con el origen Pacífico de la placa Caribe. Concluimos que el método cladístico representa una herramienta analítica promisoría que puede usarse en geología histórica, así como un lenguaje común útil para comparar resultados geológicos y biogeográficos.

Palabras clave: cladística, geología, terrenos tectonoestratigráficos, biogeografía, placa Caribe.

Abstract

Forty one geological features were coded as cladistic binary characters and analyzed using a parsimony algorithm in order to infer historical relationships among 24 Caribbean tectonostratigraphic terranes. The cladistic analysis produced two equally parsimonious geological area cladograms. The strict consensus cladogram that was obtained depicts the group of allochthonous tectonostratigraphic terranes as a monophyletic clade reflecting historical relationships that agree roughly with a Pacific origin of the Caribbean plate. We conclude that the cladistic method represents a promising analytical tool to be used in historical geology as well as a common language useful to compare geological and biogeographical results.

Keywords: cladistics, geology, tectonostratigraphic terranes, biogeography, Caribbean plate.

1. Introduction

The Caribbean plate has a complex configuration in terms of stratigraphic record, geological structures and tectonic relationships (Silva-Romo and Mendoza-Rosales, 2009). The geological models formulated to explain the origin and evolution of the Caribbean plate are diverse and often contradictory going from fixed models postulating a more or less in situ origin (Le Pichon, 1968; Meyerhoff and Meyerhoff, 1972; Meschede and Frisch, 1998) to mobilistic models postulating a Pacific allochthonous origin for the Caribbean plate (Freeland and Dietz, 1971; Malfait and Dinkelman, 1972; Burkart, 1983; Pindell and Barret, 1990; Iturralde-Vinent and MacPhee, 1999; Kennan and Pindell, 2009). Allochthonous models for the Caribbean though not simple provide a better explanation for some of the major Cenozoic tectonic events in southern Mexico (Silva-Romo, 2008), and according to Kennan and Pindell (2009), only Pacific origin models for the Caribbean can explain adequately some geological features of northwestern South America such as the accretion of multiple arc fragments to western Ecuador and Colombia.

Biogeographical data generally are interpreted in the context of paleogeographic hypotheses, and the lack of integration with geological data has

been a major problem (Young, 1990). A few decades ago, biogeographers began presenting geological information in a hierarchical manner. Rosen (1978) and Platnick and Nelson (1978), suggested the construction of geological area cladograms derived from specific analyses of geological/geographical characters but did not demonstrate how they might be constructed. Rosen (1985) searched for common factors in some of the allochthonous models by translating available scenarios into area cladograms.

Cladistics is a method of hierarchical analysis which has been used extensively in phylogenetic reconstructions. Morphological or molecular characters are analyzed using a parsimony algorithm in order to group taxa on the basis of shared derived characters or synapomorphies. The cladistic method has been also applied in biogeography. Cladistic biogeography assumes a correspondence between taxonomic relationships and area relationships based on an analogy between biogeography and systematic using taxa as characters. General area cladograms obtained from parsimony analysis, represent hypotheses on the biogeographic history of the taxa analyzed and the areas where they are distributed (Morrone, 2009). Disciplines such as linguistics (e.g., Rexová et al. 2003) and others concerned with historical analysis have also used cladistic methods. Comprehensive treatments of cladistics can be found in Schuh and Brower (2009) and Wiley and Lieberman (2011).

Young (1986) applied the cladistic method to some problems of Paleozoic paleogeography in an attempt to reduce the complexity of ideas in the literature by representing competing hypotheses on branching diagrams. Young (1995, 2010) considered cladistics as a rigorous analytical method that is applicable to any hierarchical data set and because terrane fragmentation is equivalent to phylogenetic splitting of biological taxa, the standard algorithms for parsimony analysis may be applied directly. Terrane accretion is a special case according to this author, one for which appropriate algorithms are not yet available. Craw (1988) and Padilla and Halffter (2007) constructed geological area cladograms derived from geological characters, but not exclusively because they also used landscape and soil features, which are not geological features themselves but products of

geological processes. Their units of analysis were areas of endemism in the former and geomorphological units in the latter.

We explore herein how the cladistic method performs when applied to analyze geological characters of a sample of tectonostratigraphic terranes in the Caribbean. Our objectives are twofold: (1) to obtain a geological area cladogram(s) derived from parsimony analysis of geological characters in order to infer historical relationships among tectonostratigraphic terranes; and (2) to test the monophyly of the allochthonous tectonostratigraphic terranes in the Caribbean.

2. Material and Methods

2.1 Units of analysis

We used tectonostratigraphic terranes as units of analysis. As defined by Howell *et al.* (1985: 4), “A tectonostratigraphic terrane is a fault-bounded package of rocks of regional extent characterized by a geologic history which differs from that of neighboring terranes. Terranes may be characterized internally by a distinctive stratigraphy, but in some cases a metamorphic or tectonic overprint is the most distinctive characteristic. In general, the basic characteristic of terranes is that the present spatial relations are not compatible with the inferred geologic histories”.

We analyzed 24 Caribbean tectonostratigraphic terranes (Fig. 1) previously defined by the following authors: Sedlock *et al.*, 1993 (six from Mexico; one of them includes Belize and Guatemala) Rogers *et al.*, 2007a (four from Honduras, Salvador and Nicaragua) Meschede *et al.*, 1988 (three from Costa Rica) Kennan and Pindell, 2009 (five from Colombia) García Casco *et al.*, 2001; Cobiella Reguera, 2003 (three from Cuba) and Lewis *et al.*, 2002 (three from Dominican Republic). Additionally we used the North American tectonostratigraphic terrane (Sedlock *et al.*, 1993) in order to root the resulting cladogram(s). Table 1 lists the faults representing boundaries of tectonostratigraphic terranes.

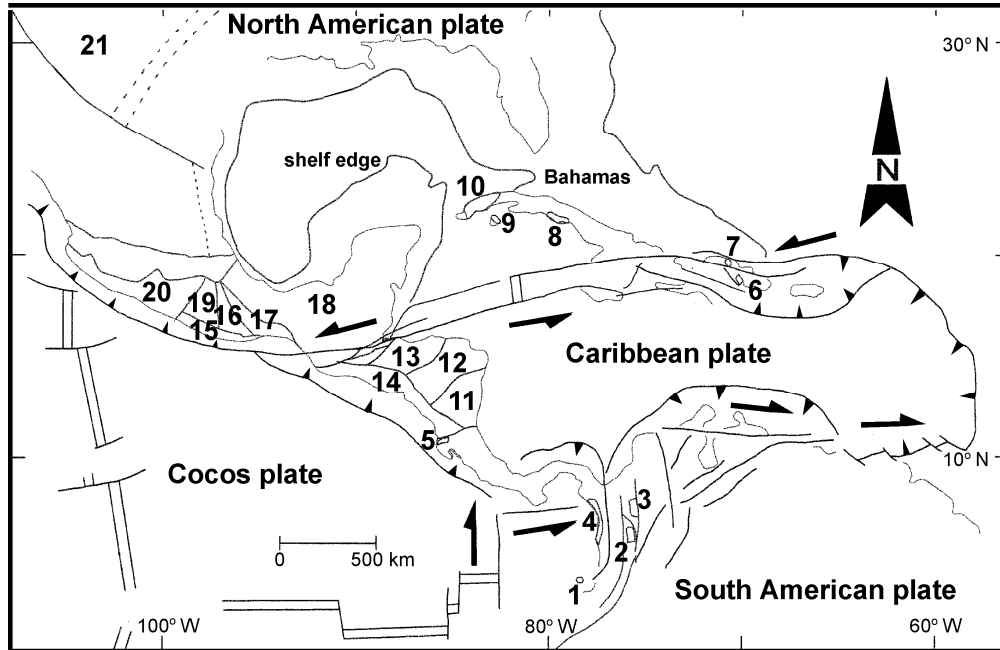


Figure 1. Caribbean tectonostratigraphic terranes: 1, Gorgona; 2, Arquía/Quebradagrande complex; 3, Antioquia; 4, Chocó; 5, Santa Elena, Esperanza, Matapalo complex; 6, Loma Caribe; 7, Duarte/Maimón complex; 8, Escambray; 9, Pinos; 10, Guaniguanico; 11, Siuna; 12, Eastern Chortís; 13, Central Chortís; 14, Southern Chortís; 15, Chatino; 16, Zapoteco; 17, Cuicateco; 18, Maya; 19, Mixteco; 20, Náhuatl; 21, North America. Modified from Silva-Romo (2008).

Table 1. Fault Zones representing boundaries of tectonostratigraphic terranes

Fault Name	Terranes involved	Fault kinematics and age	Reference
Papalutla	Náhuatl/Mixteco	Thrust fault? Left strike-slip? Cenozoic	Sedlock <i>et al.</i> (1993); Silva-Romo (2008)
Caltepec	Mixteco/Zapoteco	Right? strike-slip Paleozoic	Sedlock <i>et al.</i> (1993); Elías-Herrera and Ortega-Gutiérrez (2002)
Oaxaca	Zapoteco/Cuicateco	Thrust fault? Paleozoic Right strike-slip Mesozoic	Sedlock <i>et al.</i> (1993); Mendoza-Rosales <i>et al.</i> (2010)
Chacalapa	Náhuatl/Mixteco/ Zapoteco/Chatino	Cenozoic	Sedlock <i>et al.</i> (1993)
Vistahermosa	Cuicateco/Maya	Thrust fault Cenozoic	Sedlock <i>et al.</i> (1993)
Polochic-Motagua	Maya/Central Chortís	Left strike-slip Cenozoic	Sedlock <i>et al.</i> (1993)
Guayape	Central Chortís/ Eastern Chortís	Left strike-slip Cenozoic	Rogers <i>et al.</i> (2007a)
Siuna suture	Eastern Chortís/ Siuna	Mesozoic	Venable (1994)
Murciélago	Santa Elena/ Southern Chortís	Mesozoic	Meschede <i>et al.</i> (1988)
Palestina	Antioquia	Reverse-sinistral (left lateral) Mesozoic	Paris <i>et al.</i> (2000)
San Jerónimo	Antioquia/Arquíá Quebradagrande	Mesozoic	Kennan and Pindell (2009)
Silvia-Pijao (Romeral Fault System)	Arquíá/ Quebradagrande	Reverse-dextral (right lateral) Mesozoic	Paris <i>et al.</i> (2000) Kennan and Pindell (2009)
Atrato	Choco	Mesozoic	Kennan and Pindell (2009)
Buenaventura	Gorgona	Mesozoic	Kennan and Pindell

			(2009)
Pinar	Guaniguanico	Strike-slip	Pszczolkowski (1999)
La Trocha	Escambray	Sinistral strike-slip	Pindell <i>et al.</i> (2005)
Bonao-La Guácara	Duarte	Mesozoic	Lewis <i>et al.</i> (2002)
La Española	Loma Caribe	Mesozoic	Lewis <i>et al.</i> (2002)

2.2 Geological characters

Based on published studies (Table 2), we defined 41 geological characters which were coded as binary characters (Table 3).

Table 2 Published studies consulted by country and tectonostratigraphic terrane

Reference	Country / Tectonostratigraphic terrane
Paris <i>et al.</i> (2000); Lewis <i>et al.</i> (2002); Rodríguez <i>et al.</i> (2007); Kennan and Pindell (2009).	Colombia / Gorgona, Arquía, Quebradagrande, Antioquia, Chocó.
Meschede <i>et al.</i> (1988); Singer <i>et al.</i> (1990); Giunta <i>et al.</i> (1996); Meschede and Frisch (1998); Nelson and Nietzen (2000); Cuevas <i>et al.</i> (2003); Tournon and Bellon (2009).	Costa Rica / Santa Elena, Esperanza, Matapalo.
Renne <i>et al.</i> (1989); Somin <i>et al.</i> (1992); García-Casco <i>et al.</i> (2001); Cobiella-Reguera (2003); Cuevas <i>et al.</i> (2003); Lapierre <i>et al.</i> (2004); Schneider <i>et al.</i> (2004); García-Casco <i>et al.</i> (2006).	Cuba / Pinos, Escambray, Guaniguanico.
Lewis <i>et al.</i> (2002); Cuevas <i>et al.</i> (2003).	Dominican Republic / Duarte, Maimón, Loma Caribe.
Venable (1994); Viland and Henry (1996); Nelson and Nietzen (2000); Rogers and Mann (2007); Rogers <i>et al.</i> (2007a,b).	Honduras, Nicaragua / Siuna, Eastern Chortís, Central Chortís, Southern Chortís.
Elías-Herrera (1989); Sedlock <i>et al.</i> (1993); Rogers and Mann (2007); Rogers <i>et al.</i> (2007a, b); Silva-Romo (2008); Clark and Fitch (2009); Silva-Romo and Mendoza-Rosales (2009).	Mexico, Guatemala, Belize / Chatino, Zapoteco, Cuicateco, Maya, Mixteco, Náhuatl.

Table 3. Geological characters and their states

Characters	States
Precambrian basement igneous rocks	absent (0), present (1)
Paleozoic basement igneous rocks	absent (0), present (1)
Mesozoic basement igneous rocks	absent (0), present (1)
Precambrian basement metamorphic rocks	absent (0), present (1)
Paleozoic basement metamorphic rocks	absent (0), present (1)
Precambrian basement metasedimentary rocks	absent (0), present (1)
Paleozoic basement metasedimentary rocks	absent (0), present (1)
Mesozoic basement metasedimentary rocks	absent (0), present (1)
Basement origin	continental (0), oceanic (1)
Gondwana elements (continental crust)	absent (0), present (1)
Subduction complexes and suture belts	absent (0), present (1)
Intraoceanic (paleo-Pacific) island arc complex	absent (0), present (1)
Proto-Caribbean elements (transitional to oceanic crust)	absent (0), present (1)
Bouguer anomalies	positive (0), negative (1)
Paleozoic blueschist facies	absent (0), present (1)
Mesozoic blueschist facies	absent (0), present (1)
Precambrian greenschist facies	absent (0), present (1)
Paleozoic greenschist facies	absent (0), present (1)
Mesozoic greenschist facies	absent (0), present (1)
Precambrian amphibolite facies	absent (0), present (1)
Paleozoic amphibolite facies	absent (0), present (1)
Mesozoic amphibolite facies	absent (0), present (1)
Precambrian granulite facies	absent (0), present (1)
Paleozoic eclogite facies	absent (0), present (1)
Mesozoic eclogite facies	absent (0), present (1)
Paleozoic coverage intrusive rocks	absent (0), present (1)
Mesozoic coverage intrusive rocks	absent (0), present (1)
Cenozoic coverage intrusive rocks	absent (0), present (1)
Paleozoic coverage extrusive rocks	absent (0), present (1)
Mesozoic coverage extrusive rocks	absent (0), present (1)
Cenozoic coverage extrusive rocks	absent (0), present (1)
Paleozoic coverage detritic sedimentary rocks	absent (0), present (1)
Mesozoic coverage detritic sedimentary rocks	absent (0), present (1)
Cenozoic coverage detritic sedimentary rocks	absent (0), present (1)
Paleozoic coverage non detritic sedimentary rocks	absent (0), present (1)
Mesozoic coverage non detritic sedimentary rocks	absent (0), present (1)
Ophiolites	absent (0), present (1)
Mylonites	absent (0), present (1)
Volcanogenic massive sulphide	absent (0), present (1)
Porphyry copper	absent (0), present (1)
Volcanogenic iron	absent (0), present (1)

2.3 Analysis

We constructed a $r \times c$ matrix, where the rows (r) represent tectonostratigraphic terranes and the columns (c) represent geological characters (Appendix 1). Each matrix entry is '1' when a given geological character is present and '0' if it is absent. A '?' is included in case of doubtful occurrence in some tectonostratigraphic terrane. As an external area or outgroup we used the North American tectonostratigraphic terrane (Sedlock *et al.*, 1993), in order to root the resulting cladogram(s). We performed a parsimony analysis on this data matrix using NONA (Goloboff, 1998) through Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999), with the heuristic search option (tree bisection and reconnection, 100 replications). A strict consensus tree is calculated if more than one most parsimonious cladogram is found.

3. Results and Discussion

The cladistic analysis produced two most parsimonious geological area cladograms with 131 steps, a consistency index of 0.30 and a retention index of 0.52. The strict consensus cladogram had 135 steps, a consistency index of 0.29 and a retention index of 0.50 (Fig. 2).

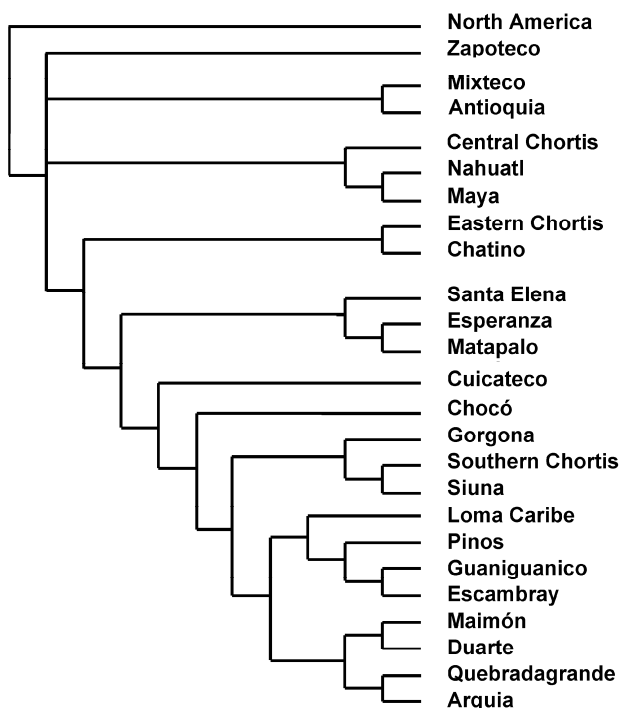


Figure 2. Strict consensus geological area cladogram obtained from two equally parsimonious cladograms. The vertical line indicates allochthonous tectonostratigraphic terranes (except the Cuicateco terrane) grouped as a monophyletic group.

In the basal part of the geological cladogram all the tectonostratigraphic terranes with the exception of the Náhuatl terrane correspond to continental old-aged basements terranes. Three smaller monophyletic clades are identified: the Mixteco-Antioquia clade, the Central Chortís-Náhuatl-Maya clade and the eastern Chortís-Chatino clade. The first two clades resemble the breaking up of Rodinia that left western South America facing the Iapetus Ocean during early Paleozoic and according to Kennan and Pindell (2009), terranes now in Mexico and Central America, such as Chortís, Yucatan and Oaxaquia rimmed northern South America. The current geographical distance between some of these terranes reflects a history of fragmentation and agrees with Howell *et al.*'s (1985) definition of tectonostratigraphic terranes: "the basic characteristic of terranes is that the present spatial relations are not compatible with the inferred geologic histories". The placement of the Náhuatl terrane in this group could be partially explained by contradictory information about it. The Náhuatl terrane is recorded in the geological literature as continental (Elías-Herrera, 1989) and/or oceanic crust accreted to the western margin of Mexico (Centeno-García *et al.*, 1993; Sedlock *et al.*, 1993; Rogers and Mann, 2007).

In the group of tectonostratigraphic terranes indicated by the vertical line (Fig. 2) all but Cuicateco correspond to allochthonous terranes (Fig. 3). The allochthonous nature of these terranes has been independently and locally pointed out by different authors: Santa Elena, Esperanza and Matapalo (Meschede *et al.*, 1988); Siuna (Venable, 1994); Pinos, Guaniguanico and Escambray (García-Casco *et al.*, 2001); Loma Caribe, Maimón and Duarte (Lewis *et al.*, 2002); and Chocó, Gorgona, Quebradagrande and Arquía (Kennan and Pindell, 2009). The latter authors are the only ones presenting their results in the larger frame of the origin and evolution of the Caribbean plate. We retrieved the group of terranes having an allochthonous origin as a whole and corroborated them as a monophyletic group. The hierarchy implicit in the results let us to test the terrane

relationships proposed earlier by local studies. The Santa Elena, Esperanza and Matapalo clade keeps these terranes as the Complex described in Meschede *et al.* (1988), but now it is located hierarchically in a larger geographical context. The Cuban terranes and some of the Dominican and Colombian terranes also remain together as smaller monophyletic groups.

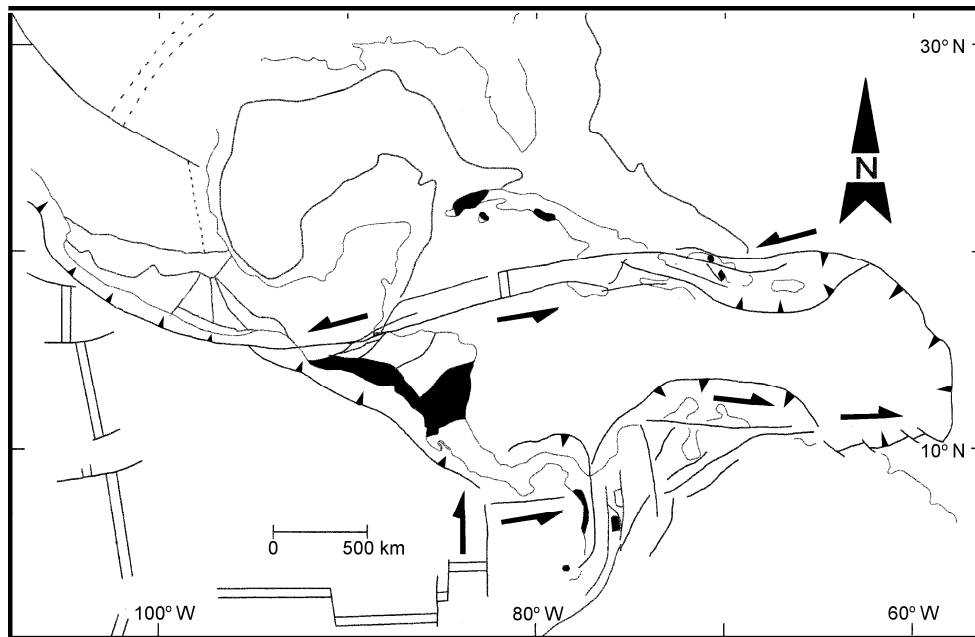


Figure 3. Allochthonous tectonostratigraphic terranes in the Caribbean shown in black. All but the Cuban terranes are of oceanic origin.

The three Cuban terranes (Pinos, Guaniguanico and Escambray) though allochthonous are of a continental origin and the Pinos terrane, could be related to the opening of the Yucatan basin (García-Casco *et al.*, 2001; Schneider *et al.*, 2004). The metamorphic history of the Guaniguanico and Escambray terranes suggests the subduction/accretion of the Yucatan margin beneath the Cretaceous Great Arc of the Caribbean (García-Casco *et al.* 2001). A part of the Cuicateco terrane (the Chivillas Formation) has been related to the final stage of the opening of the Mexican Gulf and has been postulated to be of a continental origin (Mendoza-Rosales *et al.*, 2010).

The remaining allochthonous terranes placed into this clade (vertical line in Fig. 2) have an oceanic origin and their accretion to the continental margins is related to the northeast-east motion of the Caribbean plate. Given the topology of the cladogram in general and the placement of the South American terranes in particular, our results agree roughly with a Pacific origin for the Caribbean plate. According to Kennan and Pindell (2009), only Pacific-origin models for the Caribbean can explain adequately the geology of northwestern South America. The accretion of multiple arc fragments to western Ecuador and Colombia exemplifies this.

We assumed herein a Pacific origin of the Caribbean plate as our paleogeographical hypothesis which implies fragmentation of ancestral areas (the volcanic arcs formed and drifted along with the northeastern motion of the plate). The results obtained demonstrate that the cladistic analysis of geological characters can produce a coherent historical hypothesis, one that is easy to test using more or a different set of geological characters. Cladistic analysis uses the principle of parsimony to arrive at a preferred hypothesis based on empirical data which minimizes *ad hoc* explanations of similarities between terranes thereby shifting research directions away from a concern with process theories and discussion of models (Young, 1995).

We conclude that the cladistic method represents a promising analytical tool for historical geology and a promising common language to be used for comparison of geological and biogeographical results. Geology and biogeography are both parts of natural history, and represent the independent and dependent variables, respectively, in a cause-effect relationship. They can be reciprocally illuminated through the common language of nested sets, i.e., hierarchical systems of sets and subsets united by shared derived characters or synapomorphies. We agree with Rosen (1978: 187) who stated, more than three decades ago, that “taxonomists should be encouraged to continue to organize their data cladistically, and geologists should be encouraged to begin”. Our analysis contributes to this end.

Acknowledgments

The senior author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and CONACyT for economic support through doctoral grant 93841. David M. McHenry made useful suggestions to improve the English of the manuscript.

References

- Burkart, B., 1983. Neogene North American-Caribbean plate boundary across northern Central America: offset along the Polochic fault. *Tectonophysics* 99, 251–270.
- Centeno-García, E., Ruíz, J., Coney, P., Patchett, P., Ortega-Gutiérrez, F., 1993. Guerrero Terrane of Mexico; its role in the southern cordillera from new geochemical data. *Geology* 21, 419-422.
- Clark, K.F., Fitch, D.C., 2009. Evolución de los depósitos metálicos en el tiempo y el espacio en México. University of Texas at El Paso, Texas.
- Cobiella-Reguera, J., 2003. El paleomargen pasivo Mesozoico de la América del norte en Cuba. *Minería y Geología* 1-2, 6-18.
- Craw, R., 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology* 37, 291-310.
- Cuevas Ojeda, J.L., Díaz Larrinaga, L.A., Polo González, B., 2003. Mapas generalizados de las anomalías gravimétricas del Caribe occidental y América Central. Taller del Proyecto 433 del PICG/UNESCO, Tectónica de placas del Caribe, La Habana.
- Elías-Herrera, M., 1989. Geología Metamórfica del área de San Lucas del Maíz, Estado de México. *Boletín del Instituto de Geología* 105. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Elías-Herrera, M., Ortega-Gutiérrez, F., 2002. The Caltepec fault zone: An Early Permian dextral transpressional boundary between the Proterozoic Oaxacan

- and Paleozoic Acatlán complexes, southern Mexico and regional tectonic implications. *Tectonics* 21, 4-19.
- Freeland, G.L., Dietz, R.S., 1971. Plate tectonic evolution of the Caribbean region. *Nature* 232, 20-23.
- García-Casco, A., Torres-Roldán, R.L., Millán, G., Monié, P., Haissen, F., 2001. High-grade metamorphism and hydrous melting of metapelites in the Pinos terrane (W Cuba): Evidence for crustal thickening and extension in the northern Caribbean collisional belt. *Journal of Metamorphic Geology* 19, 699-715.
- García-Casco, A., Torres-Roldán, R.L., Iturralde-Vinent, M.A., Millán, G., Núñez Cambra, K., Lázaro, C., Rodríguez Vega, A., 2006. High pressure metamorphism of ophiolites in Cuba. *Geologica Acta* 4, 63-88.
- Giunta, G., Navarro, E., Beccaluva, L., Bellia, S., Comin-Chiaramonti, P., Dengo, G., Montero, W., Urbani, F., Carnemolla, S., 1996. Geología de las márgenes de la placa del Caribe: Generalidades en Guatemala, Costa Rica, La Española y resultados preliminares del análisis de una transversal en la cordillera de la costa de Venezuela. *Revista Geológica de América Central* 19/20, 7-28.
- Goloboff, P., 1998. NONA ver. 2.0: http://www.cladistics.com/about_nona.htm.
- Howell, D.G., Jones, D.L., Schermer, E.R., 1985. Tectonostratigraphic terranes of the Circum-Pacific region. In: Howell, D.G. (Ed.), *Tectonostratigraphic terranes of the Circum-Pacific region: Circum-Pacific Council for Energy and Mineral Resources. Earth Science Series* 1, 3-30.
- Iturralde-Vinent, M.A., MacPhee, R.D.E., 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238, 1-95.
- Kennan, L., Pindell, J., 2009. Dextral shear, terrane accretion and basin formation in the Northern Andes: Best explained by interaction with a Pacific-derived Caribbean Plate. In: James, K., Lorente, M.A., Pindell, J. (Eds.), *The geology and evolution of the region between North and South America. Geological Society of London Special Publications* 328, 487-531.

- Le Pichon, X., 1968. Sea-floor spreading and continental drift. *Journal of Geophysical Research* 73, 3661-3697.
- Lewis, J.F., Escuder Viruete, J., Hernaiz Huerta, P.P., Gutiérrez, G., Draper, G., Pérez-Estaún, A., 2002. Subdivisión geoquímica del Arco Isla Circum-Caribeño, Cordillera Central Dominicana: Implicaciones para la formación, acreción y crecimiento cortical en un ambiente intraoceánico. *Acta Geológica Hispánica* 37, 81-122.
- Malfait, B., Dinkelman, M., 1972. Circum-Caribbean tectonics and igneous activity and the evolution of the Caribbean plate. *Geological Society of America Bulletin* 83, 251- 272.
- Mendoza-Rosales, C.C., Centeno-García, E., Silva-Romo, G., Campos-Madriral, E., Bernal, J.P., 2010. Barremian rift-related turbidites and alkaline volcanism in southern Mexico and their role in the opening of the Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters* 295, 419-434.
- Meschede, M., Frisch, W., Sick, M., 1988. Interpretación geodinámica de los complejos ofiolíticos de Costa Rica. *Revista Geológica de América Central* 8, 1-17.
- Meschede, M., Frisch, W., 1998. A plate-tectonic model for the Mesozoic and early Cenozoic history of the Caribbean plate. *Tectonophysics* 296, 269-291.
- Meyerhoff, A.A., Meyerhoff, H.A., 1972. Continental drift IV: The Caribbean "plate". *Journal of Geology* 80, 34-60.
- Morrone, J. J., 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. New York, NY: Columbia University Press.
- Nelson, C.E., Nietzen, F., 2000. Metalogenia de oro y cobre en América Central. *Revista Geológica de América Central* 23, 25-41.
- Nixon, K.C., 1999, WINCLADA: http://www.cladistics.com/about_winc.htm.
- Padilla, D.N., Halffter, G., 2007. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana (n.s)* 23, 73-108.

- Paris, G., Machette, M.N., Dart, R.L., Haller, K.M., 2000. Map and database of Quaternary faults and folds in Colombia and its offshore regions. U.S. Geological Survey Open-File Report 00-0284.
- Pindell, J.L., Barrett, S.F., 1990. Geological evolution of the Caribbean region: A plate-tectonic perspective. In: Dengo, G., Case, J.E. (Eds.), *The Caribbean region*. Boulder, Colorado, Geological Society of America, *Geology of North America v. H*, 405-432.
- Platnick, N.I., Nelson, G., 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27, 1-16.
- Pszczolkowski, A., 1999. The exposed passive margin of North America in western Cuba. In: Mann, P. (Ed.), *Caribbean basins. Sedimentary basins of the world*. Elsevier Science B. V. Amsterdam.
- Renne, P.R., Mattinson, J.M., Hatten, C.W., Somin, M., Onstott, T.C., Millán, G., Linares, E., 1989. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ and U-Pb evidence for late Proterozoic (Grenville-Age) continental crust in North-Central Cuba and regional tectonic implications. *Precambrian Research* 42, 325-341.
- Rexová, K., Frynta, D., Zrzavý, J., 2003. Cladistic analysis of languages: Indo-European classification based on lexicostatistical data. *Cladistics* 19, 120-127.
- Rodríguez, G., González H., Zapata, G., 2007. Complejo El Retiro, cordillera Central. *Boletín de Ciencias de la Tierra* ISSN 0120-3630 Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Minas.
- Rogers, R.D., Mann, P., 2007. Transtensional deformation of the western Caribbean-North America plate boundary zone. In: Mann, P. (Ed.), *Geologic and Tectonic Development of the Caribbean Plate in Northern Central America*. Geological Society of America Special Paper 428, 37-64.
- Rogers, R.D., Mann, P., Emmet, P., 2007a. Tectonic terranes of the Chortis block based on integration of regional aeromagnetic and geologic data. In: Mann, P. (Ed.), *Geologic and Tectonic Development of the Caribbean Plate in Northern Central America*. Geological Society of America Special Paper 428, 65-88.

- Rogers, R.D., Mann, P., Scott, R., Patino, L., 2007b. Cretaceous intra-arc rifting, sedimentation, and basin inversion in east-central Honduras. In: Mann, P. (Ed.), *Geologic and Tectonic Development of the Caribbean Plate in Northern Central America*. Geological Society of America Special Paper 428, 89-128.
- Rosen, D.E., 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27, 159-188.
- Rosen, D.E., 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72, 636-659.
- Schneider, J., Bosch, D., Monié, P., Guillot, S., García-Casco, A., Lardeaux, J.M., Torres-Roldán, L., Millán Trujillo, G., 2004. Origin and evolution of the Escambray Massif (Central Cuba): An example of HP/LT rocks exhumed during intraoceanic subduction. *Journal of metamorphic Geology* 22, 227-247.
- Schuh, R. T., Brower, A. V. Z., 2009. *Biological systematics: Principles and applications*. Second edition. Cornell University Press, New York.
- Sedlock, R.L., Ortega-Gutiérrez, F., Speed, R.C., 1993. Tectonostratigraphic terranes and tectonic evolution of México. Geological Society of America Special Paper 278, 153 p.
- Silva-Romo, G., 2008. Guayape-Papalutla fault system: A continuous Cretaceous structure from southern Mexico to the Chortís block? Tectonic implications. *Geology* 36, 75-78.
- Silva-Romo, G., Mendoza-Rosales, C.C., 2009. Evaluación geológica de los modelos para el truncamiento cenozoico del sur de México: Erosión por subducción y *detachment* del bloque Chortís. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26, 165-176.
- Singer, D.A., Page, N.J., Bagby, W.C., Cox, D.P., Ludington, S., 1990. Evaluación de los recursos minerales de Costa Rica. *Revista Geológica de América Central* 11, 1-25.

- Somin, M.L., Arakelyants, M.M., Kolesnikov, E.M., 1992. Age and tectonic significance of high-pressure metamorphic rocks of Cuba. *International Geology Review* 34, 105-118.
- Tournon, J., Bellon, H., 2009. The southern Central America puzzle: Chronology and structure a review. *Revista Geológica de América Central* 40, 11-47.
- Venable, M., 1994. A geological, tectonic, and metallogenetic evaluation of the Siuna terrane [Ph.D. thesis]. Tucson, University of Arizona.
- Viland, J.C., Henry, B., 1996. Late Jurassic deformation in Honduras. Proposals for a revised regional stratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences* 9, 153-160.
- Wiley, E. O., Lieberman, B. S., 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematic*. Second edition, Wiley, New York.
- Young, G. C., 1986. Cladistic methods in Paleozoic continental reconstruction. *Journal of Geology* 94, 523-537.
- Young, G. C., 1990. Devonian vertebrate distribution patterns, and cladistic analysis of palaeogeographic hypotheses. In: McKerrow, W. S., Scotese, C. R. (Eds.), *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society Memoir, 243-255.
- Young, G. C., 1995. Application of cladistics to terrane history-parsimony analysis of qualitative geological data. *Journal of Southeast Asian Earth Science* 11, 167-176.
- Young, G. C., 2010. Analytical methods in palaeobiogeography, and the role of early vertebrate studies. *Palaeoworld* 19, 160-173.

Appendix 1
 Matrix of Tectonostratigraphic terranes x Geological characters

Terranes	Geological characters
North America	10010000000000001001001001101111101100?10
Náhuatl	00100000111100000100000000110111110100?11
Mixteco	01000000010000100000100101101011110111000
Zapoteco	00010100010000001000001000000011111101?01
Cuicateco	00100000100010000000000000100100100011?01
Chatino	00001011010000000010000000010000010001?00
Maya	00011000011000000100100001111101110110?11
Central Chortís	00011000010000001111110000110110100100010
Southern Chortís	001000001001010000000000000010010000000?00
Eastern Chortís	00000011000010000010000000110010100100?00
Siuna	00100000101101000000000000110100100000?10
Santa Elena	00100000101000000000010000100100100110100
Matapalo	00100000101000000000010000100010000110100
Esperanza	00100000101000000000010000000010000110100
Antioquia	00011000000001101101100000100001100011000
Arquíá	10000011100101110110110111000000000011000
Quebradagrande	00100001100101100000000100000100100111000
Chocó	0010000010010000000000000000100100010?00
Gorgona	0010000010010000000000000000100000000?00
Pinos	00100000000100010000000000100100000000?00
Escambray	00100000000100010010000010100100000010000
Guaniguanico	00100000000100010000000010100100000010001
Duarte	00100000100100000010010000000000000011?10
Maimón	00100000100100000010010000000100000011?00
Loma Caribe	00100000100100000000000000100000000010?01



Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa

AMPARO ECHEVERRY and JUAN J. MORRONE*

Museo de Zoología ‘Alfonso L. Herrera’, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70-399, 04510 Mexico DF, Mexico

Received 21 March 2010; revised 8 June 2010; accepted for publication 8 June 2010

To demonstrate that parsimony analysis of endemism (PAE) can be a method implementing the panbiogeographic approach, we analyzed two data matrices of 40/38 biogeographic provinces \times 148 plant species from the Caribbean subregion of the Neotropical region, one where taxa are represented by individual tracks and the other where taxa are represented by single sample localities. We obtained six generalized tracks resulted from the PAE of the areas \times individual tracks matrix, and one generalized track from the PAE of the areas \times single sample localities matrix, with the latter nested within the former tracks. The results obtained show that PAE works as a panbiogeographical tool if it is based on an areas \times individual tracks matrix. When performed in this way, PAE retrieves spatial information that is lost when it is based on an areas \times single sample localities matrix, raising doubts regarding the conclusions derived from this latter type of analysis. © 2010 The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, **101**, 961–976.

ADDITIONAL KEYWORDS: evolutionary biogeography – primary biogeographic homology – systematic biogeography – vicariance.

INTRODUCTION

Parsimony analysis of endemism (PAE) was proposed by Rosen & Smith (1988) in a paleontological context, involving the distributions of taxa from sampling localities in different geological horizons. PAE was originally applied to determine relations among sampling localities, through the analysis of a presence/absence distributional data taxa matrix, in which taxa are taken as the characters (i.e. in a direct analogy with phylogenetic systematics) to be analyzed using a parsimony algorithm. This method has been since then applied to different geographic units (e.g. localities: Rosen, 1988; previously delimited areas of endemism: Craw, 1988a, Cracraft, 1991; quadrats: Morrone, 1994) and for reaching different goals (e.g. to determine relations among different geographic

units: Cracraft, 1991; Da Silva & Oren, 1996; Morrone, 1998; to identify areas of endemism: Morrone, 1994; Watanabe, 1998; Ippi & Flores, 2001; to classify biogeographic provinces: Morrone *et al.*, 1999; Espinosa-Organista *et al.*, 2000; to detect generalized tracks: Luna-Vega *et al.*, 2000; Morrone & Márquez, 2001).

As a panbiogeographical tool the history of PAE is somewhat tangled. Craw (1989b) described PAE as an area cladogram method and compatibility track analysis as a track method, considering that both were methods of quantitative panbiogeography. Morrone & Crisci (1995) and Crisci, Katinas & Posadas (2003) treated PAE as an independent approach, not being part of panbiogeography, considering only connectivity and incidence matrices (Page, 1987) and track compatibility analysis (Craw, 1988a, b, 1989a, b) as quantitative panbiogeographic procedures. Smith (1992: 265) stated that ‘In effect PAE is a method of nesting panbiogeographical tracks into a hierarchical scheme’. Craw, Grehan & Heads (1999)

*Corresponding author.
E-mail: juanmorrone2001@yahoo.com.mx

included PAE among other quantitative panbiogeographic methods. Harold & Mooi (1994) and Morrone (2001) argued that areas of endemism are equivalent to generalized tracks, where 'areas of endemism are fundamentally historical entities, not distributional ones, and their definition should take history into account' (Harold & Mooi, 1994: 262). Grehan (2003) considered PAE as one of the analytical methods in panbiogeographical analyses. Morrone (2004a, 2005, 2009) considered that panbiogeography, including PAE as a quantitative method, allows the identification of primary biogeographical homology, which represents a conjecture on a common biogeographical history and can be used to identify biotic components under a panbiogeographical approach. Nihei (2006) aimed to demonstrate that the original formulation of PAE provides an insightful method for inferring historical patterns, meaning, by original PAE, the dynamic approach that led to an analysis of the biota throughout space and time, as opposed to the static approach that excludes the temporal component basing the analysis on a single geological horizon. Garzón-Orduña, Miranda-Esquivel & Donato (2008: 910) concluded: 'we stress that PAE can be used in the same way as a panbiogeographic approach, to define a primary biogeographical homology (Morrone, 2001), but its use as a test or assessment of biogeographical history is misleading'.

The objectives of the present study are three-fold: (1) to set the position of PAE within the taxonomy of evolutionary biogeographic approaches; (2) to provide a step-by-step description of its algorithm to make it conceptually and methodologically consistent with the principles of panbiogeography, as originally formalized by Croizat (1958, 1964); and (3) to compare the results from PAE when it is performed based on a matrix of areas \times single sample localities versus a matrix of areas \times individual tracks, aiming to determine how much is gained in terms of spatial information. We intend to show that PAE works as a panbiogeographical tool allowing the generation of testable historical hypotheses of area relationships.

MATERIAL AND METHODS

AREA

The area analyzed essentially corresponds to that which Morrone (2004b, 2006) defined as the Caribbean subregion, based on distributional biogeographic analyses of plant and animal taxa. The Caribbean subregion extends through southern Mexico, Central America, Greater and Lesser Antilles, and northwestern South America. As operational geographical units for the analysis, biogeographic provinces belonging to this subregion, as well as those situated

next to its northern and southern limits, were considered (Fig. 1). These biogeographic provinces are assumed to represent natural units or areas of endemism based on previous panbiogeographic and cladistic analyses, integrated into a single model of hierarchically arranged biogeographic areas (Morrone, 2004a, 2006). The use of pre-defined areas of endemism, however, must be taken as an operational shortcut because the results obtained in the cladogram must be always confirmed by going back to the map and drawing the individual tracks that support a given area relationship, aiming to ensure that such a relationship is not an artefact of the analysis.

TAXA

We analyzed 148 vascular plant species, belonging to the families Araceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Aspleniaceae, Bromeliaceae, Dryopteridaceae, Lauraceae, Leguminosae, Meliaceae, Orchidaceae, Piperaceae, Poaceae, Rubiaceae, and Urticaceae. These taxa are distributed in the area of study and represent a good sample of the biological diversity of the area. It includes palms, ferns, epiphytes, shrubs, trees, and grasses. Distributional data were taken from published monographs and revisionary studies (Pfeifer, 1966; Croat, 1975, 1983, 1997; Chase, 1986; Zuloaga, 1987; Zuloaga & Sendulsky, 1988; Taylor, 1989, 1992, 1994, 1997; Moran, 1991; Murakami & Moran, 1993; Sousa, 1993; van der Werff, 1993, 2002; Henderson, Galeano & Bernal, 1995; Salzman & Judd, 1995; Franco & Berg, 1997).

ALGORITHM

Léon Croizat's panbiogeography (1958, 1964) was a pioneering attempt to explore the potential of a graphical approach to biogeography (Craw *et al.*, 1999). Croizat's method was to plot distributions of organisms on maps and connect the disjunct distribution areas or collection localities with lines he termed tracks. Individual tracks for unrelated groups of organisms were then superimposed and, if they coincided (if they show substantial topological agreement), the resulting summary line was termed a generalized or standard track. A generalized track was interpreted by Croizat as indicating the preexistence of an ancestral biota that had subsequently become fragmented as a result of tectonic and/or climatic change (Morrone, 2009).

When PAE has been used to obtain generalized tracks (Luna-Vega *et al.*, 2001; Corona, Toledo & Morrone, 2007), the matrices analyzed were often based on areas \times taxa, with 'taxa' representing single sample localities. We postulate here that the

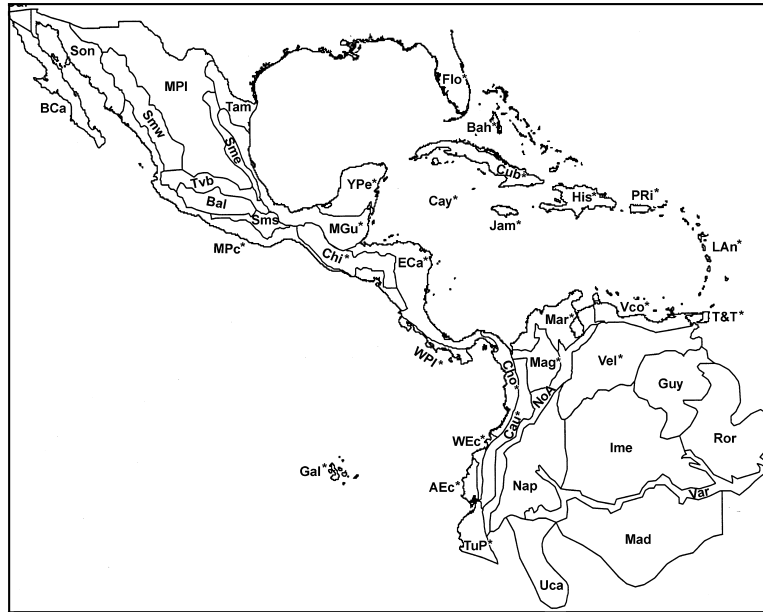


Figure 1. Provinces analyzed. Cal, California; BCa, Baja California; Son, Sonora; MPI, Mexican Plateau; Tam, Tamaulipas; Smw, Sierra madre occidental; Sme, Sierra madre oriental; Tvb, Transmexican volcanic belt; Bal, Balsas basin; Sms, Sierra madre del sur; *MPc, Mexican Pacific coast; *MGU, Mexican Gulf; *YPe, Yucatan Peninsula; Flo, Florida Peninsula; *Bah, Bahamas; *Cub, Cuba; *Cay, Cayman Islands; *Jam, Jamaica; *His, Hispaniola; *PRI, Puerto Rico; *LAN, Lesser Antilles; *T&T, Trinidad & Tobago; *Chi, Chiapas; *ECA, Eastern Central America; *WPI, Western Panamanian Isthmus; *Cho, Choco; *Mar, Maracaibo; *Vco, Venezuelan coast; *Mag, Magdalena; *Vel, Venezuelan Llanos; *Cau, Cauca; *WEc, Western Ecuador; *AEc, Arid Ecuador; *TuP, Tumbes Piura; *Gal, Galapagos Islands; NoA, North Andean paramo; Nap, Napo; Ime, Imeri; Guy, Guyana; Ror, Roraima; Var, Varzea; Mad, Madeira; Uca, Ucayali. Provinces marked with an asterisk (*) correspond to the Caribbean subregion.

interpretation of the resulting cladograms as generalized tracks may not be conceptually and methodologically consistent because they are not based on individual tracks. To use PAE as a panbiogeographic tool, it should take into account the basic panbiogeographic concept of the individual track. This would allow incorporation of the spatial component a priori, namely in the construction of the matrix before performing the parsimony analysis.

Because the panbiogeographic approach allows composite areas or nodes to be identified where single areas are involved in different generalized tracks, PAE with progressive character elimination (Luna-Vega *et al.*, 2000; García-Barros *et al.*, 2002) should be implemented. This modification of PAE means that, once the most parsimonious cladograms have been obtained, the individual tracks supporting the different clades are removed and the reduced matrix is analyzed to search for alternative clades supported by other individual tracks.

The algorithm implementing PAE as a panbiogeographic method comprises six steps (Fig. 2):

1. Construct individual tracks for different taxa, connecting the occurrence localities by a minimal

spanning tree, either manually or using any of the software available (Rojas-Parra, 2007; Liria, 2008; Cavalcanti, 2009).

2. Construct an $r \times c$ matrix, where the rows (r) represent geographic units and the columns (c) represent individual tracks (Morrone, 2004a, b). Each matrix entry is '1' when an individual track is present in or crosses a given geographical unit and '0' if it is absent or does not cross it. A '?' code may be included in case of doubtful occurrence in some geographical unit. Include a hypothetical area coded 0 for all columns in the data matrix to root the resulting cladogram(s).
3. Perform a parsimony analysis on this data matrix using any of the available programs (e.g. NONA: Goloboff, 1998; PAUP: Swofford, 2001). If more than one most parsimonious cladogram is found, construct a consensus tree.
4. Take as a generalized track any clade supported by at least two synapomorphic individual tracks shared by given geographic units.
5. Draw the supporting individual tracks to connect the geographic units identified as part of the same generalized track, and to determine the overlapping sectors in it. If some areas result in the

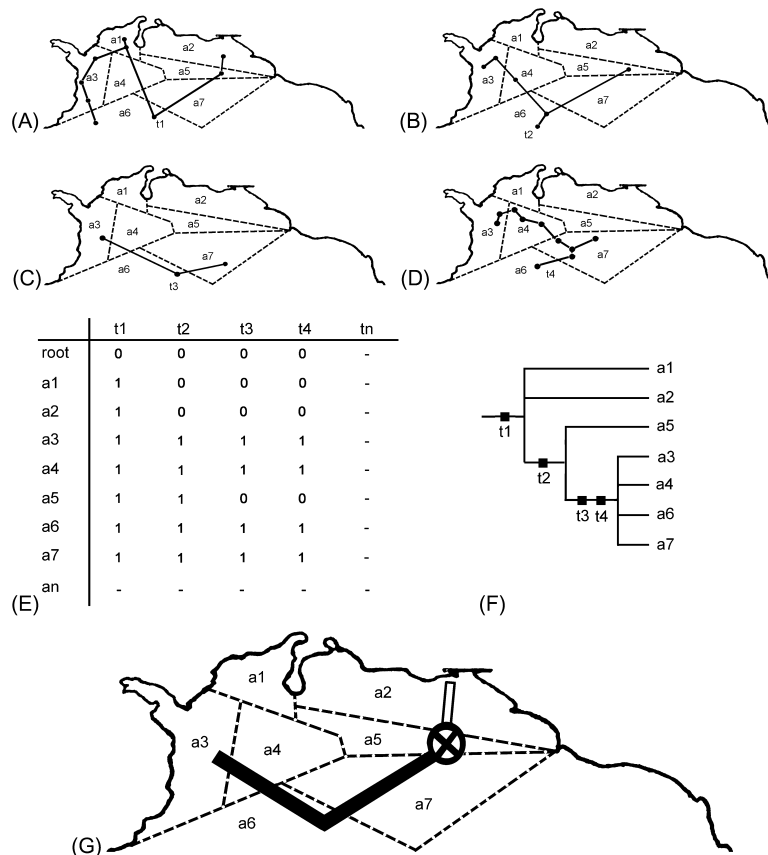


Figure 2. Algorithm comprising the required steps to make parsimony analysis of endemicity (PAE) an appropriate panbiogeographic tool. A, B, C, D, Individual tracks for different taxa; E, distribution areas \times individual tracks matrix; F, cladogram produced by PAE showing one generalized track; G, generalized tracks identified and node.

overlap of two or more generalized tracks, identify them as nodes.

- Remove from the matrix the synapomorphic individual tracks supporting the clades obtained previously and repeat steps 3–5 until no more individual tracks support any clade.

To undertake PAE, the algorithm described above was employed. Individual tracks for each species were constructed using TRAZOS (Rojas-Parra, 2007) as an extension of ARCVIEW GIS 3.2. Some individual tracks are shown in Figure 3. The data matrix of 40 geographic units \times 148 individual tracks is presented in the Appendix (Table A1). An alternative data matrix of the same 148 species but composed by 38 geographic units \times single sample localities, which was constructed to test the behaviour of individual tracks in PAE, is presented in the Appendix (Table A2). The cladistic analyses were carried out using NONA (Goloboff, 1998) through WINCLADA 1.00.08 (Nixon, 1999), with the heuristic search option (tree bisection and reconnection, 100 replications). Resulting tracks

(Figs 4, 5, 6) were drawn using Photoshop 7.0 (Adobe Systems Inc.).

RESULTS

The PAE of the geographic units \times individual tracks produced 100 cladograms, with 617 steps, a consistency index of 0.23 and a retention index of 0.65. The strict consensus cladogram had 674 steps, a consistency index of 0.21 and a retention index of 0.61. Six generalized tracks were identified (Figs 5F, 6K; Table 1). The generalized track identified from the geographic units \times single sample localities matrix, as well as the species that support it, are included as a nested track in the hierarchical scheme of the PAE based on the geographic units \times individual tracks matrix.

When the synapomorphic individual tracks (supporting the six generalized tracks obtained) were removed from the geographic units \times individual tracks matrix, and the reduced matrix was analyzed

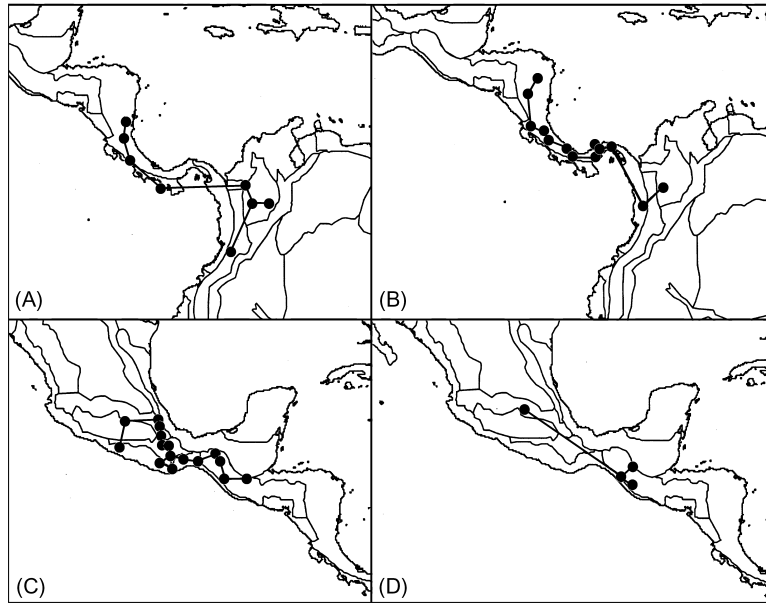


Figure 3. Four individual tracks out of 148 plant species included in this study. A, *Ocotea aurantiadora*. B, *Philodendron ligulatum*. C, *Anthurium andicola*. D, *Anthurium chiapasense*.

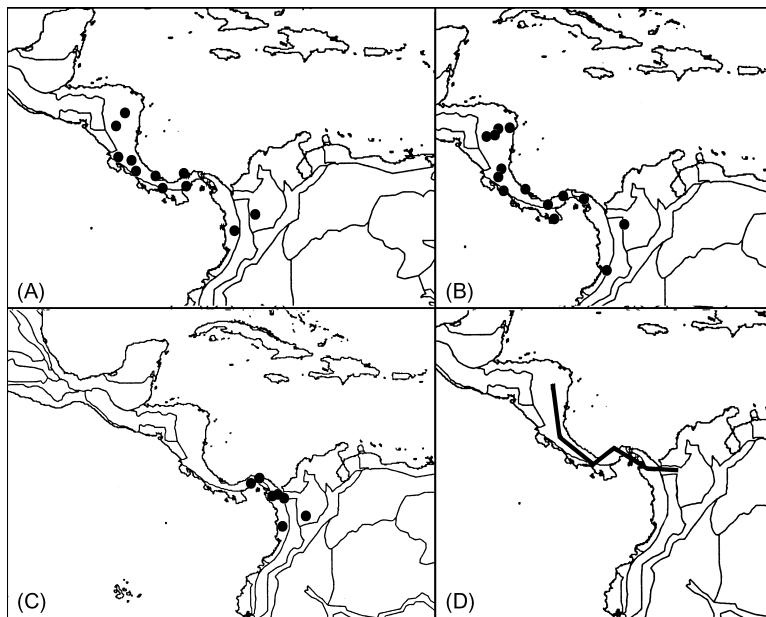


Figure 4. Species distribution (A, B, C) supporting the generalized track (D) identified by PAE from the areas \times single sample localities matrix. A, *Philodendron ligulatum*. B, *Inga goldmanii*. C, *Inga mucuna*. D, generalized track.

to search for alternative clades supported by other individual tracks, 200 most parsimonious cladograms, with 591 steps, a consistency index of 0.22 and a retention index of 0.64 were produced. The strict consensus cladogram had 692 steps, a consistency index of 0.19 and a retention index of 0.56. For this dataset, however, no additional generalized tracks were found.

The PAE for the single sample localities matrix produced 50 most parsimonious cladograms, with 635 steps, a consistency index of 0.23 and a retention index of 0.53. The strict consensus cladogram had 775 steps, a consistency index of 0.19 and a retention index of 0.40. One clade supported by three species defined one generalized track (Fig. 4D, Table 1).

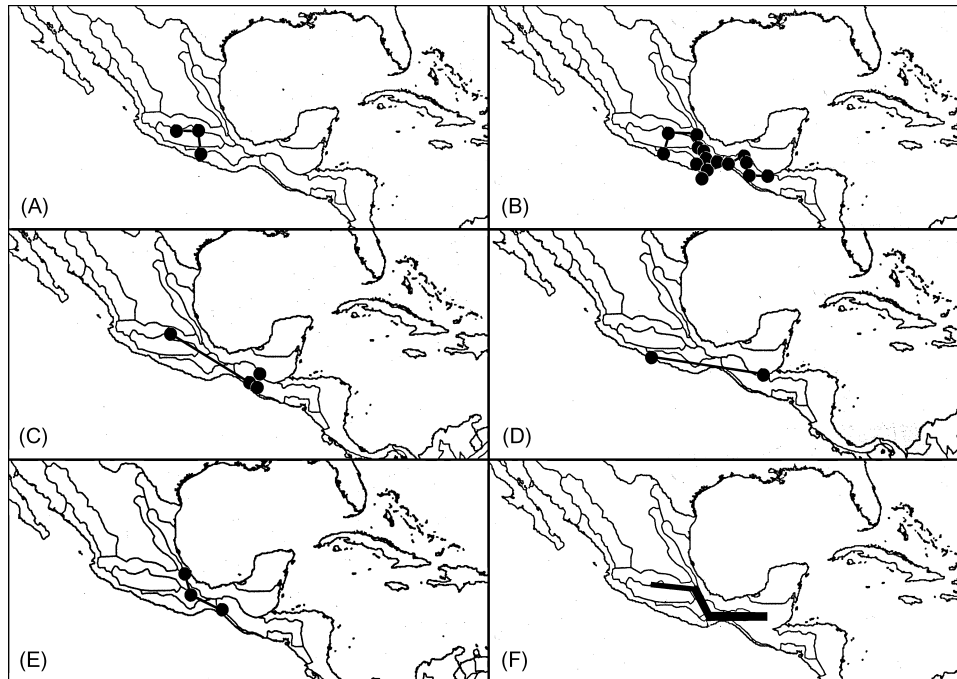


Figure 5. Species distribution (A, B, C, D, E) supporting the generalized tracks (F) identified by PAE from the areas \times individual tracks matrix. A, *Aristolochia tentaculata*. B, *Anthurium andicola*. C, *Anthurium chiapasense*. D, *Aristolochia bullata*. E, *Inga flexuosa*. F, two generalized tracks (with the thickest line representing the track nested within the other).

When the synapomorphic individual tracks (supporting the different clades) were removed from the single sample localities matrix, and the reduced matrix was analyzed to search for alternative generalized tracks supported by other individual tracks, 150 most parsimonious cladograms, with 630 steps, a consistency index of 0.23 and a retention index of 0.53 were produced. The strict consensus cladogram had 774 steps, a consistency index of 0.18 and a retention index of 0.39. No additional generalized tracks were found. Nonetheless, it is worth noting that two species (*Anthurium andicola* and *Ocotea auran-tiodora*) supporting two different clades (Tvb, Sms, MPc, MGU, Chi) and (Mag, Cau, Cho, ECa, WPI) were retrieved by the first run of PAE from the geographic units \times individual tracks matrix, along with additional supporting species, as can be seen in Figures 5A, B, C, D, E and 6A, B, C, D, E, F, G, H, I, J and Table 1.

DISCUSSION

PAE is a pattern-oriented method that uses a cladistic algorithm to analyze geographical patterns of distributions. As in cladistic biogeography, the recognition of congruent patterns of distribution among different taxonomic groups is in itself evidence that

they have resulted from the same major historical events, such as tectonics or climate change (Rosen & Smith, 1988). The possibility that the same pattern has arisen by chance becomes negligibly small as congruence increases (Nelson & Platnick, 1981: 503). Long before PAE or cladistic biogeography methods were developed, panbiogeography (Croizat, 1958, 1964) focused on the role of locality and place in the history of life. Its goal is to recover the importance of the geographical spatial information as a direct subject of analysis in biogeography. In panbiogeography, comparisons are spatial and homologous distributions can be identified through the track method (Craw *et al.*, 1999).

In the panbiogeographical implementation of PAE discussed in the present study, the spatial or geographical information is highlighted by the use of individual tracks (instead of single sample localities), as the source from which generalized tracks is recognized. In other words, when performed in this way, PAE captures the spatial information in the same manner that panbiogeography does, although it presents it in the hierarchy implicit in the cladograms. Generalized tracks represent congruent distributional patterns and therefore provide a hypothesis of primary biogeographic homology, which refers to a conjecture on a common biogeographic history by

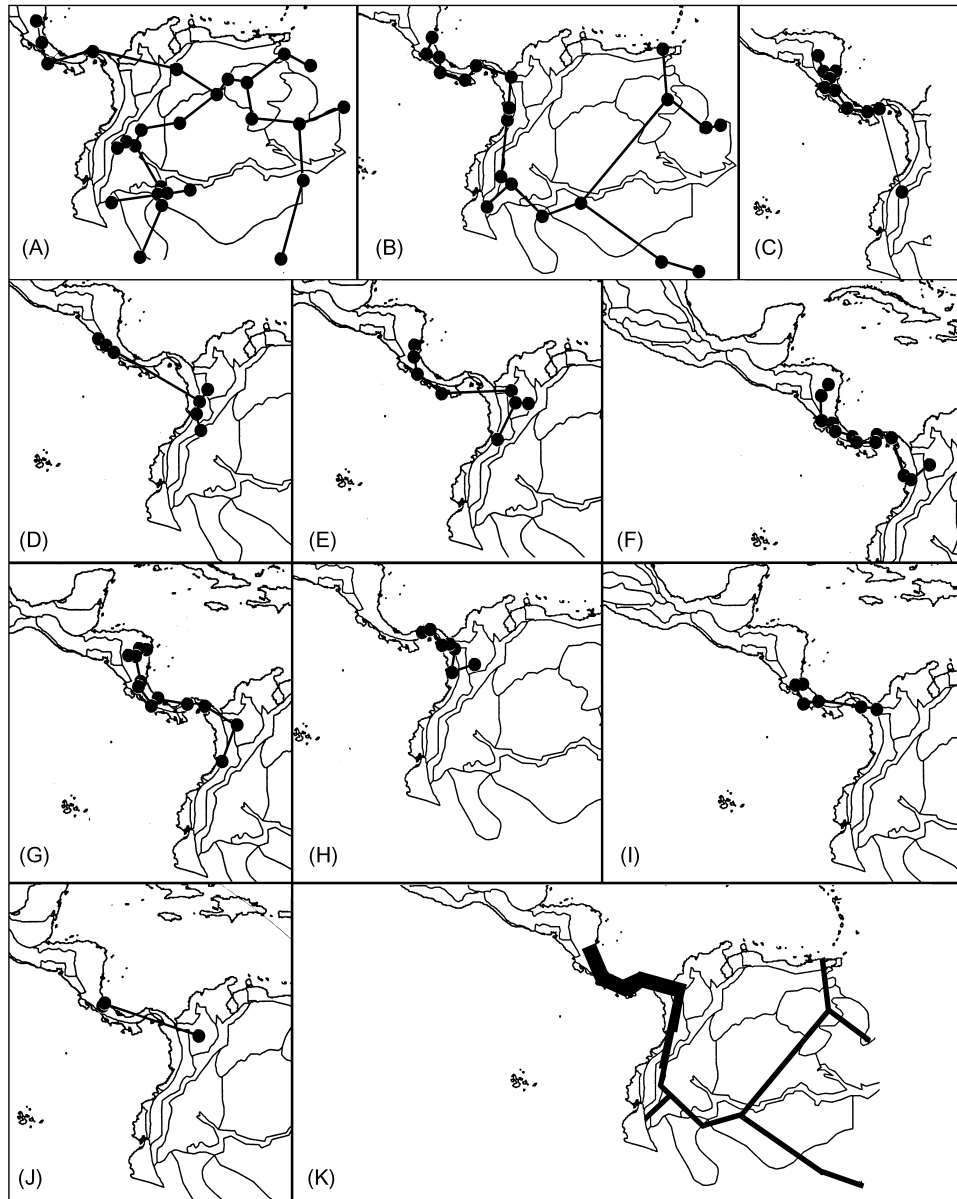


Figure 6. Species distribution (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J) supporting the generalized tracks (K, L) identified by PAE from the areas \times individual tracks matrix. A, *Inga alba*. B, *Inga sertulifera*. C, *Anthurium consobrinum*. D, *Inga sierrae*. E, *Ocotea aurantiodora*. F, *Philodendron ligulatum*. G, *Inga goldmanii*. H, *Inga mucuna*. I, *Anthurium clidemioides*. J, *Inga latipes*. K, four generalized tracks (with the relative thickness representing the three tracks nested within the other).

virtue of their ancestors occupying the same paleogeographic sector and being subjected to the same geological, geomorphological, and climatic changes (Craw *et al.*, 1999; Morrone, 2001, 2009). Homology, being essentially a comparative concept, where individual homology statements (distributions of individual taxa) interact with each other, the quantity of the data analyzed plays an important role, and it is desirable to have as many distributional data as possible to obtain better supported historical pat-

terns. As Rosen & Smith (1988: 289) stated '... although PAE seems, in the end, to settle for quantity rather than quality of data, the resultant cladograms do provide the best corroborated hierarchy of sample localities using available data on shared endemic taxa, and they therefore provide working hypotheses to be tested further'. This coincides with the evolutionary biogeographic approach (Morrone, 2009), where historical hypotheses of area relationships generated by panbiogeographical

Table 1. Comparison of parsimony analysis of endemism (PAE) performance from the geographic units x single sample localities matrix versus from the geographic units x individual tracks matrix

	PAE geographic units × single localities matrix	PAE geographic units × individual tracks matrix
Number of provinces involved in the resulting cladograms	4	22
Total number of generalized tracks identified	1	6
Total number of species supporting generalized tracks	3	15
Number of nested generalized tracks	0	4
Species supporting each generalized track and the provinces grouped by it	<i>Philodendron ligulatum</i> , <i>Inga goldmanii</i> , and <i>I. mucuna</i> (Mag, Cho, ECa, WPI)	<i>Aristolochia tentaculata</i> , <i>Anthurium andicola</i> , and <i>Anthurium chiapasense</i> (Bal, Tvb, Sms, MPc, MGu, Chi) <i>Aristolochia bullata</i> and <i>Inga flexuosa</i> (Sms, MPc, MGu, Chi)* <i>Inga alba</i> and <i>Inga sertulifera</i> (Uca, Ror, Ime, Var, Mad, Guy, Vel, Mar, Vco, Nap, NoA, Cau, Mag, Cho, ECa, WPI) <i>Anthurium consobrinum</i> and <i>Inga sierrae</i> (NoA, Cau, Mag, Cho, ECa, WPI)* <i>Ocotea aurantiadora</i> , <i>Philodendron ligulatum</i> , <i>Inga goldmanii</i> , and <i>Inga mucuna</i> (Cau, Mag, Cho, ECa, WPI)* <i>Anthurium clidemioides</i> and <i>Inga latipes</i> (Mag, Cho, ECa, WPI)*

*Represents the four generalized nested tracks. The first one is nested within the track shown in Fig. 5F and the last three are nested within the track shown in Fig. 6K.

methods might be tested using cladistic biogeographical methods in a further step within the same analysis. This also clarifies the aim of PAE, namely to help identify patterns (generalized tracks, congruent distributional data, primary biogeographic homology). Causal explanations lie beyond its scope and therefore is not a weakness *per se* (*contra* Garzón-Orduña *et al.*, 2008).

Criticisms of PAE as a historical method are based on two facts. First, it does not use phylogenetic information to infer area relationships (Humphries, 1989; Humphries & Parenti, 1999) and, second, it uses only distributional data to infer either area relationships (Nihei, 2006; Garzón-Orduña *et al.*, 2008) or to identify areas of endemism (Santos, 2005). Both criticisms have in common the idea that only phylogenetic information allows the incorporation of a temporal dimension to the analysis of area relationships (Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1987, 1988; Nelson & Ladiges, 1991, 1996; Page, 1994). Although it is hardly debatable that well supported phylogenies are a useful tool to infer area relationships, when lacking phylogenetic information, some studies have proposed indirect methods to incorporate a temporal dimension to PAE.

For example, Myers (1991: 24) suggested the use of different taxonomic levels to 'allow an interpretation of the history of space occupancy by lineages through geological time'. Cracraft (1991) independently applied this principle to impose some hierarchical structure to the raw data. Morrone & Márquez (2001) argued that the inclusion of supraspecific monophyletic groups, along with their specific taxa, would introduce cladistic information into the analysis. Porzecanski & Cracraft (2005) formally proposed a derived method, named cladistic analysis of distributions and endemism.

Criticizing PAE for its use of distributional data as the only information to infer area relationships is fundamentally based on misunderstandings of the primary literature. For example, Rosen & Smith (1988) noted that a direct reading of a PAE cladogram (from any given time plane) provides a hypothesis about the history of biotas and areas irrespective of the nature of the historical events evolved. As they stated '... since the nature of barriers and events cannot be specified from PAE alone, or in fact from any other analysis of presence/absence distributional data (such as cladistic biogeography or cluster analysis), and

since histories inferred from these methods cannot be used as rigorous tests of geological events, or vice versa, the main role of biogeographical analysis lies in making test-like comparisons with independently derived histories' (Rosen & Smith, 1988: 286). This contrasts with Garzón-Orduña *et al.* (2008: 904) who pointed out that '... its use has now been extended to reconstruct "area cladograms" and infer vicariance events'. Rosen & Smith (1988: 286) stated clearly that '... taken on their own, the PAE cladograms only provide historical hypothesis about biotas as represented at particular sample localities. Nevertheless, divergences in cladograms can be read as hypothetical vicariance events, and these imply that barriers to biotic exchange might have appeared somewhere in regions which lie between pairs of sister sample localities on each side of a divergence'. Another misinterpretation made by Garzón-Orduña *et al.* (2008) when citing Rosen (1988) refers to the fact that PAE only uses distributional data, whereas cladistic biogeography uses 'taxonomic characters to fingerprint areas'. Rosen (1988: 457) highlighted this as one of the differences between PAE and cladistic biogeography, without any additional statement about the superiority of any of them to produce area cladograms, as implied by Garzón-Orduña *et al.* (2008). Additionally citing Rosen (1988: 457), these authors state that 'as PAE *only* uses contemporary distributions, the meaning and scope of the results *are not clear* when there are taxa from different strata at the same locality'. Rosen (1988: 457) pointed out that '... cladistic biogeography can use related taxa from any geological horizon, but PAE *currently* uses sets of contemporaneous taxa. Until the implications of using taxa as analogues of characters in systematics are worked out, the meaning and scope of using taxa from different horizons within a single sample locality in PAE *will not be known*' (emphasis added). Contemporaneous taxa do not mean extant taxa; instead, it means taxa occurring in the same time plane, whatever the time plane is; so, as noted previously, each time plane cladogram produce by PAE from any given time plane provide a hypothesis about the history of biotas and areas, irrespective of the nature of the historical events evolved. When it is possible to produce several PAEs from distributional data of different time planes, then '... this multiple time plane approach introduces a synoptic approach in conjunction with the outright historical interpretation of biotas of a single horizon already outlined' (Rosen & Smith, 1988: 285).

When applying PAE as implemented in the present study, two things come together: the insightful panbiogeographical concepts and the methodological strength of parsimony analysis. The results obtained in the present study show that PAE as a panbiogeographical

method retrieves spatial information more efficiently than PAE performed from an areas \times single sample localities matrix, and presents it in a hierarchical scheme, making possible the generation of historical hypotheses of area relationships into an area-fragmentation sequence frame. It is desirable to make further analyses of distributional data to explore the potential of using both PAE performances (areas \times single sample localities matrix versus areas \times individual tracks matrix) as representing different spatio/temporal scenarios and present and past distributions, respectively. The distributional change through time, implicit in the concept that defines a generalized track (as indicating the pre-existence of an ancestral biota that had subsequently become fragmented by tectonic and/or climatic change), could be viewed therefore as a two time-planes approach, in conjunction with the historical interpretation of biotas of a single horizon, as outlined by Rosen & Smith (1988).

Further comparisons of PAE (as a panbiogeographical method) should be made with methods that explicitly evaluate the congruence between distributions (such as the optimality criterion method of Szumik & Goloboff, 2004) and with PAE with models of potential distributional areas (Escalante, Szumik & Morrone, 2009). Because these previous studies reported that PAE with models of distributional areas performed better than PAE with point records, as a result of point data underestimating the real distributional areas, it would be interesting to compare the performance of PAE from an areas \times individual tracks matrix versus PAE with models of potential distributional areas. The segment connecting two single sample localities (points data) in an individual track represents a spatiotemporal projection of a given distribution, and therefore could be viewed as representing a potential distribution.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Michael Heads, Tania Escalante, John Grehan, and two anonymous reviewers for providing useful comments to improve the manuscript. A. Echeverry thanks CONACyT for economic support through doctoral grant 93841 and the Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM).

REFERENCES

- Cavalcanti MJ. 2009.** *Croizat – a software package for quantitative analysis in panbiogeography*. Available at <http://croizat.sourceforge.net>

- Chase MW. 1986.** A monograph of *Leochilus* (Orchidaceae). *Systematic Botany Monographs* **14**: 1–97.
- Corona AM, Toledo VH, Morrone JJ. 2007.** Does the Trans-mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography* **34**: 1008–1015.
- Cracraft J. 1991.** Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* **4**: 211–227.
- Craw RC. 1988a.** Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology* **37**: 291–310.
- Craw RC. 1988b.** Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London: Chapman and Hall, 405–435.
- Craw RC. 1989a.** New Zealand biogeography: a panbiogeographic approach. *New Zealand Journal of Zoology* **16**: 527–547.
- Craw RC. 1989b.** Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology* **16**: 485–494.
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999.** *Panbiogeography: tracking the history of life*. New York, NY: Oxford University Press.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P. 2003.** *Historical biogeography: an introduction*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Croat TB. 1975.** A reconsideration of *Trichilia cipo* (A. Juss.) C. DC. (Meliaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **62**: 491–496.
- Croat TB. 1983.** A revision of the genus *Anthurium* (Araceae) of Mexico and Central America. Part I: Mexico and Middle America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **70**: 211–416.
- Croat TB. 1997.** A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **84**: 311–704.
- Croizat L. 1958.** *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas.
- Croizat L. 1964.** *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- Da Silva JMC, Oren DC. 1996.** Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* **39**: 427–437.
- Escalante T, Szumik C, Morrone JJ. 2009.** Areas of endemism of Mexican mammals: reanalysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**: 468–478.
- Espinosa-Organista D, Morrone JJ, Aguilar C, Llorente J. 2000.** Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas. In: Llorente J, González E, Papavero N, eds. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, Vol. II. Mexico DF: Facultad de Ciencias, UNAM, 61–94.
- Franco P, Berg CC. 1997.** Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): a panbiogeographic analysis. *Caldasia* **19**: 285–296.
- García-Barros E, Gurrea P, Luciáñez MJ, Cano JM, Munguira ML, Moreno JC, Sainz H, Sainz MJ, Simón JC. 2002.** Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* **29**: 109–124.
- Garzón-Orduña IJ, Miranda-Esquivel DR, Donato M. 2008.** Parsimony analysis of endemism describes but does not explain: an illustrated critique. *Journal of Biogeography* **35**: 903–913.
- Goloboff P. 1998.** NONA, Version 2.0. Available at http://www.cladistics.com/about_nona.htm
- Grehan J. 2003.** Panbiogeografía y la geografía de la vida. In: Llorente J, Morrone JJ, eds. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Mexico DF: Facultad de Ciencias, UNAM, 181–195.
- Harold AS, Mooi RD. 1994.** Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* **43**: 261–266.
- Henderson A, Galeano G, Bernal R. 1995.** *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Humphries CJ. 1989.** Any advance on assumption 2? *Journal of Biogeography* **16**: 101–102.
- Humphries CJ, Parenti LR. 1999.** *Cladistic biogeography*, 2nd edn. Oxford Biogeography Series 12, Oxford: Oxford University Press.
- Ippi S, Flores V. 2001.** Las tortugas neotropicales y sus áreas de endemismo. *Acta Zoológica Mexicana* **84**: 49–63.
- Liria J. 2008.** Sistemas de información geográfica y análisis espaciales: un método combinado para realizar estudios panbiogeográficos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**: 281–284.
- Luna-Vega I, Alcántara Ayala O, Morrone JJ, Espinosa Organista D. 2000.** Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, México. *Diversity and Distributions* **6**: 137–143.
- Luna-Vega I, Morrone JJ, Alcántara Ayala O, Espinosa Organista D. 2001.** Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* **228**: 229–239.
- Moran RC. 1991.** Monograph of the Neotropical fern genus *Stigmatopteris* (Dryopteridaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **78**: 857–914.
- Morrone JJ. 1994.** On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* **43**: 438–441.
- Morrone JJ. 1998.** On Udvardy's insulararctica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *Journal of Biogeography* **25**: 947–955.
- Morrone JJ. 2001.** Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* **7**: 297–300.

- Morrone JJ. 2004a.** *Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida*. Mexico DF: Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM.
- Morrone JJ. 2004b.** Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* **48**: 149–162.
- Morrone JJ. 2005.** Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography* **32**: 1281–1284.
- Morrone JJ. 2006.** Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* **51**: 467–494.
- Morrone JJ. 2009.** *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York, NY: Columbia University Press.
- Morrone JJ, Crisci JV. 1995.** Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**: 373–401.
- Morrone JJ, Márquez J. 2001.** Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* **28**: 635–650.
- Morrone JJ, Espinosa-Organista D, Aguilar Zúñiga C, Llorente-Bousquets J. 1999.** Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* **44**: 508–515.
- Murakami N, Moran RC. 1993.** Monograph of the Neotropical species of *Asplenium* sect. *Hymenasplenium* (Aspleniaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 1–38.
- Myers AA. 1991.** How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecology and Biogeography Letters* **1**: 24–29.
- Nelson G, Ladiges PY. 1991.** Three-area statements: standard assumptions for biogeographic analysis. *Systematic Zoology* **40**: 470–485.
- Nelson G, Ladiges PY. 1996.** Parology in cladistic biogeography and analysis of parology-free subtrees. *American Museum Novitates* **3167**: 1–58.
- Nelson G, Platnick N. 1981.** *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York, NY: Columbia University Press.
- Nihei SS. 2006.** Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* **33**: 2099–2106.
- Nixon KC. 1999.** *About Winclada*. Ithaca, NY. Available at http://www.cladistics.com/about_winc.htm
- Page RDM. 1987.** Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology* **36**: 1–17.
- Page RDM. 1994.** Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology* **43**: 58–77.
- Pfeifer HW. 1966.** Revision of the North and Central American hexandrous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **53**: 115–196.
- Porzecanski AL, Cracraft J. 2005.** Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* **32**: 261–265.
- Rojas-Parra CA. 2007.** Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía* **1**: 31–33.
- Rosen BR. 1988.** From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London: Chapman and Hall, 437–481.
- Rosen BR, Smith AB. 1988.** Tectonics from fossils?: analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. In: Audley-Charles MG, Hallam A, eds. *Gondwana and tethys*. London: Geological Society Special Publication no. 37, 275–306.
- Salzman VT, Judd WS. 1995.** A revision of the Greater Antillean species of *Bactris* (Bactridinae: Arecaceae). *Brittonia* **47**: 345–371.
- Santos CMD. 2005.** Parsimony analysis of endemism: time for an epitaph? *Journal of Biogeography* **32**: 1284–1286.
- Smith AB. 1992.** Echinoid distribution in the Cenomanian: an analytical study in biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **92**: 263–276.
- Sousa M. 1993.** El género *Inga* (Leguminosae: Mimosoideae) del sur de México y Centroamérica: estudio previo para la Flora Mesoamericana. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 223–269.
- Swofford DL. 2001.** *PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony*. Vers. 4.0b10. Sunderland, MA: Sinauer.
- Sumik C, Goloboff P. 2004.** Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* **53**: 968–977.
- Taylor CM. 1989.** Revision of *Palicourea* (Rubiaceae) in Mexico and Central America. *Systematic Botany Monographs* **26**: 1–102.
- Taylor CM. 1992.** Revision of *Cosmibuena* (Rubiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **79**: 886–900.
- Taylor CM. 1994.** Revision of *Hillia* (Rubiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 571–609.
- Taylor CM. 1997.** Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotrieae) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **84**: 224–262.
- Watanabe K. 1998.** Parsimony analysis of the distribution patterns of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyological Research* **45**: 259–270.
- van der Werff H. 1993.** A revision of the genus *Pleurothrium* (Lauraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 39–118.
- van der Werff H. 2002.** A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and southern Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **89**: 429–451.
- Wiley EO. 1987.** Methods in vicariance biogeography. In: Hovenkamp P, Gittenberger E, Hennipman E, de Jong R, Roos MC, Sluys R, Zandee M, eds. *Systematics and evolution: a matter of diversity*. Utrecht: Utrecht University, 283–306.

Wiley EO. 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology* **37**: 271–290.

Zuloaga FO. 1987. A revision of *Panicum* subgenus *Panicum* section *Rudgeana* (Poaceae: Paniceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**: 463–478.

Zuloaga FO, Sendulsky T. 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**: 420–455.

Integrating generalized tracks, area cladograms and tectonics in the Caribbean

Amparo Echeverry and Juan J. Morrone

Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Apartado Postal 70-399, 04510 Mexico D.F., Mexico.

Corresponding author: Juan J. Morrone, Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70-399, 04510 Mexico D.F., Mexico. juanmorrone2001@yahoo.com.mx.

RESUMEN

Se analizaron 895 taxones de plantas y animales distribuidos en el Caribe bajo un enfoque pabiogeográfico y cladístico. Primero se llevó a cabo el Análisis de Parsimonia de Endemicidad con Eliminación Progresiva de Caracteres (PAE-PCE) para identificar trazos generalizados y nodos. Luego se pusieron a prueba las hipótesis formuladas previamente usando el cladograma general de área obtenido a través de un análisis de parsimonia de subárboles libres de paralogía. Del primer análisis se obtuvieron 10 trazos generalizados y cinco nodos y del segundo se obtuvieron 14 cladogramas generales de área igualmente parsimoniosos. En términos generales los resultados panbiogeográficos y cladísticos son congruentes, reflejando una historia similar de eventos vicariantes en el área del Caribe. Cuando se localizan sobre un mapa, la disposición espacial de los nodos y trazos generalizados se asemeja a la de algunos rasgos tectónicos, indicando una sola historia de la vida y la Tierra. Basados en evidencia tectónica empírica, nuestros resultados refutan la relevancia del Istmo de Tehuantepec como una

barrera biogeográfica y al Istmo de Panamá únicamente como el 'puente' que hizo posible el Gran Intercambio Biótico Americano.

ABSTRACT

We analyzed 895 plant and animal taxa distributed in the Caribbean under a panbiogeographic and a cladistic approach. First we used Parsimony Analysis of Endemicity with Progressive Character Elimination (PAE-PCE) to identify generalized tracks and nodes. Then we tested the previously formulated hypotheses using the general area cladogram obtained with a parsimony analysis of paralogy-free subtrees. We obtained 10 generalized tracks and five nodes from the first analysis and 14 most parsimonious general area cladograms from the second. In general terms our panbiogeographic and cladistic results are congruent, both reflecting a similar history of vicariant events in the Caribbean area. The spatial arrangement exhibited by the biogeographic nodes and generalized tracks resembles some tectonic features when they are mapped together indicating a single history of life and Earth as a biotic fragmentation sequence. Based on the empirical tectonic evidence our results challenge the relevance of the Isthmus of Tehuantepec as a biogeographic barrier and the Panamanian Isthmus merely as the 'bridge' that made possible the Great American Biotic Interchange.

INTRODUCTION

The most contentious debate on the historical biogeography of the Caribbean concerns the relative roles of dispersal and vicariance in shaping its biota. Rosen (1975, 1985), Hedges (1996a, b), and Iturralde-Vinent and MacPhee (1999) proposed biogeographic models for the Caribbean incorporating geological models or paleogeographic reconstructions which accordingly supported a particular biogeographic process (vicariance, dispersal, or both). Echeverry (2011) examined the geological information incorporated into these biogeographic models and

discussed its influence on the proposed biogeographical scenarios. Integration of biogeographic patterns with the history of the Earth is a major component of any biogeographical study. Panbiogeography and cladistic biogeography share the idea that Earth and life evolve together, looking for patterns due to vicariance having as starting points the identification of generalized tracks in panbiogeography and the recognition of areas of endemism in cladistic biogeography.

Panbiogeography emphasizes the spatial or geographic dimension of biodiversity to allow a better understanding of evolutionary patterns and processes (Craw et al. 1999). Geological or tectonic events are the major forces causing geographical change and fragmentation of preexisting ancestral biotic components or generalized tracks (Craw, 1988). The space-time-form synthesis proposed by panbiogeography represents more than a close relationship between the histories of life and Earth; it means instead that both histories are actually the same one. Thus geological data are a logical component of the equation as valuable as the other components but not “harder” than biological data.

Cladistic biogeography aims to discover geographical congruence among area cladograms based on the assumption that there is a direct correspondence between cladistic and area relationships (Nelson and Platnick, 1981; Morrone and Crisci, 1995; Humphries and Parenti, 1999; Ebach, 2001). General area cladograms represent hypotheses on the biogeographic history of the taxa analyzed and the areas where they are distributed (Morrone, 2009). Paralogy-free subtrees simplify the cladistic biogeographical analysis, so that geographic data need not be associated with paralogous nodes, those that conflict with duplications of themselves. This prevents artifactual results, if not completely then at least to a significant degree (Nelson and Ladiges, 2003; Parenti, 2007).

We explore in this paper the integration of two different historical biogeographic approaches (panbiogeography and cladistic biogeography) as proposed by Morrone (2009). Geological data were integrated as empirical

evidence (tectonic features/events) instead of as geological models in order to account for the vicariant patterns found in the Caribbean.

MATERIAL AND METHODS

Area

The area of study comprises a wide geographical range in the Caribbean (32° N, 115° W; -10° S, 56° W). As operational units of analysis, 43 biogeographic provinces were used; 24 of them were assigned to the Caribbean subregion by Morrone (2006, 2010) and 19 provinces from the northern and southern limits of this subregion are taken herein as our outgroup areas (Fig. 1). These provinces are assumed to represent natural units or areas of endemism based on previous panbiogeographic and cladistic analyses, integrated into a single model of hierarchically arranged biogeographic areas (Morrone 2006, 2010).

Taxa.

We analyzed the distribution of 895 plant and animal taxa, representing species and supraspecific groups (genera or species groups). The taxa include the following: 517 angiosperms and pteridophytes (from 16 families and 33 genera), 239 insects (from 11 families and 54 genera) and 139 amphibians and reptiles (from 7 families and 10 genera). Distributional data were taken from published revisions (Table 1).

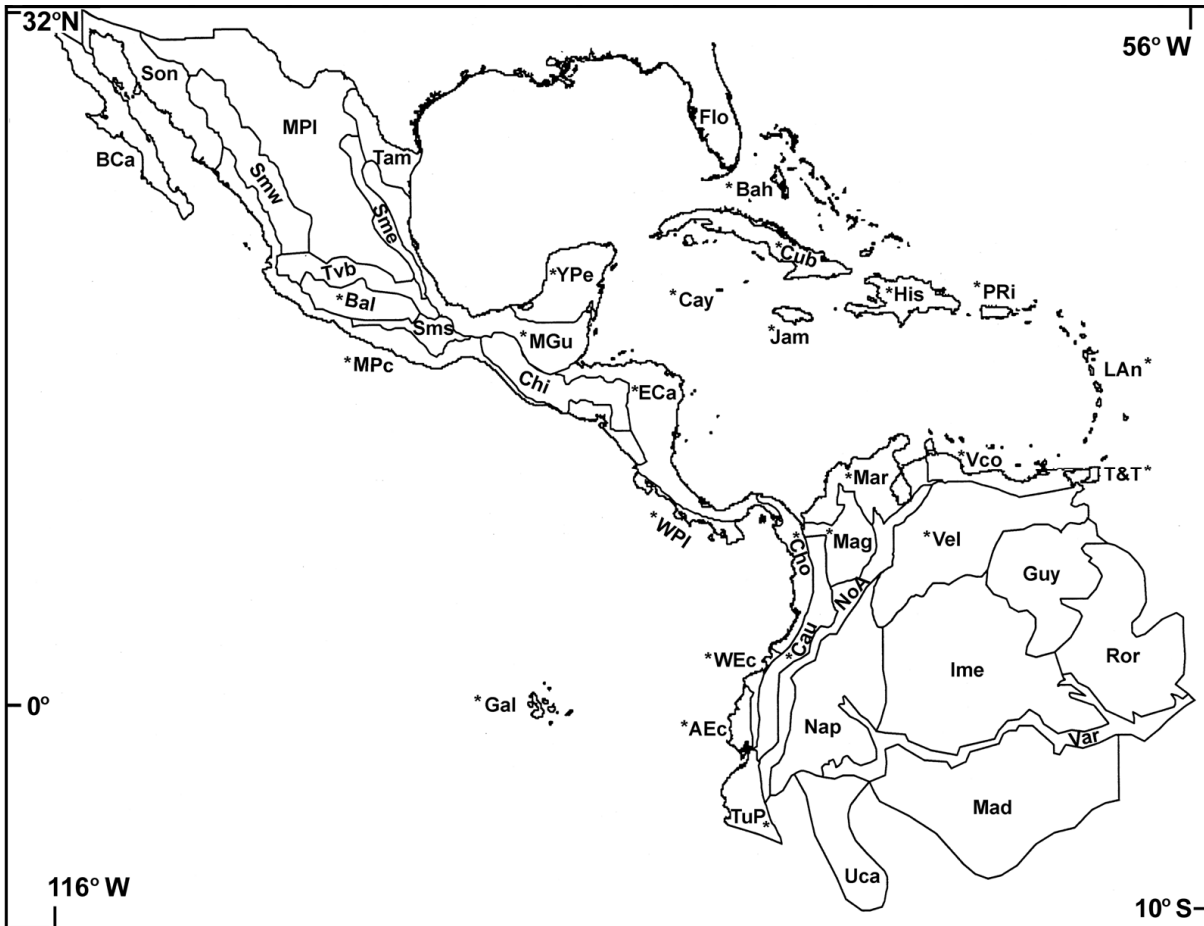


Figure 1 Operational geographic units of analysis. Cal, California; BCa, Baja California; Son, Sonora; MPI, Mexican Plateau; Tam, Tamaulipas; Smw, Sierra madre occidental; Sme, Sierra madre oriental; Tvb, Transmexican volcanic belt; *Bal, Balsas basin; Sms, Sierra madre del sur; *MPc, Mexican Pacific coast; *MGu, Mexican Gulf; *YPe, Yucatan Peninsula; Flo, Florida Peninsula; *Bah, Bahamas; *Cub, Cuba; *Cay, Cayman Islands; *Jam, Jamaica; *His, Hispaniola; *PRI, Puerto Rico; *LAn, Lesser Antilles; *T&T, Trinidad & Tobago; Chi, Chiapas; *ECa, Eastern Central America; *WPI, Western Panamanian Isthmus; *Cho, Choco; *Mar, Maracaibo; *Vco, Venezuelan coast; *Mag, Magdalena; *Vel, Venezuelan Llanos; *Cau, Cauca; *WEc, Western Ecuador; *AEc, Arid Ecuador; *TuP, Tumbes Piura; *Gal, Galapagos Islands; NoA, North Andean paramo; Nap, Napo; Ime, Imeri; Guy, Guyana; Ror, Roraima; Var, Varzea; Mad, Madeira; Uca, Ucayali. Biogeographical provinces marked with an asterisk (*) correspond to our hypothetical ingroup and the remaining provinces are outgroups.

Table 1
Taxa analyzed and references consulted

Family	Genera	Reference
Plants		
Araceae	<i>Anthurium</i> <i>Philodendron</i> <i>Monstera</i>	Croat (1983) Croat (1997) Gauthier et al. (2008) W3Tropicos-MBG
Arecaceae	<i>Sabal</i> <i>Coccothrinax</i> <i>Chamaedorea</i> <i>Bactris</i>	Zona (1990) Henderson et al. (1995) Henderson et al. (1995) Salzman and Judd (1995)
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia</i>	Pfeifer (1966) Ohi-Toma et al. (2006)
Aspleniaceae	<i>Asplenium</i>	Murakami and Moran (1993)
Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i>	W3Tropicos-MBG
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	Franco-Rosselli and Berg (1997) Berg and Franco-Rosselli (2005)
Dryopteridaceae	<i>Stigmatopteris</i>	Moran (1991)
Fabaceae	<i>Inga</i> <i>Pictetia</i> <i>Poitea</i>	Sousa (1993) Lavin et al. (2001) Lavin et al. (2001)
Lauraceae	<i>Pleurothyrium</i> <i>Ocotea</i>	van der Werff (1993) van der Werff (2002)
Lythraceae	<i>Ginoria</i> <i>Haitia</i>	Graham (2003) Graham (2003)
Melastomataceae	<i>Mecranium</i>	Skean (1993)
Meliaceae	<i>Trichilia</i>	Croat (1975)
Piperaceae	<i>Piper</i> <i>Peperomia</i>	Smith et al. (2008) W3Tropicos-MBG

Table 1
Continued

Family	Genera	Reference
Plants		
Poaceae	<i>Panicum</i>	Zuloaga (1987) Zuloaga and Sendulsky (1988)
Rubiaceae	<i>Palicourea</i> <i>Cosmibuena</i> <i>Hillia</i> <i>Exostema</i> <i>Erithalis</i>	Taylor (1989, 1997) Taylor (1992) Taylor (1994) McDowell et al. (2003) Negrón and Watson (2003)
Insects		
Attelabidae	<i>Euscelus</i>	Morrone and Marquez (2001)
Carabidae	<i>Agonum</i> <i>Anchonoderus</i> <i>Euphorticus</i> <i>Platynus</i>	Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Liebherr (1987, 1988, 1992) Liebherr and Godwin (2004)
Cerambycidae	<i>Epimelitta</i> <i>Ischasia</i> <i>Thryallis</i> <i>Tomopterus</i>	Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001)
Chrysomelidae	<i>Merobruchus</i> <i>Ptocadica</i>	Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001)
Cleridae	<i>Cymatoderella</i>	Morrone and Marquez (2001)
Curculionidae	<i>Anthonomus</i> <i>Ericydeus</i> <i>Heterosternus</i> <i>Neomastix</i>	Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001)
Elateridae	<i>Conoderus</i>	Morrone and Marquez (2001)
Passalidae	<i>Oileus</i> <i>Paxillus</i> <i>Petrejoides</i>	Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001)
Scarabaeidae	<i>Anopsiostes</i> <i>Archedinus</i> <i>Ateuchus</i> <i>Calomacraspis</i> <i>Hologymnetis</i> <i>Macropoidelimus</i> <i>Macropoides</i> <i>Onthophagus</i>	Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001) Morrone and Marquez (2001)

Table 1
Continued

Family	Genera	Reference
Insects		
Scarabaeidae	<i>Parabyrsopolis</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Parachrysinia</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Parisolea</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Parisoleoides</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Phyllophaga</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Platyrutela</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Plesiosternus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Plusiotis</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Viridimicus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	Sphindidae	<i>Carinisphindus</i>
Staphylinidae	<i>Amblyopinus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Aneucamptus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Homoiosternus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Ichnosoma</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Lordithon</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Magalopinus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Mycetoporus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Paraheterosternus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Peplomicrus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Pseudopsis</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Quedius</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Tachinomorphus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Tachinus</i>	Morrone and Marquez (2001)
	<i>Tachyporus</i>	Morrone and Marquez (2001)
<i>Thoracophorus</i>	Morrone and Marquez (2001)	
Amphibians		
Bufonidae	<i>Bufo</i>	Schwartz and Henderson (1991)
		Estrada and Ruibal (1999)
Hylidae	<i>Hyla</i>	Schwartz and Henderson (1991)
	<i>Osteopilus</i>	Schwartz and Henderson (1991)
Leptodactylidae	<i>Eleutherodactylus</i>	Estrada and Ruibal (1999)
		Savage (1987)
		Schwartz and Henderson (1991)
		Hedges et al. (1992)
		Lynch (1997)
		Estrada and Ruibal (1999)
		Lynch and Ardila-Robayo (1999)
		Campbell and Savage (2000)

Table1
Continued

Family	Genera	Reference
Amphibians		
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus</i>	Savage and Myers (2002) Schwartz and Henderson (1991)
Ranidae	<i>Rana</i>	Hillis and de Sá (1988)
Reptiles		
Emydidae	<i>Trachemys</i>	Estrada and Ruibal (1999)
Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena</i>	Estrada and Ruibal (1999)
Anguidae	<i>Diploglossus</i> <i>Abronia</i>	Estrada and Ruibal (1999) Good (1988)

Analyses

Parsimony analysis of endemism or PAE. In the first step of the analysis PAE was used as a panbiogeographic tool (Craw, 1989; Craw *et al.*, 1999; Morrone, 2004a, b, 2005, 2009; Echeverry and Morrone, 2010) to identify generalized tracks. Here individual tracks are the primary spatial coordinates of species or supraspecific taxa. Operationally, they are line graphs drawn on a map that connect the different localities or distributional areas of a taxon according to their geographic proximity. Generalized tracks result from the superposition of different individual tracks and represent ancestral biotic components that became fragmented by geologic or tectonic events. In the areas where two or more generalized tracks superimpose, nodes are recognized, representing complex or composite areas. We applied PAE following the algorithm described by Echeverry and Morrone (2010), which uses Progressive Character Elimination or PCE (Luna-Vega *et al.*, 2000; García-Barros *et al.*, 2002; García-Barros, 2003). It consists of applying successive parsimony analyses, eliminating in each run the synapomorphic individual tracks that support a given clade, and thereby identifying alternative groups of areas having the most parsimonious arrangement. The matrix of 895 individual tracks x 43 areas (Appendix 1) was analyzed using NONA (Goloboff, 1998) through WINCLADA 1.00.08 (Nixon, 1999) in order to obtain the

successive generalized tracks and nodes. Clades supported by at least two individual tracks (from the strict consensus cladogram obtained in each run) were mapped as generalized tracks and nodes were identified where different generalized tracks overlapped.

Cladistic biogeography The cladistic biogeographic approach assumes a correspondence between taxonomic relationships and area relationships, and is based on an analogy between biogeography and systematics, using taxa as characters (Morrone and Carpenter, 1994; Humphries and Parenti, 1999; Morrone, 2009). A cladistic biogeographic analysis comprises three basic steps: (1) construction of taxon-area cladograms from taxon cladograms, by replacing the terminal taxa by the area(s) inhabited by them; (2) conversion of taxon-area cladograms into resolved area cladograms, by resolving problems due to widespread taxa, redundant distributions and missing areas; and (3) derivation of general area cladogram(s) that represent(s) the most logical solution for all the taxa analyzed (Morrone and Carpenter, 1994).

In order to obtain the general area cladogram(s), we undertook a parsimony analysis of paralogy-free subtrees. Paralogy-free subtrees are derived from the taxon-area cladograms, where geographic data are associated only with informative nodes and areas duplicated or redundant in the descendants of each node are eliminated (Morrone, 2009). A component x area matrix was constructed (Appendix 2), based on 41 areas and 121 components derived from the resulting paralogy-free subtrees. This matrix was analyzed using NONA (Goloboff, 1998) through WINCLADA 1.00.08 (Nixon, 1999) in order to obtain a general area cladogram.

RESULTS

Track analysis (PAE-PCE). The progressive elimination of characters (synapomorphic individual tracks), allowed us to run PAE six times. The first run (PAE) produced 10 most parsimonious cladograms. The strict consensus

cladogram had 2256 steps, a consistency index of 0.39, and a retention index of 0.54. Four generalized tracks were identified based on this cladogram (Fig. 2a; supported tracks indicated by marks at nodes): an Antillean track (crossing all of the Greater Antilles), a Mesoamerican track (from the southeastern part of the Mexican Plateau to the northern part of Chiapas province), a Chocoan track (from the north of Eastern Central America province to the southern tip of the North Andean Paramo province, following a strict Pacific Coast borderline pattern, skipping only the Arid Ecuador and Tumbes-Piura provinces) and an Amazonian track (from east Roraima province to west Madeira province) (Fig. 3a).

A second run (PAE-PCE2), after the synapomorphies defining the previously found clades were deactivated, produced 24 most parsimonious cladograms. The strict consensus cladogram had 2181 steps, a consistency index of 0.36 and a retention index of 0.49. Two generalized tracks were identified based on this cladogram (Fig. 2b): an Antillean track (crossing Cuba and Hispaniola only) and a Chocoan- Amazonian track (from the north of Eastern Central America province to as far south as the Ucayali province. The latter pattern does not involve either the Western Panamanian Isthmus province or the Pacific Coast of northern South America. Instead, it includes the south-east of the Magdalena province Fig. 3b).

A third run (PAE-PCE3) produced 84 most parsimonious cladograms. The strict consensus cladogram had 2181 steps, a consistency index of 0.35, and a retention index of 0.46. One generalized track was identified based on this cladogram (Fig. 2c): a Chocoan-Mesoamerican track (from as far south as the Ucayali province to the Isthmus of Tehuantepec in northern Central America. This pattern extends from the Eastern Central America province and turns to the east of northern South America at Magdalena province Fig. 3c).

A fourth run (PAE-PCE4) produced 512 most parsimonious cladograms. The strict consensus cladogram had 2363 steps, a consistency index of 0.30, and a retention index of 0.32. One generalized track was identified based on this cladogram (Fig. 2d): a Costa Rican-Panamanian track, which extends along the southern part of Eastern Central America province (Fig. 3d).

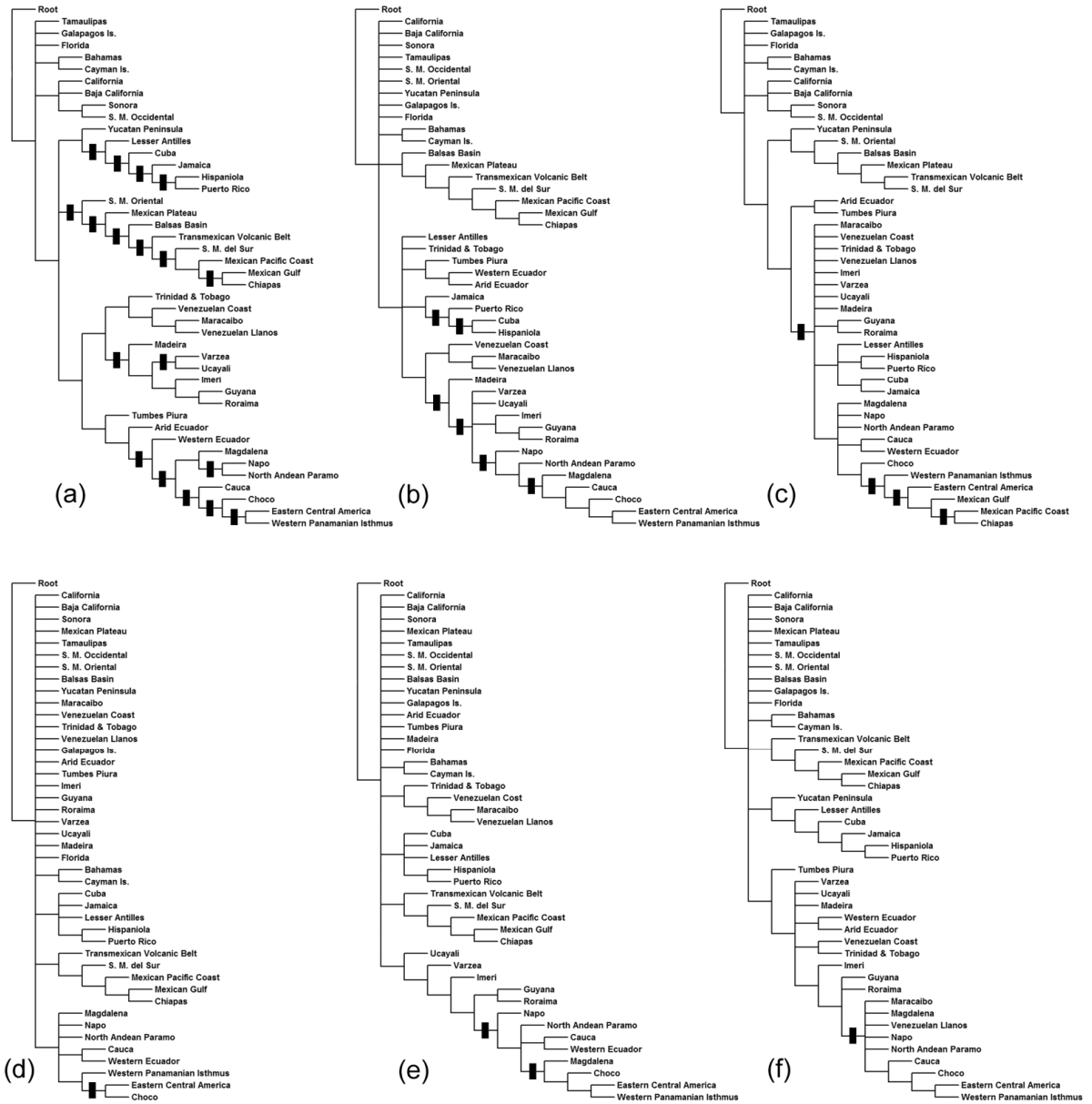


Figure 2 Six strict consensus cladograms resulting from the Parsimony Analysis of Endemicity with Progressive Character Elimination (PAE-PCE a, b, c, d, e, f) representing the six successive runs. Marks on some nodes indicate clades supported by two or more synapomorphies (individual tracks) and are the only ones considered as representing generalized tracks.

A fifth run (PAE-PCE5) produced 608 most parsimonious cladograms. The strict consensus cladogram had 2062 steps, a consistency index of 0.34, and a retention index of 0.44. One generalized track was identified based on this cladogram (Fig. 2e): a Chocoan track, proceeding from the north of the Eastern

Central America province to southern Choco province along a Pacific Coast borderline, but without including the Western Panamanian Isthmus province (Fig. 3e).

The sixth and last run (PAE-PCE6) produced 104 most parsimonious cladograms. The strict consensus cladogram had 2067 steps, a consistency index of 0.34, and a retention index of 0.43. One generalized track was identified based on this cladogram. (Fig. 2f): a Caucan track which crosses southern Magdalena province in an east/west orientation (Fig. 3d). No more generalized tracks were found after the sixth run.

The synapomorphic individual tracks supporting each generalized track mentioned above are presented in Table 2. A summary of relevant studies that retrieved similar patterns (generalized tracks) to those identified here is presented in Table 3.

Five biogeographical nodes were identified in the areas of overlap of different generalized tracks (Fig. 3f): node 1, in the overlap of the Mesoamerican (Fig. 3a) and Chocoan-Mesoamerican tracks (Fig. 3c); node 2, in the overlap of the Chocoan-Mesoamerican (Fig. 3c), Chocoan (Figs. 3a, 3e) and Chocoan-Amazonian tracks (Fig. 3b); node 3, in the overlap of the Chocoan (Figs. 3a, 3e), Chocoan-Amazonian (Fig. 3b) and Chocoan-Mesoamerican tracks (Fig. 3c); node 4, in the overlap of the Chocoan (Fig. 3a), Chocoan-Amazonian (Fig. 3b), Chocoan-Mesoamerican (Fig. 3c) and Caucan tracks (Fig. 3d); and node 5, in the overlap of the Antillean tracks (Figs. 3a, 3b).

Nodes are complex areas where two or more generalized tracks superimpose. They are usually interpreted as tectonic and biotic convergence zones, areas of ancient geography around which evolution has taken place (Heads, 2004). Table 4 describes them in terms of their geographical locations, tectonic/geological features related, other studies reporting similar nodes and distributional disjunctions and/or vicariant taxa around it as reported in published papers.

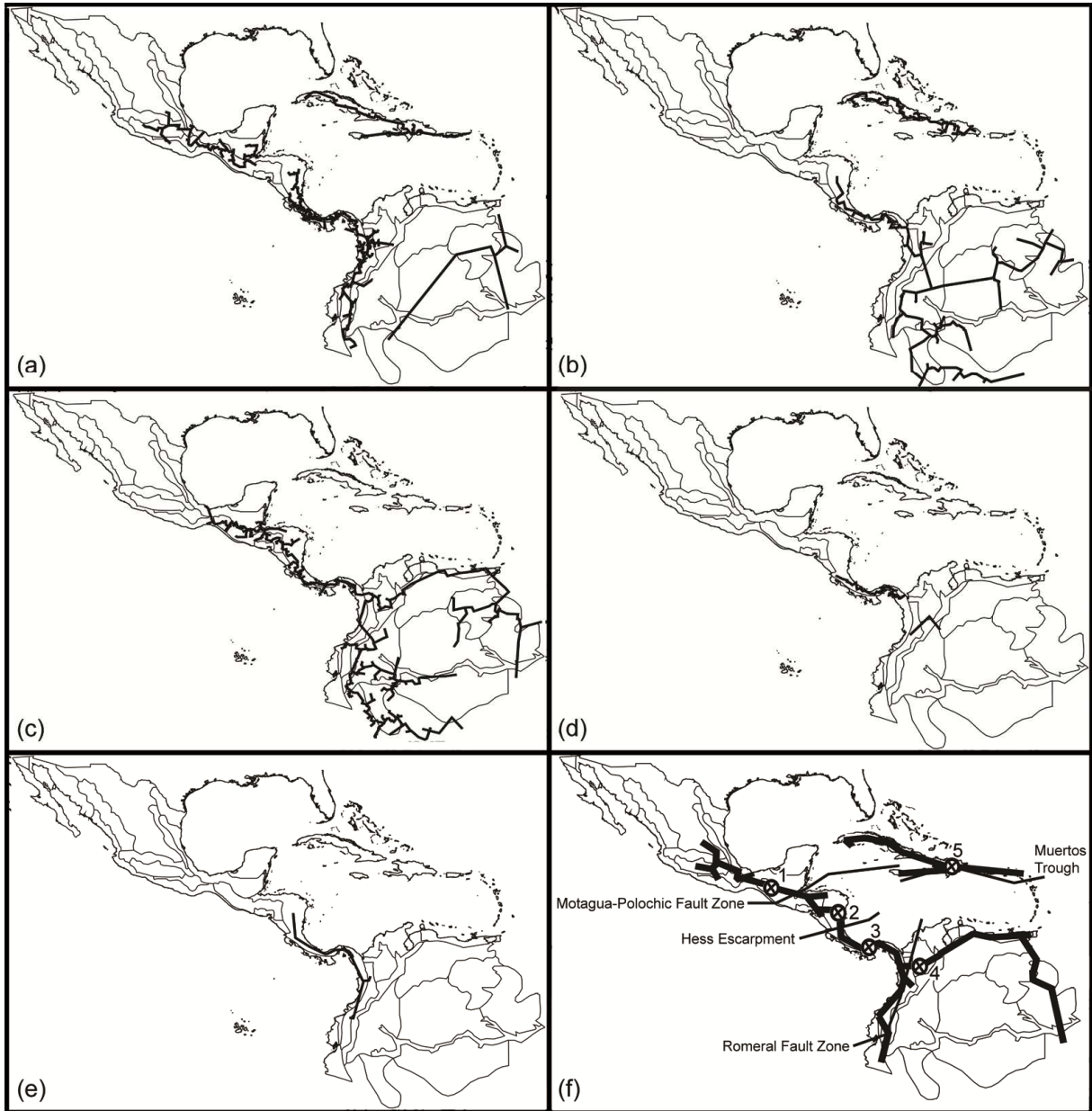


Figure 3 Generalized tracks and nodes identified by PAE-PCE with tectonic features related (a) Three tracks from the first run, (b) two tracks from the second run, (c) one track from the third run, (d) two tracks from the fourth and sixth runs respectively, (e) one track from the fifth run, (f) schematic summary of generalized tracks and nodes.

Table 2

Individual tracks (synapomorphies) supporting the generalized tracks identified by Parsimony Analysis of Endemicity with Progressive Character Elimination (PAE-PCE)

Individual track	Generalized track	PAE-PCE		
<i>Aristolochia bilabiata</i>	Antillean	PAE (Figs. 2a, 3a)		
<i>Mecranium</i>				
<i>Pictetia</i>				
<i>Poitea</i>				
<i>Platynus aequinoctialis</i>				
<i>Sabal causiarum</i>				
<i>Abronia aurita</i>			Mesoamerican	PAE (Figs. 2a, 3a)
<i>Agonum patinale</i>				
<i>A. placidum</i>				
<i>Anthurium andicola</i>				
<i>A. berriozabalense</i>				
<i>Aristolochia tricaudata</i>				
<i>Ateuchus carolinae</i>				
<i>Eleutherodactylus palenque</i>				
<i>E. pelorus</i>				
<i>E. psephosypharus</i>				
<i>E. sabrinus</i>				
<i>E. sandersoni</i>				
<i>Ericydeus viridans</i>				
<i>Heterosternus buprestoides</i>				
<i>Ichnosoma ashei</i>				
<i>Inga belizensis</i>				
<i>I. chiapensis</i>				
<i>I. lacustris</i>				
<i>I. pinetorum</i>				
<i>Leochilus oncidioides</i>				
<i>Lordithon nubicola</i>				
<i>L. obliquus</i>				
<i>Neomastix spatium</i>				
<i>Ocotea chiapensis</i>				
<i>O. effusa</i>				
<i>Platynus brunnellus</i>				
<i>P. decorelus</i>				
<i>P. hamatus</i>				
<i>Plusiotis prasina</i>				
<i>Sabal pumos</i>				

Table 2
Continued

Individual track	Generalized track	PAE-PCE
<i>Aristolochia cauliflora</i>	Amazonian	PAE (Figs. 2a, 3a)
<i>A. peruviana</i>		
<i>Hillia costanensis</i>		
<i>Philodendron callosum</i>		
<i>P. melinonii</i>		
<i>P. rudgeanum</i>	Chocoan	PAE (Figs. 2a, 3a)
<i>Anthurium alatipedunculatum</i>		
<i>A. burgeri</i>		
<i>A. spathiphyllum</i>		
<i>A. upalaense</i>		
<i>Aristolochia panamensis</i>		
<i>Bactris gasipaes</i>		
<i>Cecropia hispidissima</i>		
<i>C. Insignis</i>		
<i>Cosmibuena macrocarpa</i>		
<i>Eleutherodactylus catalinae</i>		
<i>E. cornutus</i>		
<i>E. ingeri</i>		
<i>E. obesus</i>		
<i>E. ranoides</i>		
<i>E. taeniatus</i>		
<i>E. taurus</i>		
<i>Hillia triflora</i>		
<i>H. wurdackii</i>		
<i>Inga allenii</i>		
<i>I. filiformis</i>		
<i>I. longispica</i>		
<i>I. skutchii</i>		
<i>I. stenophylla</i>		
<i>Ocotea atirrensis</i>		
<i>O. haberi</i>		
<i>Palicourea condorica</i>		
<i>P. deviae</i>		
<i>P. garciae</i>		
<i>P. lasiorrhachis</i>		
<i>P. prodiga</i>		
<i>P. subalatooides</i>		
<i>Philodendron grandipes</i>		
<i>P. hebetatum</i>		
<i>P. heleniae</i>		

Table 2
Continued

Individual track	Generalized track	PAE-PCE
<i>Philodendron ruizii</i>	Chocoan	PAE (Figs. 2a, 3a)
<i>Piper costatum</i>		
<i>P. nudifolium</i>		
<i>Platynus aeneosetosus</i>		
<i>P. cyanodorsalis</i>		
<i>P. nitidulus</i>		
<i>Pleurothyrium hexaglandulosum</i>		
<i>Rana vibicaria</i>		
<i>R. warszewitschii</i>		
<i>Aristolochia linearifolia</i>		
<i>Bufo</i>		
<i>Erithalis vacciniifolia</i>		
<i>Exostema ellipticum</i>		
<i>E. longiflorum</i>		
<i>E. nitens</i>		
<i>E. spinosum</i>		
<i>Mecranium integrifolium</i>		
<i>M. tuberculatum</i>		
<i>Pictetia sulcata</i>	Choco-Amazonian	PAE-PCE 2 (Figs. 2b, 3b)
<i>Anthurium acutangulum</i>		
<i>A. caperatum</i>		
<i>Eleutherodactylus sulcatus</i>		
<i>Exostema maynense</i>		
<i>Ocotea aurantiodora</i>		
<i>Palicourea vulcanalis</i>		
<i>Philodendron erubescens</i>		
<i>P. hylaeae</i>		
<i>P. panamense</i>		
<i>P. pedatum</i>		
<i>P. pinnatifidum</i>		
<i>P. solimoesense</i>		
<i>Piper hostmannianum</i>		
<i>Pleurothyrium cuneifolium</i>		
<i>P. parviflorum</i>		
<i>P. vasquezii</i>		
<i>Ptocadica</i>		
<i>Stigmatopteris heterophlebia</i>		
<i>S. pellucidopunctata</i>		
<i>Trichilia adolfi</i>		

Table 2
Continued

Individual track	Generalized track	PAE-PCE
<i>Anthonomus boops</i> <i>A. califer</i> <i>Anthurium cerrobaulense</i> <i>Ateuchus candezei</i> <i>Cosmibuena matudae</i> <i>Eleutherodactylus laticeps</i> <i>E. rupinius</i> <i>Epimelitta</i> <i>Ericydeus roseiventris</i> <i>Heterosternus rodriguezi</i> <i>Hillia panamensis</i> <i>Hologymnetis margaritis</i> <i>Inga aestuariorum</i> <i>I. dasycarpa</i> <i>I. davidsei</i> <i>I. tenella</i> <i>I. tenuipedunculata</i> <i>I. thibaudiana</i> <i>I. umbellifera</i> <i>Lordithon festivus</i> <i>Macropoidelimus mniszechi</i> <i>Macropoides cribicollis</i> <i>Ocotea botrantha</i> <i>Parisoleoides pachytarsis</i> <i>Peperomia serpens</i> <i>Philodendron megalophyllum</i> <i>P. ornatum</i> <i>Phyllophaga</i> <i>Piper guazacapanense</i> <i>P. obliquum</i> <i>Platynus crypticulus</i> <i>P. robustus</i> <i>Platyrotela</i> <i>Pleurothyrium</i> <i>Rana maculata</i> <i>Tomopterus brevicornis</i>	Choco-Mesoamer.	PAE-PCE 3 (Figs 2c, 3c)
<i>Aristolochia gigantea</i> <i>Eleutherodactylus opimus</i> <i>Inga cordistipula</i> <i>I. cuspidata</i>	Chocoan	PAE-PCE 4 (Figs. 2d, 3d)

Table 2
Continued

Individual track	Generalized track	PAE-PCE
<i>Inga mortoniana</i> <i>I. pauciflora</i> <i>I. pseudoinvolucrata</i> <i>Ocotea endresiana</i> <i>O. hartshorniana</i> <i>Philodendron findens</i> <i>P. immixtum</i> <i>P. lazorii</i>	Chocoan	PAE-PCE 4 (Figs. 2d, 3d)
<i>Inga goldmanii</i> <i>I. mucuna</i> <i>Palicourea lugoana</i> <i>Philodendron ligulatum</i> <i>Stigmatopteris opaca</i>	Chocoan	PAE-PCE 5 (Figs. 2e, 3e)
<i>Merobruchus columbinus</i> <i>Philodendron gloriosum</i>	Caucan	PAE-PCE 6 (Figs. 2f, 3d)

Cladistic biogeography. The analysis of the taxonomic area cladograms of *Aristolochia*, *Bactris*, *Cosmibuena*, *Erithalis*, *Exostema*, *Ginoria*, *Haitia*, *Hillia*, *Mecranium*, *Philodendron*, *Pictetia*, *Piper*, *Poitea*, *Sabal* and *Stigmatopteris* with TASS produced 41 paralogy-free subtrees (Appendix 3). A matrix was constructed based on the 121 components extracted from the paralogy-free subtrees. The parsimony analysis produced 14 most parsimonious general area cladograms. The strict consensus cladogram had 544 steps, a consistency index of 0.22 and a retention index of 0.62 (Fig. 5).

Table 3

Summary of studies that discovered similar patterns to those identified as generalized tracks in this paper

Studies/ Tracks	Meso-american	Antillean	Chocoan	Amazonian	Chocoan/ Amazonian	Chocoan/ Mesoamerican	Costa Rican/ Panamanian
This paper	X	X	X	X	X	X	X
Croizat (1958, 1976)		X*			X	X	X
del Hoyo <i>et al</i> (1992)**			X				X
Franco-Rosselli (2001)				X	X	X	
Luna- Vega and Alcántara (2002)	X	X				X	
Mateos <i>et al</i> (2002)**							X
Márquez and Morrone (2003)							X
Novick <i>et al.</i> (2003)**							X
Peterson <i>et al</i> (2004)**							X
Corona and Morrone (2005)		X					
Quijano-Abril <i>et al.</i> (2006)			X			X	
Hedges <i>et al.</i> (2008)**			X				
Sánchez-González <i>et al.</i> (2008)							X
Ramírez-Barahona <i>et al.</i> (2009)						X	
Pérez-Emán <i>et al.</i> (2010)**							X

(*) as part of bigger tracks that relate the Caribbean to the rest of the American continent and the world. (**) material compiled by M. Heads (see Acknowledgements).

Table 4

Characterization of biogeographical nodes, related tectonic/geological features and related distributional disjunctions and/or vicariant taxa as reported in other studies

Node/Localization	Studies	Related Tectonic/Geological Features	Distributional disjunctions and/or vicariant taxa
1/Chiapas and Mexican Pacific coast provinces (Tehuantepec allochthonous Terrane, Maya Block, North American plate)	This paper (Croizat, 1958)* (Luna-Vega and Alcántara, 2002) (Escalante <i>et al.</i> , 2004) (Corona and Morrone, 2005) (Corona <i>et al.</i> , 2009).	Polochic/Motagua Fault Zone: northwestern division of North American and Caribbean plates. Tonalá Fault Zone (Ortega-Gutiérrez <i>et al.</i> , 1995; Rogers <i>et al.</i> , 2007; Pindell and Kennan, 2009).	<i>Ormosia</i> (leguminosae), <i>Microcerculus</i> (Passeriformes: Troglodytidae), <i>Dryadophis</i> (Melanolomus group), <i>Hyphessbrycon</i> (Characidae) (Croizat, 1976. Figs 2, 12, 72 and 105 respectively); <i>Proculus</i> (Coleoptera: Passalidae) (Schuster <i>et al.</i> , 2003);** <i>Metastelma schlechtendalii</i> (Apocynaceae) (Liede and Maeve, 2004);** <i>Rhodinocichla rosea</i> complex (Passeriformes: Thraupidae) (Peterson <i>et al.</i> , 2004);** <i>Ctenosaura quinquecarinata</i> complex (Iguanidae) (Hasbún <i>et al.</i> , 2005);** <i>Campylorhynchus chiapensis</i> (north of Motagua /Polochic Fault Zone) and its sister <i>C. griseus</i> (east of Romeral Fault) (Passeriformes: Troglodytidae) (del Hoyo <i>et al.</i> , 1992; Barker, 2007);** Cichlidae tribe Heroini (Perciformes)

Table 4
Continued

Node/Localization	Studies	Related Tectonic/Geological Features	Distributional disjunctions and/or vicariant taxa
2/Eastern Central America province (Siuna Terrane, Chortis Block, Caribbean plate)	This paper (Croizat, 1958) *	Nicaragua Rise, Hess escarpment. Nicaragua Depression: division of continental land (Chortis Block) and allochthonous accreted Caribbean arc terranes (Costa Rica-Panama) (Campa and Coney, 1983; Sedlock <i>et al.</i> , 1993; Keppie, 2004; Rogers <i>et al.</i> , 2007).	<p>(Concheiro-Pérez <i>et al.</i>, 2007);** <i>Chlorospingus ophthalmicus</i> complex (Passeriformes: Emberizidae) (Bonaccorso <i>et al.</i>, 2008);** <i>Eleutherodactylus</i> (Eleutherodactylidae) (Hedges <i>et al.</i>, 2008);** <i>Buarremon virenticeps-brunneinucha</i> complex (Passeriformes: Emberizidae) Navarro-Sigüenza <i>et al.</i>, 2008);** <i>Leptodeira</i> species (Colubridae) (Daza <i>et al.</i>, 2009);** <i>Myioborus miniatus</i> (Passeriformes: Parulidae) (Pérez-Emán <i>et al.</i>, 2010);**</p> <p><i>Ormosia</i> (leguminosae), <i>Microcerculus</i> (Passeriformes: Troglodytidae), <i>Brycon</i> (Characidae) <i>Dryadophis</i> (Melanolomus group) (Croizat, 1976. Figs 2, 12, 49 and 72 respectively); <i>Geotrygon carrikeri</i> (north of Motagua /Polochic Fault Zone) and <i>G. lawrencii</i> (south of Nicaragua Depression) (Columbiformes: Columbidae)</p>

Table 4
Continued

Node/Localization	Studies	Related Tectonic/Geological Features	Distributional disjunctions and/or vicariant taxa
3/Western Panamanian Isthmus province (Panama Block, Caribbean plate)	This paper	Allochthonous accreted Caribbean arc terranes of Nicoya Complex, Panama Arc. (Meschede <i>et al.</i> , 1988; Iturralde-Vinent <i>et al.</i> , 2004; Kennan and Pindell, 2009).	<p>(del Hoyo <i>et al.</i>, 1992);** <i>Rhodinocichla rosea</i> complex (Passeriformes: Thraupidae) (Peterson <i>et al.</i>, 2004);** Sister species at both sides: <i>Aulacorhynchus</i>, <i>Lampornis</i> and <i>Chlorospingus</i>. (Navarro <i>et al.</i>, 2001; García-Moreno <i>et al.</i>, 2004, 2006); <i>Ctenosaura quinquecarinata</i> complex (Iguanidae) (Hasbún <i>et al.</i>, 2005);** <i>Diasporus</i> (Eleutherodactylidae) (Hedges <i>et al.</i>, 2008);**</p> <p><i>Rhodinocichla rosea</i> complex (Passeriformes: Thraupidae) (Peterson <i>et al.</i>, 2004);** Procyonidae (Koepfli <i>et al.</i>, 2007);** <i>Elaenia</i> (Passeriformes: Tyrannidae) (Rheindt <i>et al.</i>, 2008);** <i>Trogon</i> (Trogoniformes: Trogonidae) (DaCosta and Klicka, 2008);** <i>Cyanocorax</i> (Passeriformes: Corvidae) (Bonaccorso <i>et al.</i>, 2010);**</p>

Table 4
Continued

Node/Localization	Studies	Related Tectonic/Geological Features	Distributional disjunctions and/or vicariant taxa
4/Magdalena province (Antioquia Terrane, Caribbean plate)	This paper (Croizat, 1976) (Franco-Rosselli 2001)	Cauca-Almaguer Fault Zone (“Romeral Fault”): division of autochthonous terranes to the east and allochthonous accreted Caribbean arc terranes to the west. (Kennan and Pindell, 2009)	<i>Ormosia</i> (leguminosae), <i>Microcerculus</i> (Troglodytidae) (Croizat, 1976. Figs 2 and 12 respectively); <i>Tapirus</i> (Tapiridae) (Norman and Ashley, 2000);** <i>Rhodinocichla rosea</i> complex (Thraupidae) (Peterson et al., 2004);** <i>Alouatta</i> (M. Heads, pers. comm.) <i>Diasporus</i> (Eleutherodactylidae) (Hedges et al., 2008);** <i>Phaethornis striigularis/griseogularis</i> (Phaethornithinae: Trochilidae) (M. Heads, pers. comm.);
5/Hispaniola province (Duarte Terrane, Caribbean plate)	This paper (Croizat, 1958)* (Luna-Vega and Alcáeintara, 2002)	Transcurrent Zone: northeastern limit between North American and Caribbean plates. Muertos Trough, Hispaniola, Bonao-La Guacara and Enriquillo-Plantain Fault Zones. Circum-Caribbean island-arc system. (Lewis et al., 2002)	<i>Elaenia</i> (Passeriformes: Tyrannidae) (Rheindt et al., 2008);** Leptotyphlopidae (Adalsteinsson et al., 2009);**

(*) the Mesoamerican-Caribbean gate. (**) material compiled by M. Heads (see Acknowledgements).

DISCUSSION

Track analysis (PAE-PCE). The resulting generalized tracks reflect the history of vicariant events in the Caribbean area. Each track can be related to a major tectonic feature as follows:

The Mesoamerican generalized track (Fig 3a) has its southern limit at the Motagua-Polochic Fault Zone (Fig. 3f), the boundary between the North American and Caribbean plates. Strike-slip displacement at the fault zone has moved the Chortis block (Honduras and Nicaragua) and the Caribbean Plateau to their current positions. Table 4 summarizes other studies in which this area represents a geographical limit of taxa distribution or a break between sister clades. This generalized track challenges the idea that the Isthmus of Tehuantepec is the major barrier in the region and emphasizes the plate boundary area, a transform fault zone. The long held position of the Isthmus of Tehuantepec as an effective biogeographic barrier for taxa has also been brought into question by Liebherr (1994), Navarro-Sigüenza et al. (2008) and Sánchez-González et al. (2007). In a group of furnariid passerine birds Arbeláez-Cortés et al. (2010) found that populations on the two sides of the Isthmus of Tehuantepec did not show strong genetic differentiation. In another group of passerines (Parulinae) Pérez-Emán et al. (2010) showed that the break between clades corresponds to the Motagua-Polochic Fault Zone rather than the Isthmus of Tehuantepec. Other taxa showing uninterrupted distribution along the Isthmus of Tehuantepec but having its southern limit or vicariant clades at the Motagua-Polochic Fault Zone include the hummingbirds *Phaethornis longirostris*, *Lampornis amethystinus*, *Abeillia/Klais*, *Amazilia tzacatl/A. costaneiventris*, *Agyrtria cyanocephala*, and *Basilinna leucotis* (Trochilini) (Schuchmann, 1999).

The Isthmus of Tehuantepec has been postulated as a conspicuous north/south boundary between the Nearctic and Neotropical biotas (e.g. Halffter, 1987). Instead, an Atlantic/Pacific division along the Isthmus has been suggested by several authors (Corona et al., 2007; Escalante et al., 2007; León-Panigua et al., 2007; González et al., 2008; Navarro-Sigüenza et al., 2008; Castoe et al.,

2009; Morrone, 2010). These studies complement the idea of a deconstructed Isthmus of Tehuantepec barrier as shown by our Mesoamerican track, which presents its southern limit at the Motagua-Polochic Fault Zone. This suggests an alternative boundary between the Nearctic and Neotropical biotas. The Isthmus of Tehuantepec is a major feature of current geography visible even on a world map, whereas the fault zone is less conspicuous but may be more important than the Isthmus for biogeography. As indicated (Table 4) disjunctions or splits between clades around the Motagua-Polochic Fault Zone have been reported extensively in the literature but vicariance at the plate boundary has seldom been used to explain the patterns. Jump dispersal events are usually invoked instead. Most of the phylogenetic studies use molecular calibrations based on fossil ages (with the calculated clade ages wrongly treated as maximum instead of minimum ages) or very recent paleogeographical events that narrow the time span of possible explanations.

Croizat (1958) discussed equivalents of the Chocoan-Amazonian and the Chocoan-Mesoamerican generalized tracks (Fig. 3b, 3c) and located their boundary at the Magdalena valley in Colombia. The former track was related to the Guiana Shield and the Amazon in general, whereas the latter was related to Central America (southern Mexico to central Nicaragua). Croizat considered that both have a pre-Andean age, which would explain why they are often joined together by common distributions despite the current geography. The key role of the Magdalena basin as the point of west/east divergence of both tracks can be seen as the result of a Cretaceous tectonic feature: the Romeral Fault Zone (Fig. 3f).

The Chocoan (Figs 3a, 3e) and Chocoan-Amazonian generalized tracks (Fig. 3b) have their northern limit in central/southern Nicaragua. This is a well known pattern and occurs in both animal and plant taxa distribution. The Nicaragua Depression (Lake Nicaragua) represents the southern distributional limit for northern taxa and the northern distributional limit for southern taxa. This area is an important tectonic zone, the location of the Hess Escarpment and the suture area

between continental origin land (the Chortis Block) to the north and allochthonous accreted Caribbean arc terranes (Siuna and Costa Rica-Panama) to the south. The latter are closely involved in the tectonic history of the Caribbean plate (Table 4 for references).

The Chocoan generalized tracks (Figs 3a, 3e) show a strict Pacific pattern in northern South America and run parallel to the Romeral (or Cauca-Almaguer) Fault Zone, a major tectonic feature of Cretaceous age (Fig. 3f). Romeral is one of the most active and continuous fault systems in Colombia. This almost 700-km-long fault by 20 to 40-km-wide system comprises of three or four parallel regional fractures (faults) that form the boundary between autochthonous continental rocks to the east and accreted oceanic arc rocks related to Caribbean terranes in the west (Kennan and Pindell (2009). As in the case of the Motagua Fault Zone adjacent to the Isthmus of Tehuantepec, the Romeral Fault Zone lies close to a conspicuous topographic feature in this case the northern Andes (the fault zone runs between the Western and Central Cordilleras in Colombia). We postulate that the Romeral Fault Zone rather than the Andes themselves may be the underlying cause of disjunction and breaks between taxa distributed around this area.

The Costa Rican-Panamanian generalized track (Fig. 3d) includes northern Costa Rica and southern Panama. This area is often mentioned in the biological literature as a center of distinctive endemism, as a locality where unexpected distributional disjunctions take place, and as the bridge that allowed the Great American Biotic Interchange. The following two cases illustrate this. Peterson et al. (2004) recognized five phylogenetic species of *Rhodinocichla* (Thraupidae) with the two species of western Mexico most like those of northern Colombia and Venezuela, while the Costa Rica/Panama species is quite distinctive. The authors wrote that the “evolutionary patterns that could produce this sort of geographic variation are obscure” and concluded that “Unlike the better-known disjunctions of many taxa between the isolated montane forests of the Andes, the Guiana Shield, and the mountains of southeastern Brazil, these disjunctions lie in the midst of seemingly continuous and appropriate habitat”. Koepfli et al. (2007) found that “The

inferred divergence times for intrageneric splits for several genera within Procyonidae whose ranges are bisected by the Panamanian Isthmus is significant because they suggest diversification well precedes the Great American Biotic Interchange, which has long been considered a primary underlying mechanism for procyonid evolution”.

The Costa Rican-Panamanian generalized track retrieved in this paper (reported as well in other studies shown in Table 3) challenges the role given to this area as the media through the Great American Biotic Interchange took place. This track and the endemism it represents suggest the Costa Rica-Panama arc held life long before the arc arrived at its present position between southern Nicaragua and western Colombia. The Great American Biotic Interchange takes into account only the last 3 Ma of a much longer geologic history. Current Costa Rica and Panama originated as a volcanic arc formed at the trailing edge of the Caribbean Plate, the “Greater Panama” of Kennan and Pindell (2009). The volcanic arc was in line with the Chortis Block in Late Paleocene-Middle Eocene time (56-46 Ma) and was near its present position by Late Miocene time (9.5 Ma) (Pindell and Kennan, 2001). The tectonic history of this area could account for both the distinctiveness of its biota and the distributional disjunctions that occur there. Therefore the “unexpected” patterns (presence/endemism or absence/disjunctions) reported in the cited studies could reflect two sides of the same tectonic reality. The Great American Biotic interchange was proposed to have occurred in the latter Cenozoic and was attributed to the rise of Panama Isthmus (~3.5 Ma). Nevertheless, many terrestrial clades north and south of Panama are now accepted as older than 3.5 Ma, as are many marine groups separated by the isthmus (Heads, 2005, 2009). Daza et al. (2010) pointed out that “It is notable that the final closure date for the Panamanian Isthmus at ~3.5 Ma has been commonly used as a regional calibration point for previous marine and terrestrial biogeographic studies. In the case of terrestrial studies, this practice is unsound because this time period probably represents a period of dispersal, rather than having any direct relevance to vicariance and is thus not particularly useful in applying to divergence time estimates”.

The five biogeographic nodes identified herein are located in tectonic convergence zones marked by the presence of major tectonic features such as large strike-slip fault zones (Fig. 3f, Table 4). The areas where these nodes are located coincide with areas of high endemism similar to those reported in the plant genus *Piper* (Quijano-Abril *et al.*, 2006).

All of the tectonic features related geographically with the nodes and tracks presented here are involved in different ways with the Cretaceous history of the Caribbean plate. Comprehensive reviews of the geological/tectonic history and evolution of this plate include those by Pindell and Barrett (1990), Pindell (1993), Pindell and Kennan (2001, 2009), Pindell *et al.* (2005, 2006), and Kennan and Pindell (2009). The Caribbean plate involves an area that extends from the Pacific (where it originated) to the Caribbean basin (where it is currently located) and from the Middle Cretaceous (Aptian/Albian time 119/100 Ma, Fig. 4a) to the Late Miocene (Fig. 4c) with Middle Eocene (46 Ma, Fig. 4b) as the time when collision with the Bahamas Block ended its northward motion. Since then the Caribbean plate has reoriented its migration to a more eastward direction.

Some features at the northwestern end of the Caribbean plate are of special biogeographic relevance. Pindell and Kennan (2009) questioned the nature of the crust in the Gulf of Tehuantepec, which they refer as the Tehuantepec Terrane (Fig. 18 in Pindell and Kennan, 2009). Keppie and Morán-Zenteno (2005) portrayed this as a fairly stable block bounded by the Middle America Trench to the southwest and by the Chiapas Massif to the northeast. Pindell and Kennan (2009) concluded: "that this crust [Tehuantepec Terrane] belongs to Yucatan and may be a remnant fragment of the Caribbean Arc which, rather than Chortis, is judged to have collided with Mexico. The allochthonous Tehuantepec terrane would logically connect the allochthonous Siuna Belt with the Nicaragua Rise and Jamaican portions of the Caribbean Arc, collectively forming the arc's western end". Node 1 is located in this area (Tehuantepec terrane) very close to the Tonalá and Motagua-Polochic Fault Zone. Likewise node 4 relates more to tectonic structures

(the Romeral and Palestina Fault Zones) at the southwestern end of the Caribbean plate (Fig. 4d) rather than to the Andean range.

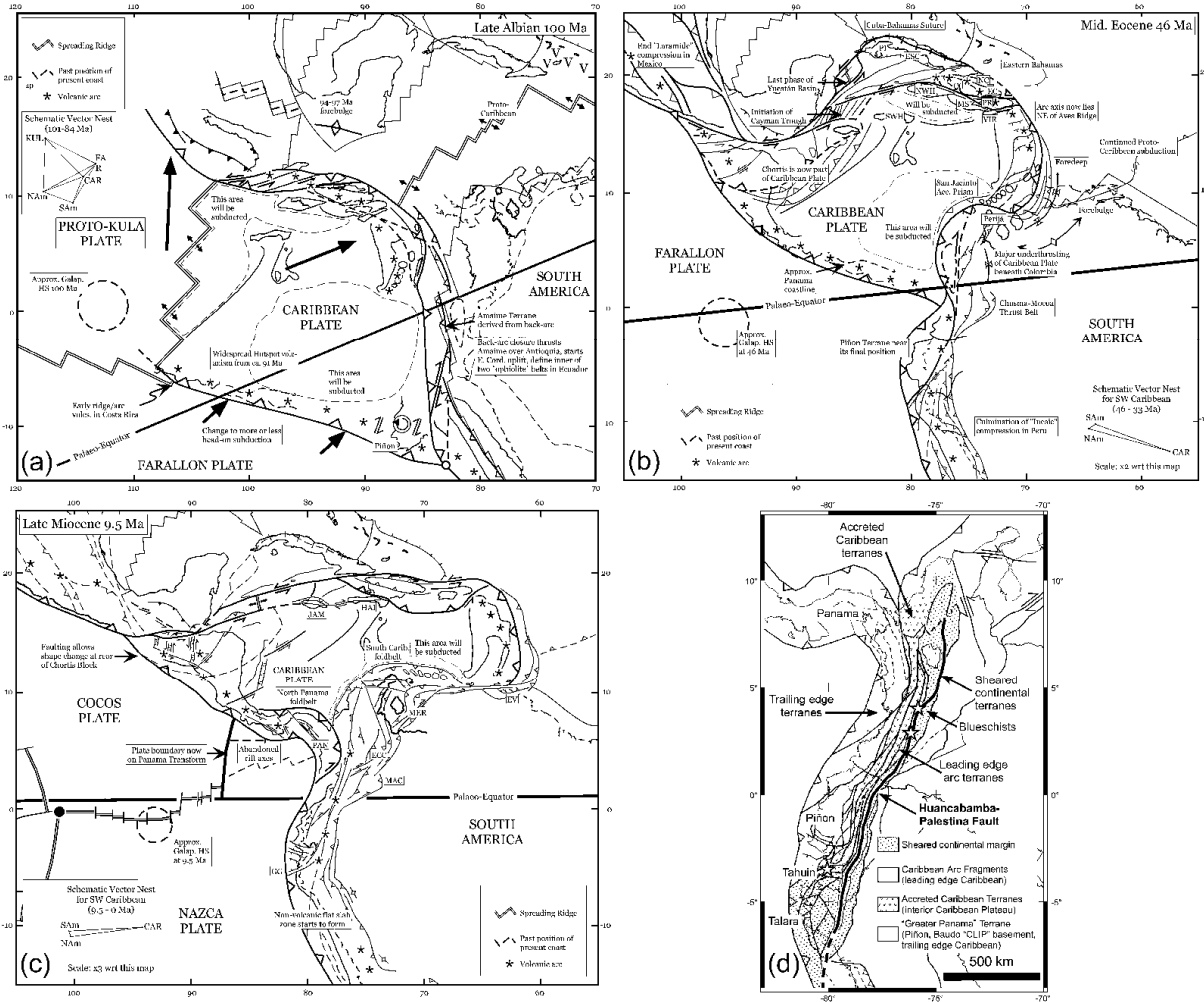


Figure 4 The northeastward drift of the Caribbean plate (a) Middle Cretaceous (Albian time), (b) Middle Eocene, (c) Late Miocene, (d) Tectonic fault zones at the southwestern end of the plate. Modified from Pindell and Kennan (2001) and Kennan and Pindell (2009).

Cladistic biogeography. The strict consensus general area cladogram (Fig. 5) indicates the relative timing of area fragmentation. The presence of conspicuous tectonic events that have occurred in the Caribbean could be related to our results as follows:

The Romeral Fault Zone of Cretaceous age (Kennan and Pindell, 2009) and/or Andean uplifting. This began in the Cretaceous but has been more

conspicuous since Miocene, 23-7 Ma (Kennan, 2000). This vicariant feature could account for the split between the Amazon and Chocoan clades (node f).

The northeastward drift of the Caribbean plate. The migrating Caribbean Arc (future Greater Antilles) formed at the leading edge of the Caribbean plate and represented a temporary connection between North and South America 100 Ma (Aptian-Albian time, Lower Cretaceous). The ending of this connection could account for the split between the Antilles and the South American clades (node c). This node is located in an equivalent hierarchical position with the Mesoamerican clade (node b) which agrees with the synchronicity of the connection between North and South America through the migrating Caribbean Arc. On the other hand, collision of the trailing edge of the Caribbean plate (Costa Rica-Panama Arc or "Greater Panama") is responsible for the accretion of terranes along the Pacific coast of northern South America from Maastrichtian (Upper Cretaceous) to Eocene time (Kennan and Pindell, 2009). The western Panamanian Isthmus and western Ecuador provinces show a sister relationship representing in turn the sister area of all the South American provinces considered in the analysis along with the eastern Central America province.

The former connection between the North America and South America continents. Lower Jurassic to Lower Cretaceous, 190-148 Ma (Pindell and Barrett, 1990; Kennan and Pindell, 2009; Pindell and Kennan, 2009). The rupturing of this connection in the Late Cretaceous could have caused the split between the Mesoamerican and the Antillean/South American clades (node a). The main two clades depicted in the general area cladogram (nodes b and c, Fig. 5) include smaller clades that group more or less the same areas described by the generalized tracks as follows: Mesoamerican clade (node b)/generalized track (Fig. 3a), Antillean clade (node d)/ track (Fig. 3a), Chocoan clade (node g)/ tracks (Figs 3a, e), Amazonian clade (node h)/track (Fig. 3a), and Chocoan/Amazonian clade (node f)/track (Fig. 3b).

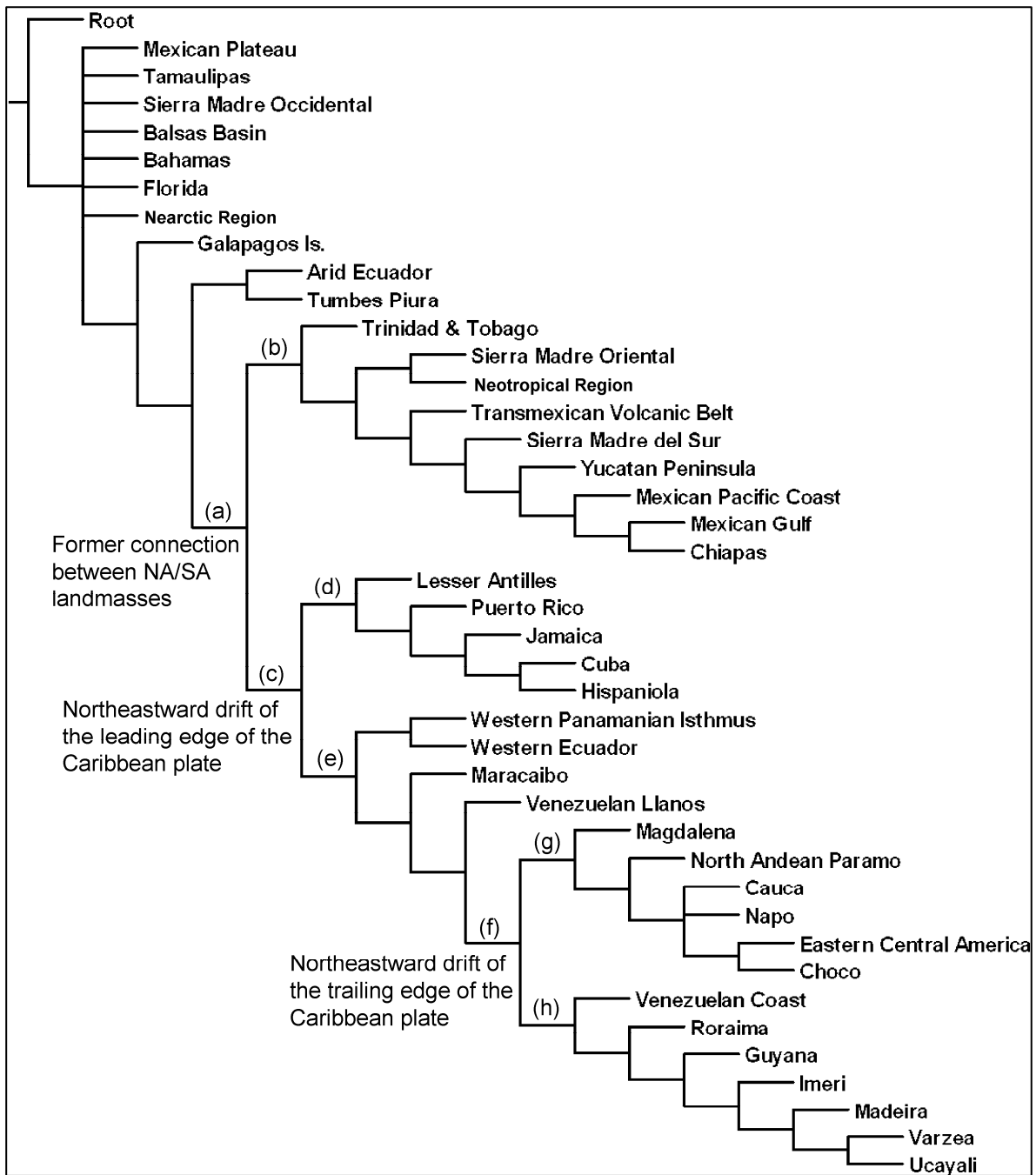


Figure 5 General area cladogram showing main nodes and tectonic events involved (a) Former connection between North American/South American land masses, (b and c) Migrating leading edge of the Caribbean plate, (f) Migrating trailing edge of the Caribbean plate.

In general terms our cladistic and panbiogeographic results are congruent the cladistic analysis tested and confirmed the hypothesis of primary biogeographical homology proposed by the track analysis (cf. Morrone, 2009, 2010). Nonetheless the spatial perspective provided by tracks and nodes is hardly comparable with the hierarchical scheme of the general area cladogram. Integration of tectonic evidence with the biogeography rather than locating the geological model that fits the biogeographic results seems to work best in the track analysis.

In the first major clade (node b, Fig. 5) the position of the Sierra Madre Oriental and the Yucatan Peninsula deserve additional comments. The Sierra Madre Oriental is the sister area of the rest of the Mesoamerican clade. Liebherr (1994) obtained a similar pattern a general area cladogram in which the Sierra Madre Oriental was the sister area of the remainder of his studied areas: Sierra Madre Occidental, Sonoran Desert, Arizona Mountains, Talamanca Cordillera, Chiapan-Guatemalan Highlands, Transmexican Volcanic Belt and Sierra Madre del Sur. He considered his results congruent with those of Rosen (1978) and Ball (1992). Escalante et al. (2007) analyzed 40 plant and animal taxa distributed in Mexico and extending to both the Nearctic and Neotropical regions. They obtained a general area cladogram that located the Sierra Madre Oriental as the sister area of Baja California, California, Mexican Plateau, Sierra Madre Occidental, Nearctic region and Sonora. They also suggested an east-west division of Mexico and postulated this to be older (Paleocene) than the traditionally recognized north-south division at the Transmexican Volcanic Belt (Miocene). According to the authors the east-west pattern corroborates the geological reconstructions of the Paleocene to Miocene terrane migration and may help explain Mexican biotic complexity. They wrote “The collision of the Caribbean migrating plate 60 Ma predates the beginnings of the 49 Ma North-South American plate convergence, the latter event triggering the Great American Interchange during the Oligocene (ca. 30 Ma) to Miocene”. Our results agree with the above scenario and postulate that the Sierra Madre Oriental and the east-west axis are both related to the history of the Caribbean plate migration.

The biogeographic relationships of the Yucatan Peninsula province are controversial. The area has been regarded as closest to the Greater Antilles (Morrone 2006; Trénel et al., 2007; Bellemain et al., 2008) or to southeastern Mexico and Central America (Rzedowsky, 1978; Estrada-Loera, 1991; Morrone, 2001; Ibarra Manríquez et al., 2002; Vázquez-Miranda et al., 2007). Our general area cladogram places the Yucatan Peninsula province closer to southeastern Mexico and Central America yet in our panbiogeographical analysis this province was twice grouped within the Antillean clade (Fig 2a, f) and once within the Mesoamerican clade (Fig. 2c). This province was not drawn as part of any generalized track because no synapomorphies supported the relationship in any of the above mentioned cases. We conclude that the Yucatan Peninsula is related to both southeastern Mexico/Central America and the Antilles.

In the second major clade (node c, Fig. 5) the Antilles (Greater and Lesser) form a monophyletic group (node d). Their sister area includes all of the South American provinces considered in the analysis, plus Western Panamanian Isthmus and Eastern Central America provinces (node e). Previous cladistic biogeographical hypotheses have suggested instead that the Greater Antilles are more closely related to Central America (Crother and Guyer, 1996; Warren and Crother, 2001). Salzman and Judd (1995) suggested that the break between the Antillean and the northern South American lineages in *Bactris* was caused by the eastward drift of the proto Greater Antilles. We agree that this vicariant event could have been responsible for the split between the Antilles and South American clades as illustrated by our general area cladogram. We do not endorse the idea of South America as being the “source or origin” of the West Indian biota, as these two areas show a sister-area relationship and one is not nested in the other. Therefore we consider as an alternative explanation the existence of a widespread ancestral biota that became fragmented during the tectonic evolution of the Caribbean plate region.

Amorim and Pires (1996) analysed phylogenetic and biogeographical patterns in several animal groups and proposed a division of Neotropical forest

elements into three main components: Caribbean, north-west Amazon and south-east Amazon. Nihei and Carvalho (2007) also divided the Amazonian subregion into north-west and south-east portions, and corroborated the view that Amazonia should be regarded as a composite area. North-west Amazonia is closely related to the Caribbean subregion, whereas south-east Amazonia is closely related to the Chacoan and Parana subregions. The Amazonian provinces considered in our analyses were grouped as a clade (node h, Fig. 5). They depict a sister area relationship with the northwestern South American provinces (Chocoan clade, node g) and ultimately with the Antilles and Mesoamerican clades (nodes d, c and b). Our results support the hypothesis of Nihei and Carvalho (Fig. 25D, 2007) postulating the north-west Amazonia as closely related to the Caribbean component. We are not in the position to conclude anything about Amazonia as a composite area since we did not include the southernmost Amazonian provinces in our analysis.

Finally, based on our results we suggest that rearrangement the Neotropical region previously assigned to the Caribbean subregion (node a, Fig. 5) comprises three subregions: the Mesoamerican subregion (node b, Fig. 5), the Antillean subregion (node d, Fig. 5), and the South American subregion (node e, Fig. 5). An schematic representation is shown in figure 6.

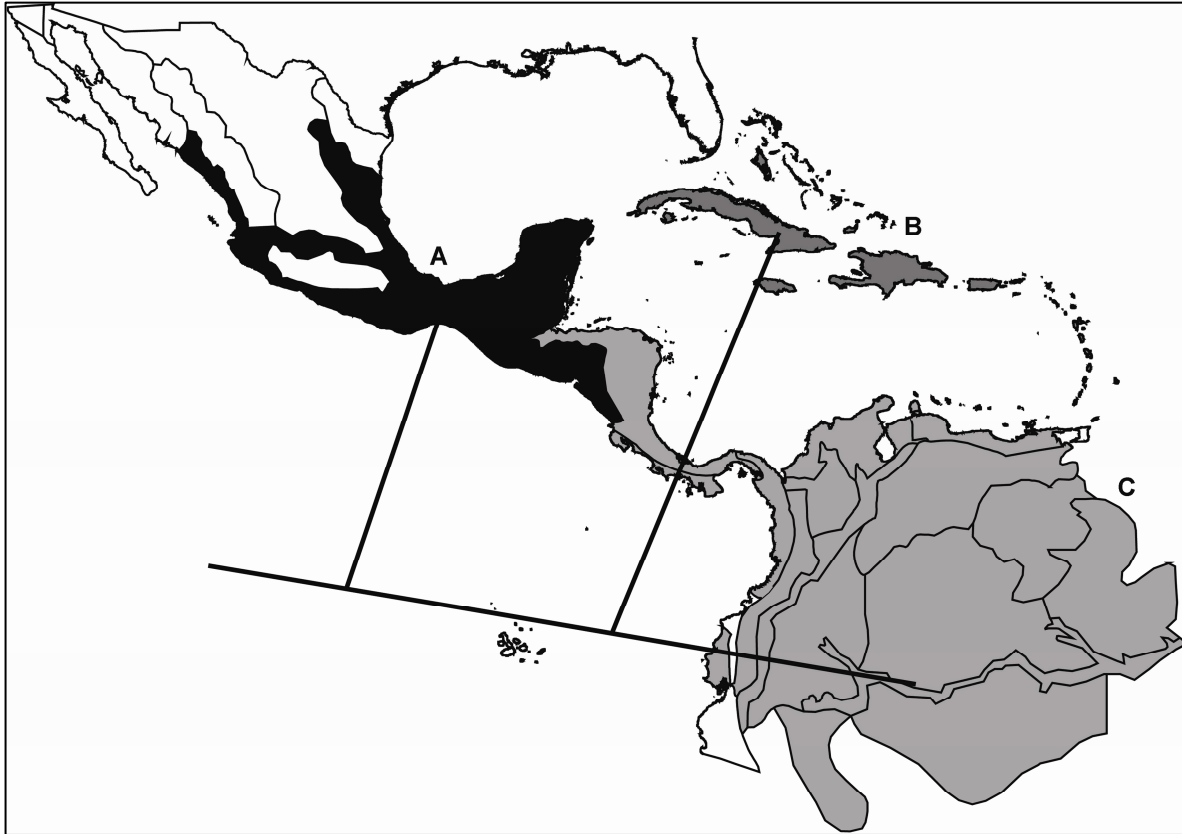


Figure 6 Rearrangement of the Neotropical region and schematic historical relationships. (A), the Mesoamerican subregion; (B), the Antillean subregion, and (C), the South American subregion.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Michael Heads for material provided and discussed during the course “Notes on the biogeography of Mexico” imparted by him at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Tania Escalante for providing useful comments and David M. McHenry for improving the English of the manuscript. A. Echeverry thanks CONACyT for economic support through doctoral grant 93841 and the Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM).

REFERENCES

- Adalsteinsson, S. A., Branch, W. R., Trape, S., Vitt, L. J., Hedges, S. B. 2009. Molecular phylogeny, classification, and biogeography of snakes of the Family Leptotyphlopidae (Reptilia, Squamata). *Zootaxa* 2244, 1-50.
- Amorim, D. S., and Pires, M. R. S. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: Bicudo, C. E. M., and Menezes, N. A. (Eds.), *Biodiversity in Brazil, a First Approach*, CNPq, Sao Paulo, pp. 183-219.
- Arbeláez-Cortés, E., Nyári, A., Navarro-Sigüenza A. G. 2010. The differential effect of lowlands on the phylogeographic pattern of a Mesoamerican montane species (*Lepidocolaptes affinis*, Aves: Furnariidae). *Mol. Phylo. Evol.* 57, 658-668.
- Ball, G. E. 1992. The tribe Licinini (Coleoptera: Carabidae): A review of the genus-group and of the species of selected genera. *J. N.York. Entomol. Soc.* 100, 325-380.
- Barker, F. K. 2007. Avifaunal interchange across the Panamanian Isthmus: Insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biol. J. Linn. Soc.* 90, 687-702.
- Bellemain, E., and Ricklefs, R. E. 2008. Are islands the end of the colonization road? *Trend. Ecol. Evol.* 23, 461-468.

- Berg, C. C., Franco-Rosselli, P., Davidson, D. W. 2005. Cecropia. Monograph 94. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden Press, New York, pp. 1-230.
- Bonaccorso, E., Navarro-Sigüenza, A. G., Sánchez-González, L. A., Peterson, A. T., García-Moreno, J. 2008. Genetic differentiation of the *Chlorospingus ophthalmicus* complex in Mexico and Central America. *J. Avian Biol.* 39, 311-321.
- Bonaccorso, E., Peterson, A. T., Navarro-Sigüenza, A. G., Fleischer, R. C. 2010. Molecular systematics and evolution of the *Cyanocorax* Jays. *Mol. Phylo. Evol.* 54, 897-909.
- Campa, M. F., and Coney, P. J. 1983. Tectono-stratigraphic terranes and mineral resource distributions of Mexico. *Can. J. Earth Sci.* 20, 1040-1051.
- Campbell, J. A., and Savage, J. A. 2000. Taxonomic reconsideration of Middle American frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group (Anura: Leptodactylidae): A reconnaissance of subtle nuances among frogs. *Herp. Mon.* 14, 186-292.
- Castoe, T. A., Daza, J. M., Smith, E. N., Sasa, M. M., Kuch, U., Campbell, J. A., Chippindale, P. T., Parkinson, C. L. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *J. Biogeogr.* 36, 88-103.
- Concheiro-Pérez, G. A., Rícan, O., Ortí, G., Bermingham, E., Doadrio, I., Zardoya, R. 2007. Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) based on sequences of the cytochrome b gene. *Mol. Phylo. Evol.* 43, 91-110.
- Corona, A. M., and Morrone, J. J. 2005. Track analysis of the species of *Lampetis* (*Spinthoptera*) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribb. J. Sci.* 41, 37-41.
- Corona, A. M., Toledo, V. H., Morrone, J. J. 2007. Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographic unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *J. Biogeogr.* 34, 1008-1015.

- Corona, A. M., Toledo, V. H., Morrone, J. J. 2009. Track analysis of the Mexican species of Buprestidae (Coleoptera): Testing the complex nature of the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* 36, 1730-1738.
- Craw, R. C. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst. Zool.* 37, 291-310.
- Craw, R. C. 1989. Quantitative panbiogeography: Introduction to methods. *New Zealand J. Zool.* 16, 485-494.
- Craw, R. C., Grehan, J. R., Heads, M. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life.* Oxford University Press, New York.
- Croat, T. B. 1975. A reconsideration of *Trichilia cipo* (A. Juss.) C.DC. (Meliaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62, 491-496.
- Croat, T. B. 1983. A revision of the genus *Anthurium* (Araceae) of Mexico and Central America. Part I: Mexico and Middle America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70, 211-416.
- Croat, T. B. 1997. A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84, 311-704.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography.* Published by the author, Caracas.
- Crother, B. I., and Guyer, C. 1996. Caribbean historical biogeography: Was the dispersal-vicariance debate eliminated by an extraterrestrial bolide? *Herpetologica* 52, 440-465.
- Daza, J. M., Smith, E. N., Páez, V. P., Parkinson, C. L. 2009. Complex evolution in the Neotropics: The origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Mol. Phylo. Evol.* 53, 653-667.
- Daza, J. M., Castoe, T. A., Parkinson, C. L. 2010. Using regional comparative phylogeographic data from snake lineages to infer historical processes in Middle America. *Ecography* 33, 343-354.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A. 1992. *Handbook of the birds of the world.* Lynx, Barcelona.

- Ebach, M. C. 1999. Paralogy and the centre of origin concept. *Cladistics* 15, 387-391.
- Ebach, M. C. 2001. Extrapolating cladistic biogeography: A brief comment on van Veller *et al.* (1999, 2000, 2001). *Cladistics* 17, 383-388.
- Echeverry, A. 2011. Biogeografía y geología: Una reflexión sobre su interacción a partir de tres casos caribeños. *Rev. Geogr. Norte Grande* 48, 27-43.
- Echeverry, A., and Morrone, J. J. 2010. Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: An analysis of Caribbean plant taxa. *Biol. J. Linn. Soc.* 101, 961-976.
- Escalante, T., Rodríguez, G., Morrone, J. J. 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biol. J. Linn. Soc.* 83, 327-339.
- Escalante, T., Rodríguez G., Cao, N., Ebach, M. C., Morrone, J. J. 2007. Cladistic biogeographic analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften* 94, 561-565.
- Estrada, A. R., Ruibal, R. 1999. A review of Cuban herpetology. In: Crother, B. I. (Ed.), *Caribbean Amphibians and Reptiles*. Academic Press, California, pp. 31-62.
- Estrada-Loera, E. Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *J. Biogeogr.* 14, 499-519.
- Franco-Rosselli, P., and Berg, C. C. 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A panbiogeographic analysis. *Caldasia* 19, 285-296.
- Franco-Rosselli, P. 2001. Estudios panbiogeográficos en Colombia. In: Llorente-Bousquets, J., Morrone, J. J. (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico City, pp. 221-224.
- García-Barros, E., Gurrea, P., Luciáñez, M. J., Cano, J. M., Munguira, M., Moreno, J. C., Sainz, H., Sainz, M. J., Simón, J. C. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *J. Biogeogr.* 29, 109-124.

- García-Barros, E. 2003. Mariposas endémicas de la región Paleártica Occidental: Patrones de distribución y su análisis mediante parsimonia (Lepidoptera, Papilionoidea). *Graellsia* 59, 233--258.
- García-Moreno, J., Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T., Sánchez-González, L. A. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Mol. Phylo. Evol.* 33, 186-196.
- García-Moreno, J., Cortés, N., García-Deras, G. M., Hernández-Baños, E. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Mol. Phylo. Evol.* 38, 488-498.
- Gauthier, M. P., Barabe, D., Bruneau, A. 2008. Molecular phylogeny of the genus *Philodendron* (Araceae): Delimitation and infrageneric classification. *Bot. J. Linn. Soc.* 156, 13-27.
- González, D., Vovides, A. P., Bárcenas, C. 2008. Phylogenetic relationships of the Neotropical genus *Dioon* (Cycadales, Zamiaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Syst. Bot.* 33, 229-236.
- Goloboff, P. 1998. *NONA ver. 2.0*. Available at http://www.cladistics.com/about_nona.htm.
- Good, D. A. 1988. Phylogenetic relationships among Gerrhonotine lizards. An analysis of external morphology. University of California Press, Berkeley.
- Graham, S. A. 2003. Biogeographic patterns of Antillean Lythraceae. *Syst. Bot.* 28, 410-420.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annu. Rev. Entomol.* 32, 95-114.
- Hasbún, C. R., Gómez, A., Köhler, G., Lunt, D. H. 2005. Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): Historical biogeography, species status and conservation. *Mol. Ecol.* 14, 3095-3107.
- Heads, M. 2004. What is a node? *J. Biogeogr.* 31, 1883-1891.

- Heads, M. 2005. Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. *Cladistics* 21, 62-78.
- Heads, M. 2009. Inferring biogeographic history from molecular phylogenies. *Biol. J. Linn. Soc.* 96, 222-245.
- Hedges, S. B. 1996a. Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica* 52, 466-473.
- Hedges, S. B. 1996b. Historical biogeography of the West Indian vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 163-196.
- Hedges, S. B., Estrada, A. R., Thomas, R. 1992. Three new species of *Eleutherodactylus* from eastern Cuba, with notes on vocalizations of other species (Anura: Leptodactylidae). *Herp. Mon.* 6, 68-83.
- Hedges, S. B., Duellman, W. B., Heinicke, M. P. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa* 1737, 1-182.
- Henderson, A., Galeano, G., Bernal, R. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hillis, D. M., de Sá, R. 1988. Phylogeny and taxonomy of the *Rana palmipes* group (Salientia: Ranidae). *Herp. Mon.* 2, 1-26.
- Humphries, C. J., Parenti, L. R. 1999. Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Ibarra Manríquez, G., Villaseñor, J. L., Durán, R., Meave, J. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan peninsula. *J. Biogeogr.* 29, 17-29.
- Iturralde-Vinent, M. A., and MacPhee, R. D. E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 238, 1-95.
- Iturralde-Vinent, M. A., and the field workshop group. 2004. Scientific report of field workshop to the Nicoya complex in Costa Rica. IGCP Project 433: Caribbean plate tectonics.
- Kennan, L. 2000. Large-scale geomorphology in the central Andes of Peru and Bolivia: Relation to tectonic, magmatic and climatic processes. In:

- Summerfield, M. (Ed.), *Geomorphology and Global Tectonics*. Wiley, London, pp. 167-192.
- Kennan, L., and Pindell, J. 2009. Dextral shear, terrane accretion and basin formation in the Northern Andes: Best explained by interaction with a Pacific-derived Caribbean plate. In: James, K., Lorente, M. A., and Pindell, J. (Eds.), *The geology and evolution of the region between North and South America: Geological Society, London, Special Publications 328*, pp. 487-531.
- Keppie, J. D. 2004. Terranes of Mexico revisited: 1.3 billion year odyssey. *Int. Geol. Rev.* 46, 765-794.
- Keppie, J. D., and Morán-Zenteno, D. J. 2005. Tectonic implications of alternative Cenozoic reconstructions for southern Mexico and the Chortis Block. *Int. Geol. Rev.* 47, 476-491.
- Koepfli, K. P., Gompper, M. E., Eizirik, E., Ho, C. C., Linden, L., Maldonado, J. E., Wayne, R. K. 2007. Phylogeny of the Procyonidae (Mammalia: Carnivora): molecules, morphology and the Great American Interchange. *Mol. Phylo. Evol.* 43, 1076-1095.
- Lavin, M., Wojciechowski, F., Richman, A., Rotella, J., Sanderson, M. J., Beyra Matos, A. 2001. Identifying tertiary radiations of Fabaceae in the Greater Antilles: alternatives to cladistic vicariance analysis. *Int. J. Plant Sci.* 162(6 Suppl.), S53-S76.
- León-Panigua, L., Navarro-Sigüenza, A. G., Hernández-Baños, B. E., Morales, J. C. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Mol. Phylo. Evol.* 42, 653-664.
- Lewis, J. F., Escuder-Viruete, J., Hernaiz-Huerta, P. P., Gutiérrez, G., Draper, G., Pérez-Estaún, A. 2002. Subdivisión geoquímica del Arco Isla Circum-Caribeño, Cordillera central Dominicana: Implicaciones para la formación, acreción y crecimiento cortical en un ambiente intraoceánico. *Act. Geol. Hisp.* 37, 81-122.

- Liebherr, J. K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Can. Entomol.* 126, 841-860.
- Liede, S., and Maeve, U. 2004. Revision of *Metastelma* (Apocynaceae-Asclepiadoideae) in southwestern North America and Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91, 31-86.
- Luna-Vega, O., and Alcántara, O. 2002. Placing the Mexican cloud forests in a global context: A track analysis based on vascular plant genera. *Biogeographica* 78, 1-14.
- Luna-Vega, I., Alcántara, O., Morrone, J. J., Espinosa Organista, D. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, México. *Div. Distrib.* 6, 137-143.
- Lynch, J. D. 1997. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* II. A review of the *Eleutherodactylus Sulcatus* group. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 21, 353-372.
- Lynch, J. D., Ardila-Robayo, M. C. 1999. The *Eleutherodactylus* of the *taeniatus* Complex in western Colombia: Taxonomy and distribution. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23, 615-624.
- Mateos, M., Sanjur, O. I., Vrijenhoek, R. C. 2002. Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution* 56, 972-984.
- Márquez, J., and Morrone, J. J. 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Act. Zool. Mex.* 90, 15-25.
- McDowell, T., Volovsek, M., Manos, P. 2003. Biogeography of *Exostema* (Rubiaceae) in the Caribbean region in light of molecular phylogenetic analyses. *Syst. Bot.* 28, 431-441.
- Meschede, M., Frisch, W., Sick, M. 1988. Interpretación geodinámica de los complejos ofiolíticos de Costa Rica. *Rev. Geol. Amer. Central* 8, 1-17.
- Moran, R. C. 1991. Monograph of the Neotropical fern genus *Stigmatopteris* (Dryopteridaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78, 857-914.

- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis SEA 3, Zaragoza, España.
- Morrone, J. J. 2004a. Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, Mexico, D.F.
- Morrone, J. J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. Rev. Bras. Entomol. 48, 149-162.
- Morrone, J. J. 2005. Cladistic biogeography: Identity and place. J. Biogeogr. 32, 1281-1284.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. Ann. Rev. Entomol. 51, 467-494.
- Morrone, J. J. 2009. Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies. Columbia University Press, New York.
- Morrone, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: An evolutionary approach. Ecography 33, 355-361.
- Morrone, J. J., Carpenter, J. M. 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.
- Morrone, J. J., and Crisci, J. V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. Annu. Rev. Ecol. Syst. 26, 373-401.
- Morrone, J. J., Márquez, J. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. J. Biogeogr. 28, 635-650.
- Murakami, N., Moran, R. C. 1993. Monograph of the Neotropical species of *Asplenium* sect. *Hymenasplenium* (Aspleniaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 80, 1-38.
- Navarro, A. G., Peterson, A. T., López-Medrano, E., Benítez, D. H. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. Wilson Bull. 113, 363-372.

- Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T., Nyari A., García-Deras, G. M., García-Moreno, J. 2008. Phylogeography of the *Buarremon* brush-finch complex (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. *Mol. Phylogen. Evol.* 47, 21-35.
- Negron-Ortiz, V., Watson, L. E. 2003. Hypotheses for the colonization of the Caribbean Basin by two genera of the Rubiaceae: *Erithalis* and *Ernodea*. *Syst. Bot.* 28, 442-451.
- Nelson, G., and Platnick, N. I. 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G., Ladiges, P. Y. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Amer. Mus. Novit.* 3167, 1-58.
- Nelson, G., and Ladiges, P. Y. 2003. Geographic paralogy. In: Morrone, J. J., and Llorente-Bousquets, J. (Eds.), Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico City, pp. 173-177.
- Nihei, S. S., and Carvalho, C. J. 2007. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl and Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Syst. Entomol.* 32, 477-501.
- Nixon, K. C. 1999. About Winclada. Ithaca, N.Y. Available at http://www.cladistics.com/about_winc.
- Norman, J. E., and Ashley, M. V. 2000. Phylogenetics of Perissodactyla and tests of the molecular clock. *J. Mol. Evol.* 50, 11-21.
- Novick, R. R., Dick, C. W., Lemes, M. R., Navarro, C., Caccone, A., Bermingham, E. 2003. Genetic structure of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. *Mol. Ecol.* 12, 2885-2893.
- Ohi-Toma, T., Sugawara, T., Murata, H., Wanke, S., Neinhuis, C., Murata, J. 2006. Molecular phylogeny of *Aristolochia* sensu lato (Aristolochiaceae) based on Sequences of *rbcl*, *matK*, and *phyA* Genes, with special reference to differentiation of chromosome numbers. *Syst. Bot.* 31, 481-492.
- Ortega-Gutiérrez, F., Ruíz, J., Centeno-García, E. 1995. Oaxaquia: A Proterozoic microcontinent accreted to North America during the late Paleozoic. *Geology* 23, 1127-1130.

- Parenti, L. R. 2007. Common cause and historical biogeography. In: Ebach, M. C., and Tangney, R. S. (Eds.), *Biogeography in a changing world*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 61-82.
- Pérez-Emán, J. L., Mumme, R. L., Jablonski, P. G. 2010. Phylogeography and adaptative plumage evolution in Central American subspecies of the slate-thoated redstart (*Myioborus miniatus*). *Ornithol. Monogr.* 67, 90-102.
- Peterson, A. T., Rice, N. H., Navarro-Sigüenza, A. G. 2004. Geographic variation in the Rosy thrush tanager (*Rhodinocichla rosea*) complex of Mesoamerica (Aves: Passeriformes). *Biota Neotropica* 4, 1-7.
- Pfeifer, H. W. 1966. Revision of the North and Central American Hexandrous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 53, 115-196.
- Pindell, J. L. 1993. Regional synopsis of Gulf of Mexico and Caribbean evolution. GCSSEPM Foundation 13th Annual Research Conference Proceedings, pp. 251-274.
- Pindell, J. L., and Barret, S. F. 1990. Geological evolution of the Caribbean region: a plate-tectonic perspective. In: Dengo, G., and Case, J. E. (Eds.), *The Caribbean region*. Geological Society of America, Boulder, Colorado, pp.405-432.
- Pindell, J. L., and Kennan, L. 2001. Kinematic Evolution of the Gulf of Mexico and Caribbean. GCSSEPM Foundation 21st Annual Research Conference Transactions, Petroleum Systems of Deep-Water Basins, pp. 193-220.
- Pindell, J. L., and Kennan, L. 2009. Tectonic evolution of the Gulf of Mexico, Caribbean and northern South America in the mantle reference frame: an update. In: James, K., Lorente, M. A., and Pindell, J. (Eds.), *The geology and evolution of the region between North and South America*: Geological Society, London, Special Publications 328, pp. 1-55.
- Pindell, J. L., Kennan, L., Maresch, W. V., Stanek, K. P., Draper, G., Higgs, R. 2005. Plate kinematics and crustal dynamics of circum-Caribbean arc-continent interactions, and tectonic controls on basin development in proto-Caribbean margins. In: Avé-Lallemant, H., and Sisson, V. B. (Eds.),

- Caribbean-South American plate interactions. Geological Society of America, Special Papers 394, pp. 7-52.
- Pindell, J. L., Kennan, L., Stanek, K. P., Maresch, W. V., Draper, G. 2006. Foundations of Gulf of Mexico and Caribbean evolution: eight controversies resolved. *Geologica Acta* 4, 89-128.
- Quijano-Abril, M. A., Callejas-Posada, R., Miranda-Esquivel, D. R. 2006. Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *J. Biogeogr.* 33, 1266-1278.
- Ramírez-Barahona, S., Torres-Miranda, A., Palacios-Ríos, M., Luna-Vega, I. 2009. Historical biogeography of the Yucatan Peninsula, Mexico: A perspective from ferns (Monilophyta) and lycopods (Lycophyta). *Biol. J. Linn. Soc.* 98, 775-786.
- Rheindt, F. E., Norman, J. A., Christidis, L. 2008. Phylogenetic relationships of tyrant-flycatchers (Aves: Tyrannidae), with an emphasis on the elaeniine assemblage. *Mol. Phylo. Evol.* 46, 88-101.
- Rogers, R. D., Mann, P., Emmet, P. A. 2007. Tectonic terranes of the Chortis block based on integration of regional aeromagnetic and geologic data. In: Mann, P. (Ed.), *Geologic and tectonic development of the Caribbean plate in northern Central America*. *Geol. Soc. Am. Special Paper* 428, 65-88.
- Rosen, D. E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24, 431-464.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27, 159-188.
- Rosen, D. E. 1985. Geological hierarchies and biogeographical congruence in the Caribbean. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72, 636-659.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, Mexico City.
- Salzman, V., Judd, W. S. 1995. A revision of the Greater Antillean species of *Bactris* (Bactridinae: Arecaceae). *Brittonia* 47, 345-371.
- Sánchez-González, L. A., Morrone, J. J., Navarro-Sigüenza, A. G. 2008. Distributional patterns of the Neotropical humid montane forest avifaunas. *Biol. J. Linn. Soc.* 94, 175-194.

- Sánchez-González, L. A., Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T., García-Moreno, J. 2007. Taxonomy of *Chlorospingus ophthalmicus* in Mexico and northern Central America. Bull. British Ornithologists' Club 127, 34-49.
- Savage, J. M. 1987. Systematics and distribution of the Mexican and Central American rainfrogs of the *Eleutherodactylus gollmeri* Group (Amphibia: Leptodactylidae). Fieldiana 33, 1-57.
- Savage, J. M., Myers, C. W. 2002. Frogs of the *Eleutherodactylus biporcatus* group (Leptodactylidae) of Central America and northern South America, including rediscovered, resurrected, and new taxa. Amer. Mus. Novit. 3357, 1-48.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (hummingbirds). In: del Hoyo, J., Elliot, A., and Sargatal, J. (Eds.), Handbook of the birds of the world, Lynx Editions, Barcelona, vol. 5, pp. 468-680.
- Schuster, J. C., Cano, E. B., Reyes-Castillo, P. 2003. *Proculus*, giant Latin American passalids: Revision, phylogeny and biogeography. Act. Zool. Mex. 90, 281-306.
- Schwartz, A., Henderson, R. W. 1991. West Indian Amphibians and Reptiles: Distributions, descriptions, and natural history. University of Florida Press, Gainesville, Florida.
- Sedlock, R. L., Ortega-Gutiérrez, F., Speed, R. C. 1993. Tectonostratigraphic terranes and tectonic evolution of Mexico. Geol. Soc. Am. Special Paper 278, 1-153.
- Skean, J. D. 1993. Monograph of *Mecranium* (Melastomataceae-Miconieae). Syst. Bot. Mon. 39, 1-116.
- Smith, J. F., Stevens, A. C., Tepe, E. J., Davidson, C. 2008. Placing the origin of two species-rich genera in the late cretaceous with later species diverge in the tertiary: A phylogenetic, biogeographic and molecular dating analysis of *Piper* and *Peperomia* (Piperaceae). Plant Syst. Evol. 275, 9-30.
- Sousa, S. M. 1993. El género *Inga* (Leguminosae: Mimosoideae) del sur de Mexico Y Centroamérica, estudio previo para la Flora Mesoamericana. Ann. Missouri Bot. Gard. 80, 223-269.

- Taylor, C. M. 1989. Revision of *Palicourea* (Rubiaceae) in Mexico and Central America. *Syst. Bot. Mon.* 26, 1-102.
- Taylor, C. M. 1992. Revision of *Cosmibuena* (Rubiaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79, 886-900.
- Taylor, C. M. 1994. Revision of *Hillia* (Rubiaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81, 571-609.
- Taylor, C. M. 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotriaceae) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84, 224-262.
- Trénel, P., Gustafson, M. H. G., Baker, W. J., Asmusen-Lange, C. B., Dransfield, J., Borchsenius, F. 2007. Mid-Tertiary dispersal, not Gondwanan vicariance explains distribution patterns in the wax palm subfamily (Ceroxyloideae: Arecaceae). *Mol. Phylo. Evol.* 4, 272-288.
- van der Werff, H. 1993. A revision of the genus *Pleurothyrium* (Lauraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80, 39-118.
- van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and southern Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89, 429-451.
- Vázquez-Miranda, H., Navarro-Sigüenza, A. G., Morrone, J. J. 2007. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean Basin Islands: a parsimony perspective. *Cladistics* 23, 180-200.
- Warren, B. R., and Crother, B. I. 2001. Métodos en biogeografía cladística. El Ejemplo del Caribe. In: Llorente-Bousquets, J., Morrone, J. J. (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico City, pp. 233-243.
- Zona, S. 1990. A monograph of *Sabal* (Arecaceae: Coryphoideae). *Aliso* 12, 583-666.
- Zuloaga, F. O. 1987. A revision of *Panicum* subgenus *Panicum* section *Rudgeana* (Poaceae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74, 463-478.

TVBe

01000000001110001101001010000000000010000000000001001000011000
0001000000001011000000100000100000000001100000010000000000000010
0000000000000000000000000000000000001000000000000000000010100100
0010000000000000000000000000000000001000100001000000000000000000
00000000000000000000000000000000000010000000000000000010000000000000
00100
000000000110000000100100000100000000000000000000000000000000000000
000011000000000000000000000000000000101101100011010100000010001
101000100001000111000100101110010001000010000010010001000001110101
1101110110100101010101010101101110000000000000000010000000000000
001000111100000000011100
0100001000110000000000
00
000000001010011100111101101001001100

BaBa

000000000000100001001001010000000000001000000000000000001000001000
00000000001010001000
0010010000
00
00100000000000000
000
000000000110000000100100000100
00011100
10100010010100001100010010110101000110001001001000000000000000000000000000000000000
000001000011010011000101010000100
00101000000000001100
000
000
0000001000000010001011100001001001100

SMSu

010000000101110001001000011000010010101000010010000001000000011000
0001001000011010010000100
000
0000001101000001000
000
000
0000000001000000001001010001000
0000100
000010110101100000000000101000010001100010010000000001001001000101
11011100011101010101010101000001100
000
01000101000
000
000000110001011101111101101001011101

MPCo

```

1110000001011111111101001110001111010100010010000000001000011100
000100100011011010000010000101100000000110010000100000001000100011
0000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001100001000000010000100
1000001101000001000000000000000000000000000001011100001010000000000111100000
000000000000000000000100011100111010000000001001110000001111000000
000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100
000000000111100010100111000100000001000000000000000000000000000000000000000000
0001111100000000000000000000000000000001110000101101011100011110010111
11011001010110110100110110100101001110111111110110111001101110101
111111101110010110101010001010000000000000000001010000000000000000
00000000000000000000000000000000000000000000000000000000100010110000000011100
000000010000000000000000000000000000000101100000000000000000101001000000
000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000110000
001010100100011111111101101001001101

```

MeGu

```

11110000011111111111011111111011010101101011011000100000010011000
10010011001111100000001000010110000000000001000000010101000000010
00100000000000000000000000000000001111001000001100010110000010000001110110
000001110101000110000010010000111001111100001000100000000100100000
00000000000000000000000000000000000001001010100000000000001011100011000000000
0000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100
000000000111010010101111000100000001000000000000000000000000000000000000000
00000111000001000000100000000000000000001101010000010100011000010011
101111010010000010000001110110100101000000101000101010001001110001
0010101111001101101000010100100000000000000000000000000000000000000000000000000
00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001000
010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001000
111000000000000000000000000000000010100000000000000000000000000000000000000000001100
0001010000000111111111101101001111101

```

YuPe

```

000000000010111111110010001000001010000011010000000000001000000000
0000001000010100000000000001000000000000000100000000000000000000000000
00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
00000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000000000
000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100
0000000000010100000000010001000000010000000000000000000000000000000000000000000000000000000
0000011110000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
0000000100000100000100000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
0010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
0000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001000
0000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
0000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
0000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
000000000000001001011100001001101001

```

Chia

111000000011111111111010111001111110101101110111000101001000011000
00010011001111101000001000011101000000000010000101011100000101010
100000000000000000000000001111001010101000010111000010000010110110
00100011011100010000001000000101001111100001000100000001101100000
000000000000000000001000111001110100000010010101000000011111000000
00100
000000000111111110101111000100000001000000000000000000000000000000
00000111000000000000100000000000000111100110000010100011010010001
111111011011000010000011101101100101111101110000111111110101110111
111110110101111100010001010101000000000000000000000000000000000000
00
01000100
111101010100
1100
1100

ECAm

11111111111101111110010011111111111111111111111011111111111011101111
111111111111111100110111011100011000000001001101011101111000000
01111000
0111111111101111101011110110111111011110111011111101011111
000001010000001000001111011110110101111111111111000000111100000110
010100000000001000
001000010111011110111111001000000010000000000000000000000000000000
0000000100
01011101101000000001001101000101100000100100000111011000010101010
111111101010011000100010001000000000000000000000000000000000000000
00
111110001000
000011101011111111101000111111010111000000000000000000000000000000
00

WPIs

011011110101101010110010001101001101111100111010010000011001101001
11010011000010110000001100010000100000000010011000010001110000000
001100
110001110110100111010011001101011011011000000010000000001000100000
000001000000001000000101000001000000000001001111000000000100000000
0100
000000000101000010101011100100000001000000000000000000000000000000
00000100
00000100
1000100000010011000100
00
0100
0000000000010000111100
00

Jama

01000000000010111110000110110111010100010011001000000000000000000
00010000000000010000000000001000000000000000000000000001000000000000
000
000000000000000000000000000000010001000000000000010000000000000000
00000000000000000100000000000000000000000001010000001000000000
00100010000000000100000000010001000000001000000000000000000000000
00000000011000000010000100010000000000001000000000000100000100000
01000000010011100000000000000000000110000000000000000000000000000
00100000000000000000100
00000000000000000000000000000000011111111111111100000000000000000
0000000000000000000001000
00000000000000000000010100100000000000000000000000000000000000000
000
000000000000011011111101111111101000

Hisp

110000000001010111110000111110100010100000010101000000000000000000
00010000000000000000100000000100000010111000001100000000000000000
000
0000000000000000000000000000000100010000000000000100100000000
00000000000000000001000000000000000000000000000000000000100000000
00000010000000000001111101110011010101111000000000000000000000000
00000000011100000000010001011100111010011100000111111010011000000
00000000001101001010000010000110100000000000000000000000000000000
0010000000000000000001000
00100111101111
111111111111011110000100000000000000000000110000000000000000000
00000000000000000110010101100100000000000000000000000000000000000
000
00000000000001101111110111111111010

PuRi

01000000000011000000010011111010001010000001000100000000000000000
000100000000000000010000000010000000000000000100000000000000000
000100
000000000000000110000000000000000100011000000000000100000000000
000
000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000
00000000011100000000011000010000010000001000000000000010110000000
00000000000101000011000
00100
00100
000
000000000000000000010000000010000000000000000000000000000000000
000
000000000000011011111100111111110010

LeAn

00000000000100000010100100010011010000000000000000000000000000000000
000100000000000000100000000100000010100000010100000000000000000000
00100000000000100
0001100000000000100000000000
00000000000100
0000000001100000000001000010000000000000000000000000000000010000000000
00000000000010000100000000000000001100000000000000000000000000000000
001000
001000000100
00000000000000000011110111111000000000000000000000000000000000000000
0000000000000000000000000000000000101000000000000000000000000000000000
00
000000000000011011111101101010101000

Choc

110111000000100110110000011101001011111100000010110010100001100111
1111111111101011010011111110000000000000001001000001000101000000
00100000000000100000000001100000100001011101000110101110100100010
0101110111010111011111100011000101101010000001000100000010000100
000010000001001000000100000001010011100000101001000000100100000000
0000000000000110000000000000000000000000000100100000000101101100000
001000010111011010111111100000000010000000000000000000000000000000
0100000100000000000000000000000000011000000000000000000001001110
000000000000000000000000001000000001000000001000000000000000000010
100000110101000100
0001100000000
00000000000000000000000000000000000010000010100000000000000000000000
00000000000000000000000000000000000000100010100010001000000000000000
000000000000011111111111101001001101

Mara

111000000000100010100000010101110110100100111111000000100100100000
100100100000000001000010100101000000000000010000000000000000000000
001001001000000100000100000000
000000100100100100000010000000000001011111001010000000100000000010
0000000000000010000000000001000000000000000000000000000001100000000
000000000100000100000000000000000000000000010000000000000000000100
00000000011100000010001000
0000000100000000000000000000000000010010000000000000000000001010001
00
1000001000
00
00
00
0000000000000111111111111100001001001

VeCo

1110000000001010111100101000011000101000000011100010000000010000
00010000000010000100000000010100000000000010000000000000000000
0010000000010000000
00000010011000010000000100000000101001001000000000000100000000010
001000000000001000000000000110000011000000000010000000000000000
0000000001011000000000000000000000000000000110000001000000001001100
000010001110000000101100
00000000000010000000000000000000000100000000000000000000000000
00100
100000001000
00
0010000000000000000000
00000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000
00000000000001101111111110000101101

TrTo

01000000000000000000100110001100010101000000101000000000000010000
00010000000010000100000000010100000000000000000000000000000000
00
000000000100
00
0000000001100000001000
00000001000000000100
00
100000001000
00
0000000000000000000000000000000000010010000000000000000000000000
00
000000000000011011111101100001100001

Magd

1100110000011100101000001011011111111110100101010001001010100000100
1111100010011011010010111001000000000000000100000001000101000000
0011000000000010000000001010000000001001000001010000100100001110
001010100110100110101101100100001011010110001011000100100000001000
00010000000001000000000100001100000010000000000000000000000000
0000000101000001000000000000000000000000000110100000000100111000010
00101001111100000010111100000000000000000000000000000000000000
00
00
100000100100
00
0010000010000000000000000000
00010111000000100000000000
000000000000011111111111100000001101

WeEc

0101000010001000000100100011010110001000000001001001100000000011
01010001000000010100111100010000000000000000100000000100000000
00000101000000000010000000000000000000001000001010000010000000110
000000100010000111010000000100000010010100100101000100100000000000
0100000000000110000000000000010000001000000010010000000000000000
0000000010000011000000000000000000000000000001010000000000000000
00000001011000100011011100
00
00
00
0000000100
00
00
00
00
00000000000011111111111100000001101

ArEc

0101000000001000001000000000010000000000000000100000000000000000
0000000000100001000000100010000000000000000000000000000000000000
0000000100000000000000000010000000000000100000000000000000000110
0000001000000000100000000000000000010000000000000001000000000000
000000000000000000000000000000000000100000010000000100000000000000
00
00000000001110010001100100
00
00
00
00
00
00
00
00
0000000000001101111110010000000001

TuPi

0101000000000100000100000010000000001000000000000000000000000001
00
0010000011100010001010011000010000000000000000101000000100000000
00000010010000010001000000010000000100000000000000100100001000100
0000000000000000000000000000100000010000000100000000001000000000
00000000000000010010
0000000001110000000000000000000100000000000000000000000000000000
00
00
00
00
00
00
00
00
000000000000110011111100001000000001

Napo

11010000100010001000000001101110111100100011010101000010001000101
 100100000100000010100000000000000000000000010000000100000000000000
 001000100100100001011110111000100000010001000001010001000100000110
 000001100100000110110001000100001010000101101110001100100000001100
 1001001001101011100000000001100000010000000000100000000100000000
 00000001100000100000000000000000000000000000000000001101010010110011000011
 100110111110001001101111000000010000000000000000000000000000000000
 001010
 00
 1000
 00
 0000000000000000000000000000000000000100100000000000000000000000000000
 001010001000000000000
 0000000000000011111111111111101000000101

Imer

110101000000000011000000001000000101001000110000000000000000001000100
 100000000000000000000000010100000000000000001000000010000000000000
 001000000000000000000000000010001000000000000000000001000000100000110
 000000000010000000000010000100001010000100000000000000000000000000100
 00000000010000000000000000000001000000000000000000100000000000000000
 100100001011010110001011011
 010111011110000011010100
 00100
 00
 00
 00
 0001000000000
 0000000000000000000000000000000000000100100000000000000000000000000000
 00
 00000000000001101111111010000001101

Guya

11000000000011001000000000100100010100100011000000000100001100100
 100100000000010000000000010000000000000000100000000000000000000000
 001000100000000000000000000000
 00000000001010000011000100000000101100000000001000000000000000001000
 00100000110000000000011000
 00000000001000110001011010110001011011
 00101101111100000110101000
 0000001000100
 0000000000000000000000001000
 00
 00
 00
 00
 00
 00
 0000000000000111111111101000001001000

Chia

1110001110000000001110000100000000111011111110111011110000001100
1101101100011111111111000000001111101000000000000000110

ECAm

1111111101111111001111100111000000111111111110111011110000001111
000111110001111111111111000000011101000000000000000000

WPIs

111100000000000000001110000110000000000011111111000011110000001111
000000000001111111011000000000011101000000000000000000

Baha

00
00000000000000000000000011100000000000000000000111000

Cuba

100001011100000000110100001101110100010010001000100010001001000
1001001000000000000011000111001111101111010111110111111

Jama

10000101111000000000100000111101100000000000000011110000000000
000000000001101100001100011100111100000000100010100000

Hisp

10000101110000000011010000111111100000000000000000000000000000
0000000000011100011011000000001100101111011110011111111

PuRi

0000000000000000000000001000000001000000000000000000000000000000
0000000000011100011011000000001111000011011100011110100

LeAn

1100
00000000000111000000110000000011110000000000000000110000

Choc

11111100000001111001101100111000000111011100000000111100001111111
0001111100011111111111111000001010101000000001100000000

Mara

1111100000000110000000100011100000011110000000000000000000000000
0000000000011110110110000000011110000000000000000000000

VeCo

111110000000011000000010000000000001111111000001110111000000000000
11111011100111111000111100000000000000000000000000000000000000

TrTo

11001110000
111000000000001100001100110000

Magd

111110111000011100000011001110000001111111000001110111100001111111
111000000111111110001111100000001100000000000000000000000000000000

VeLi

111110000000011100000000000000000000001111000000000000000000000001110000
111000000110001100001100000000001100000000000000000000000000000000

Cauc

11111111101110000001101110111000000111011111111111111111100000001111
111111110111111111110111110000011110000000000000000000000000000000

Gals

00
0000000000011100

WeEc

111100111000000000000001100111000000000000000000000000111100000001111
0000000000011111100011111000000110000000000000000000000000000000000000

ArEc

00111001111000000000000
000000000001111111101100

TuPi

00000000000000000001111100001000
00000000000000000001101100000001100110010100000000000000000000000000000000

Napo

111111111000011110000011111110000000000111111111111111111111111110000
1111111101111111100011111000001111110010100000000000000000000000000000

Imer

00000000000011110000000000000000000011110000000111111111111111110000
1111101111111111100011111000

Guya

11000000000001101100000001100000011110000000111111111111111110000
111110111111111111111011111000

Rora

110000000000111100001000110000001111000000011011111111110000
1111101111111111100011110000000000000000000000000000

Varz

00000000000011110000111000000000000000000000111111100001110000
11111011111111111000111110001000011001010000000000000

Ucay

0000000000001110000000000000000000000000000111111100001110000
111000001111111110111110001000011001010000000000000

Made

00011111111101110000
0001101111011111100011000000000000000000000000000000

NAPa

11111111000011110010011111110000011111110000111111100001111110
1110000000111111110111110000001111001010000000000000

Flor

000000000000000000000000000000000000111000000000000000000000
0000000000000000000000000000000000011000000000001100000000

NeaR

00
00

NeoR

11100010101000001100000000000000000000000011111000000000000001100
11011011010100100100100100100100100000000000000000000000000000

Appendix 3. Paralogy-free subtrees

Stigmatopteris (Morán, 1991). Components 1-13
(RTU, (K, Waki, (s, GLN, (Pf, (YZbc, (OXi, dp))))))
(s, RTU, (HJNOdf, bip)) (s, HJNOdfip, (TU, R)) (s, (T, (d, o)))

Hillia and Cosmibuena (Taylor, 1994). Components 14-28
(J, (YZ, (bckn, (Xijlmp, O)))) (J, (s, k)) (p, (JRU, Xd, (LP, KNOh)))
(RTUVWYZagl, (Oxbfh, (dm, (i, p)))) (N, (KPYiklp, Oxbdf))

Bactris (Salzman and Judd, 1995). Components 29-31
(OXYbdfhip, (R, (T, U)))

Mecranium (Skean, 1993). Components 32-35
(V, T, (U, R)) (R, (T, U))

Philodendron (Gauthier et al., 2008). Components 36-77
(R, (HK, (NXd, (Ycjkp, Ob, Zl)))) (R, (HK, (DIJLNPZiq, Oxbdp)))
(R, (HK, (g, (GLMNO, (Pdi, s)))) (R, (HK, (Zl, JLMNOB, (dgijkmnp, o))))
(R, (HK, (Z, M, (JLNOPTXbdf, ijklmnop)))) (R, (HK, (o, (ijk, l))))
(R, (HK, (Xabcko, ijlmnp))) (R, (s, GJKLMN, (Hp, (Pbdf, OX))))
(R, (s, GJKLMN, (Zaijklmnp, bcd))) (R, (s, GHJKLMN, Zjklmo, (di, OX)))
(R, (s, GHJKLMN, OXdi, (jlmo, Zk))) (o, s, (bd, cijklmn))

Piper (Smith et al., 2008). Components 78-91
(s, (JMT, (PWYbegijklmn, GKLNOUVXZdfiop)))
(s, (KTYac, (LNPZbijklmno, OXdfgp))) (s, (PUVYdghknp, (LMOX, KN)))
(s, (DKLNORTUVWXYZabcdhijklmnop, GHJP)) (s, (Zl, (OXbdfjkmn, ip)))

Aristolochia (Ohi-Toma et al., 2006). Components 92-100
(s, (K, (DEJMQRT))) (mn, (HIK, F)) (X, (EKNRUWq, LMTVYdhi))
(X, (KNOPVWYb, HIJLRTcdfip))

Exostema (McDowell et al., 2003). Components 101-107
((hn, imp), (GKLMNOPX, (U, R))) ((V, RU), himnp)

Poitea and Pictetia (Lavin et al., 2001). Components 108-111
(R, (V, U)) (TV, (U, R))

Sabal (Zona, 1990; Santiago and Olmstead, 2004). Components 112-115
(r, (q, RX)) (RT, (U, V))

Erithalis (Negrón and Watson, 2003). Components 116-118
(T, (VWa, (RU, Q)))

Ginoria and Haitia (Graham, 2003). Components 119-121
(V, (JLN, (R, U)))

Symbols:

D, Mexican Plateau
E, Tamaulipas
F, Sierra Madre Occidental
G, Sierra Madre Oriental
H, Transmexican Volcanic Belt
I, Balsas Basin
J, Sierra Madre del Sur
K, Mexican Pacific Coast
L, Mexican Gulf
M, Yucatan Peninsula
N, Chiapas
O, Eastern Central America
P, Western Panamanian Isthmus
Q, Bahamas
R, Cuba
T, Jamaica
U, Hispaniola
V, Puerto Rico
W, Lesser Antilles
X, Choco
Y, Maracaibo
Z, Venezuelan Coast
a, Trinidad & Tobago
b, Magdalena
c, Venezuelan Llanos
d, Cauca
e, Galapagos Is.
f, Western Ecuador
g, Arid Ecuador
h, Tumbes Piura
i, Napo
j, Imeri
k, Guyana
l, Roraima
m, Varzea
n, Ucayali
o, Madeira
p, North Andean Paramo
q, Florida
r, Nearctic Region
s, Neotropical Region

DISCUSIÓN GENERAL

Los patrones de biodiversidad a gran escala en tiempo y espacio carecen aún de una teoría integrada convincente que explique su origen (Gaston, 2000). ¿Son ellos el producto de factores ecológicos y representan solamente el ajuste de biotas regionales a climas y hábitats que se han desarrollado desde el último glacial? ¿O están involucrados procesos que se remontan a millones o decenas de millones de años atrás? Recientemente hubo un desarrollo considerable en el entendimiento de la manera en que los procesos geológicos pudieron influir en la formación de los patrones de diversidad a gran escala (Crame y Rosen, 2002).

La consideración de la biodiversidad como un fenómeno tridimensional (espacio, tiempo, forma) debe ser una guía para la biogeografía en su búsqueda por una identidad propia dentro de las ciencias biológicas (Santos y Cappellari, 2009). Dado que la biogeografía es por definición un área de intersección entre otras áreas de las ciencias biológicas y también de las ciencias de la Tierra, los patrones biogeográficos obtenidos deberían ser sometidos a prueba para buscar congruencia con otros patrones biogeográficos provenientes de grupos biológicos distintos del grupo en escrutinio.

El planteamiento de hipótesis derivadas del análisis de un determinado tipo de evidencias debería ponerse a prueba a la luz de otras hipótesis provenientes de un conjunto de evidencias diferentes. La iluminación recíproca en el sentido Hennigiano es el proceso por el cual la sistemática encuentra y corrige sus errores (Mickey y Lipscomb, 1991). La existencia de hipótesis congruentes, obtenidas a partir de bases de datos distintas, revela su grado de robustez. Cuando se busca construir escenarios a partir de una perspectiva vicariante, dichos escenarios pueden ser puestos a prueba a través de análisis con otros grupos que ocupan las mismas áreas y también por la comparación con hipótesis geológicas propuestas para la región (Santos, 2011).

En este marco, la integración de eventos geológicos mayores (tectónica de placas) y procesos relacionados (orogénesis y cambios climáticos) con patrones de diversidad y de distribución biológicas es una consecuencia natural. En el primer caso la relación parece menos conflictiva porque no necesariamente la identificación de patrones de diversidad implica el uso de filogenias. Badgley (2010) hipotetiza que las tasas de diversificación son más altas en escenarios tectónicos activos versus escenarios tectónicos pasivos. La actividad tectónica transforma paisajes de baja elevación, bajo relieve y vegetación y clima espacialmente continuos, en paisajes de alto relieve con gradientes climáticos pronunciados y zonas fragmentadas de vegetación. La complejidad topográfica puede resultar de la deformación en límites de placas convergentes (Andes, Himalayas) o divergentes (rifts del Este de África y del Río Grande). Renema *et al.* (2008) concluyen algo semejante al señalar que los puntos de alta diversidad marina son mucho más antiguos de lo que se pensó y que su relación con eventos tectónicos mayores sugiere que los operadores primarios pueden operar a escalas temporales más allá de aquellas tradicionalmente utilizadas para examinar la biodiversidad.

Los patrones de distribución derivados de la aplicación de métodos de enfoque panbiogeográfico, se pueden comparar directamente con evidencias espaciales tales como rasgos geológicos y tectónicos mayores presentes en el área de estudio. Los patrones de distribución identificados a partir de análisis biogeográficos que implican el uso de filogenias pueden compararse con otras hipótesis espaciales (hipótesis geológicas propuestas para el área en cuestión) con el fin de determinar la congruencia espacial entre ambas hipótesis. El tiempo relativo expresado en un cladograma general de área podría eventualmente corresponder a eventos geológicos mayores de datación conocida, sirviendo estos últimos para datar dicho cladograma.

La importancia fundamental de la geografía es un tema recurrente en los estudios moleculares actuales. Muchos autores están encontrando clados que son radicalmente incongruentes con clasificaciones morfológicas anteriores pero que

son en cambio sorprendentemente geográficos (Uit de Weerd et al., 2004; Noonan y Chippindale, 2006; Stefanovic et al., 2007; Larsen et al., 2007; Stadelmann et al., 2007; Rawlings et al., 2008; Chintauan-Marquier et al., 2010). Los análisis moleculares han revelado un patrón geográfico intrincado y ordenado en la mayoría de grupos examinados, aun en aquellos que están aparentemente bien dispersados, tal como aves y taxones marinos. Las filogenias moleculares son interesantes por sus clados y patrones biogeográficos, pero la datación es uno de los aspectos más débiles del análisis molecular (Heads, 2012).

Una de las formas más utilizadas para calibrar el curso del tiempo evolutivo, ha sido el registro fósil. Los fósiles proveen edades mínimas; sin embargo, los análisis estadísticos del registro fósil de un clado están siendo usados para estimar la edad real de un grupo e interpretado como edades máximas. Esta transformación hace concluir a menudo que la edad de los linajes es demasiado reciente para ser explicado por eventos vicariantes más antiguos y por lo tanto todos los patrones biogeográficos encontrados se atribuyen a eventos de dispersión, y ninguno a eventos de vicarianza. Este es el caso de Camargo et al. (2009), Hedges (2010) y Alonso et al. (2012) por citar algunos ejemplos recientes.

Smith (2001) en un análisis minucioso sobre los sesgos que existen en la estimación de la paleodiversidad concluye: “el deber es ahora para aquellos que desean interpretar patrones taxonómicos en términos de extinciones en masa y radiaciones adaptativas, demostrar primero que el muestreo no es total o parcialmente responsable de la generación de dichos patrones antes de invocar escenarios evolutivos”. Esta advertencia aplica perfectamente a los estudios biogeográficos que invocan invariablemente a la dispersión con base en la lectura literal del registro fósil.

Otros autores (Genner et al., 2007 y Azuma et al., 2008), en cambio, sugieren que la confianza en el registro fósil de cíclidos (peces teleósteos) conduce a una subestimación sustancial de los tiempos de divergencia de los linajes. En cambio, son más congruentes con eventos tectónicos vicariantes del Cretácico que con dispersión transoceánica en el Cenozoico. De acuerdo con

Heads (2012) el uso de calibraciones tectónicas es difícil y muchos rasgos tectónicos tales como zonas de fallas mayores pueden haberse reactivado en diferentes tiempos. Sin embargo, es un método promisorio ya que no asume un reloj evolutivo, ni siquiera uno relajado. En cambio, introduce múltiples eventos tectónicos (en vez de múltiples fósiles) a una filogenia. Esto indica una cronología en la cual las tasas evolutivas pueden mostrar cambios extremos dentro y entre linajes y genes en diferentes tiempos y lugares.

CONCLUSIONES GENERALES

- Las relaciones históricas de un área biológica y geológicamente compleja como la región del Caribe requiere el uso de diferentes herramientas de análisis y sus resultados deben ponerse a prueba con evidencias provenientes de cuerpos de datos diferentes con el fin de tener un escenario evolutivo significativo.
- Tanto el análisis panbiogeográfico como el biogeográfico cladístico reflejaron una historia similar de eventos vicariantes en el área del Caribe.
- La subregión Caribeña no representa una unidad biogeográfica “natural” tal como se encuentra definida.
- La reubicación de algunas provincias biogeográficas dentro de los dominios asignados a la subregión Caribeña ayudaría a refinar el esquema de regionalización biogeográfica actual.
- La incorporación de información geológica empírica (rasgos tectónicos mayores y eventos geológicos de edad conocida) aporta una perspectiva espacio-temporal valiosa en análisis que involucran vicarianza. Adicionalmente el uso de calibraciones tectónicas para datar filogenias y cladogramas de área es un método promisorio.

- El istmo de Tehuantepec podría no representar una barrera biogeográfica conspicua.
- La relevancia del istmo de Panamá no se reduce a los últimos 3 millones de años a partir de lo cual ha funcionado como conexión entre América del Norte y del Sur.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Ali, J. 2012. Colonizing the Caribbean: is the GAARlandia land-bridge hypothesis gaining a foothold? *Journal of Biogeography* 39: 431-433.
- Alonso, R., Crawford, A.J. y Bermingham, E. 2012. Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: *Peltophryne*) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography* 39: 434-451.
- Azuma, Y., Kumazawa, Y., Miya, M., Mabuchi, K. y Nishida, M. 2008. Mitogenomic evaluation of the historical biogeography of cichlids toward reliable dating of teleostean divergences. *BMC Evolutionary Biology*. doi: 10.1186/1471-2148-8-215.
- Avise, J.C. 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* 7: 371-379.
- Badgley, C. 2010. Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography* 33: 220-231.
- Burkart, B. 1978. Offset across the Polochic fault of Guatemala and Chiapas, Mexico. *Geology* 6: 328-332.
- Burke, K., C. Cooper, J. F. Dewey, P. Mann y J. L. Pindell. 1984. Caribbean tectonics and relative plate motions. *In* The Caribbean-South American plate boundary and regional tectonics. Bonini, W. E., Hargraves, R. B. y Shagam, R. (eds.). Boulder: Geological Society of America, Memoir 162. p. 31- 63.
- Briggs, J.C. 1984. Freshwater fishes and biogeography of Central America and the Antilles. *Systematic Zoology* 33: 428-435.
- Camargo, A., Heyer, W.R. y de Sá, R.O. 2009. Phylogeography of the frog *Leptodactylus validus* (Amphibia: Anura): patterns and timing of colonization events in the Lesser Antilles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 571-579.
- Chintauan-Marquier, I.C., Jordan, S., Berthier, P., Amédégnato, C. y Pompanon, F. 2010. Evolutionary history and taxonomy of a short-horned grasshopper

subfamily: the Melanoplineae (Orthoptera: Acrididae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. doi: 10.1016/j.ympev.2010.07.003.

Crame, J.A. y Owen, A.W. 2002. Preface. *In Palaeobiogeography and biodiversity change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic radiations*. Crame J.A. y Rosen B.R. (eds). London, Geological Society, Special Publications 194.

Crame, J.A. y Rosen, B.R. 2002. Cenozoic palaeogeography and the rise of modern biodiversity patterns. *In Palaeobiogeography and biodiversity change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic radiations*. Crame J.A. y Rosen B.R. (eds). London, Geological Society, Special Publications 194: 153-168.

Craw, R.C. 1979. Generalised tracks and dispersal in biogeography: a response to R. M. McDowall. *Systematic Zoology* 28: 99-107.

Craw, R.C. 1982. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: a radical view. *Systematic Zoology* 31: 304-316.

Craw, R.C. 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different? *Systematic Zoology* 32: 431-438.

Craw, R.C. y Weston, P. 1984. Panbiogeography: a progressive research program? *Systematic Zoology* 33, 1-33.

Craw, R.C., y Page, R.D.M. 1988. Panbiogeography: method and metaphor in the new biogeography. *Evolutionary processes and metaphors*. Ho, M.W. y Fox, S.W (eds). pp. 163-189. John Wiley and Sons, New York.

Crisci, J.V., Katinas, L., Posadas, P. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 169 pp.

Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of biogeography* 28: 157-168.

Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("panbiogeografía") de las Américas. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.

- Darlington, P.J. 1938. The origin of the fauna of the Greater Antilles, with discussion of dispersal of animals over water and through the air. *Quarterly Review of Biology* 13: 274-300.
- Donnelly, T.W. 1988. Geologic constraints on Caribbean biogeography. *In* Zoogeography of Caribbean insects. Liebherr, J.K. (Ed.). Cornell University Press, Ithaca. p. 15-37.
- Escalona, A., y Mann, P. 2011. Tectonics, basin subsidence mechanisms, and paleogeography of the Caribbean-South America plate boundary zone. *Marine and Petroleum Geology* 28: 8-39.
- Espinosa, D. y Morrone, J.J. 2000. On the integration of track and cladistic methods for selecting and ranking areas for diversity conservation. *Journal of Comparative Biology* 3: 171-175.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Genner, M.J., Seehausen, Ole., Lunt, D.H., Joyce, D.A., Shaw, P.W., Carvalho, G.R. y Turner, G.F. 2007. Age of Cichlids: new dates for ancient lake fish radiations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 1269-1282.
- Grehan, J.R. 1988. Panbiogeography: evolution in space and time. *Revista Da Biologia, Biology Forum* 81, 469-498.
- Grehan, J.R. 1989. New Zealand panbiogeography: past, present, and future. *New Zealand Journal of Zoology* 16, 513-525.
- Heads, M. 1989. Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: the parallel arcs model. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 549-585.
- Heads, M. 1998. Biogeographic disjunction along the Alpine fault, New Zealand. *Biological Journal of the Linnean Society* 63: 161-176.
- Heads, M. 1999. Vicariance biogeography and terrane tectonics in the South Pacific: analysis of the genus *Abrotanella* (Compositae). *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 391-432.

- Heads, M. 2001. Birds of paradise (Paradisaeidae) and bowerbirds (Ptilonorhynchidae): regional levels of biodiversity and terrane tectonics in New Guinea. *Journal of Zoology, London*, 255: 331-339.
- Heads, M. 2002. Birds of paradise, vicariance biogeography and terrane tectonics in New Guinea. *Journal of Biogeography* 29: 261-283.
- Heads, M. 2006. Biogeography, ecology and tectonics in New Guinea. *Journal of Biogeography* 33: 957-958.
- Heads, M. 2008a. Panbiogeography of New Caledonia, south-west Pacific: basal angiosperms on basement terranes, ultramafic endemics inherited from volcanic island arcs and old taxa endemic to young islands. *Journal of Biogeography* 35: 2153-2175.
- Heads, M. 2008b. Biological disjunction along the West Caledonian fault, New Caledonia: a synthesis of molecular phylogenetics and panbiogeography. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158: 470-488.
- Heads, M. 2009. Evolution and biogeography of primates: a new model based on molecular phylogenetics, vicariance and plate tectonics. *Zoologica Scripta* 1-21.
- Heads, M. 2010a. Biogeographical affinities of the New Caledonian biota: a puzzle with 24 pieces. *Journal of Biogeography* 37: 1179-1201.
- Heads, M. 2010b. The endemic plant families and the palms of New Caledonia: a biogeographical analysis. *Journal of Biogeography* 37: 1239-1250.
- Heads, M. 2012. *Molecular panbiogeography of the tropics*. University of California Press. 565 pp.
- Heads, M. y Craw, R. 2004. The Alpine Fault biogeographic hypothesis revisited. *Cladistics* 20: 184-190.
- Hedges, S.B. 2006. Paleogeography of the Antilles and the origin of West Indian terrestrial vertebrates. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 231-244.

- Hedges, S.B. 2010. Molecular clocks, flotsam, and Caribbean islands. *In* Cox, C.B. y Moore, P.D (eds). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, 8th ed. Blackwell, Oxford.
- Hulseay, C.D., Keck, B.P. y Hollingsworth, P.R. 2011. Species tree estimation and the historical biogeography of heroine cichlids. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 124-131.
- Jestrow, B., Gutiérrez Amaro, J., Francisco-Ortega, J. 2012. Islands within islands: a molecular phylogenetic study of the Leucocroton Alliance (Euphorbiaceae) across the Caribbean islands and within the serpentinite archipelago of Cuba. *Journal of Biogeography* 39: 452-464.
- Larsen, C., Speed, M., Harvey, N. y Noyes, H.A. 2007. A molecular phylogeny of the nightjars (Aves: Caprimulgidae) suggests extensive conservation of primitive morphological traits across multiple lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 789-796.
- Lavin, M., Schire, B.D., Lewis, G., Pennington, R.T., Delgado-Salinas, A., Thulin, M., Hughes, C.E., Beyra-Matos, A., y Wojciechowki, M.F. 2004. Metacommunity process rather than continental tectonic history better explains geographically structured phylogenies in legumes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 1509-1522.
- Lavin, M., Herendeen, P., y Wojciechowki, M.F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54: 530-549.
- Liebherr, J.K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93: 390-406.
- Luna-Vega, I. 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 217-241.
- MacPhee, R.D.E, e Iturralde-Vinent, M.A. 2005. The interpretation of Caribbean paleogeography: reply to Hedges. *Proceedings of the International*

Symposium on Insular Vertebrate Evolution: the Palaeontological Approach. Alcover, J.A y Bover, P. (eds). Monografies de la Societat d'História Natural de les Balears, 12: 175-184.

Mickevich, M.F. y Lipscomb, D. 1991. Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics* 7: 111-139.

Morrone, J.J., y Crisci, J.V. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evolución Biológica* (Bogotá) 4: 119-140.

Morrone, J.J. 1992. Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía histórica de los géneros *Falklandius* Enderlein *Lanteriella* gen. Nov. (Coleóptera: Curculionidae). *Acta Entomológica Chilena* 17: 157-174.

Morrone, J.J. 1993. Revisión sistemática de un Nuevo género de Rhytirrhini (Coleóptera: Curculionidae), con un análisis biogeográfico del dominio Subantártico. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 64: 121-145.

Morrone, J.J. y Lopretto, E.C. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography* 21: 97-109.

Morrone, J.J. 1996. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae, and Caridae). *Journal of Comparative Biology* 1: 123-127.

Morrone, J.J. 2002. El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 61: 1-14.

Morris, A. E. L., I. Taner, H. A. Meyerhoff, y A. A. Meyerhoff. 1990. Tectonic evolution of the Caribbean region; alternative hypothesis. *In* The geology of North America, Vol. H, The Caribbean region, G. Dengo y J. E. Case (eds.). Boulder, CO: Geological Society of America, p. 433–457.

- Noonan, B.P. y Chippindale, P.T. 2006. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 347-358.
- Page, R.D.M., Lydeard, C. 1994. Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10: 21-41.
- Pindell, J. L. 1994. Evolution of the Gulf of Mexico and the Caribbean. *In* Caribbean geology, an introduction. Donovan, S. K. y Jackson, T. A. (eds.). Kingston: The University of the West Indies Publishers' Association (UWIPA), p. 13-40.
- Rauchenberger, M. 1988. Historical biogeography of poeciliid fishes in the Caribbean. *Systematic Zoology* 37: 356-365.
- Rawlings, L.H., Rabosky, D.L., Donnellan, S.C. y Hutchinson, M.N. 2008. Python phylogenetics: inference from morphology and mitochondrial DNA. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 603-619.
- Renema, W., Bellwood, D.R., Braga, J.C. Bromfield, K., Hall, R., Johnson, K.G., Lunt, P., Meyer, C.P., McMonagle, L.B., Morley, R.J., O'Dea, A., Todd, J.A., Wesselingh, F.P., Wilson, M.E.J. y Pandolfi, J.M. 2008. Hopping hotspots: global shifts in marine biodiversity. *Science* 321: 654-657.
- Samek, V., del Risco, E., Vandama, R. 1988. Fitorregionalización del Caribe. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 9: 25-38. Cuba.
- Santos, C.M.D. 2011. Sobre a busca de padres congruentes na biogeografia. *Revista da Biologia. Vol. Esp. Biogeografia*: 6-11.
- Santos, C.M.D. y Capellari, R.S. 2009. On reciprocal illumination and consilience in biogeography. *Evolutionary Biology* 36: 407-415.
- Savage, J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersal or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 464-547.

- Smith, A.B. 2001. Large-scale heterogeneity of the fossil record: implications for Phanerozoic biodiversity studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 356: 351-367.
- Smith, P.L. 1988. Paleobiogeography and plate tectonics. *Geoscience Canada* 15: 261-279.
- Stadelmann, B., Lin, L.K., Kunz, T.H. y Ruedi, M. 2007. Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 32-48.
- Stefanovic, S., Kuzmina, M. y Costea, M. 2007. Delimitation of major lineages within *Cuscuta* subgenus *Grammica* (Convolvulaceae) using plastid and nuclear DNA sequences. *American Journal of Botany* 94: 568-589.
- Uit de Weerd, D.R., Piel, W.H. y Gittenberger, E. 2004. Widespread polyphyly among Aloiinae snail genera: when phylogeny mirrors biogeography more closely than morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 533-548.
- Valentine, J.W. y Moores, E.M. 1970. Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. *Nature* 228: 657-659.
- Valentine, J.W. y Moores, E.M. 1972. Global tectonics and the fossil record. *The Journal of Geology* 80: 167-184.
- Warren, B.R., Crother, B.I. 2001. Métodos en biogeografía cladística. El ejemplo del Caribe. En: Llorente-Bousquets, J., Morrone, J.J. (eds). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico City.
- Wegener, A. 1929. *The origin of continents and oceans*. 4th edition translated by J. Biram. London, 212 p.
- Woodring, W. P. 1954. Caribbean land and sea through the ages. *Geological Society of America Bulletin* 65: 719-732.