

BIOGEOGRAFIA

Conceitos, metodologia e práticas

Organizadores

Leonice Seolin Dias

Raul BorgesGuimarães

1ª Edição

TUPÃ/ SP
ANAP
2016



Organizadores

Leonice Seolin Dias

Raul Borges Guimarães

BIOGEOGRAFIA

Conceitos, metodologia e práticas

1ª Edição

**TUPÃ-SP
ANAP
2016**

ANAP - Associação Amigos da Natureza da Alta Paulista

Pessoa de Direito Privado Sem Fins Lucrativos
Fundada em 14 de setembro de 2003
Rua Bolívia, nº 88, Jardim América,
Cidade de Tupã, Estado de São Paulo.
CEP 17.605-31

Diretoria da ANAP

Presidente: Sandra Medina Benini
Vice-Presidente: Allan Leon Casemiro da Silva
1ª Tesoureira: Maria Aparecida Alves Harada
2ª Tesoureiro: Jefferson Moreira da Silva
1ª Secretária: Rosângela Parilha Casemiro
2ª Secretária: Elisângela Medina Benini

Diretoria Executiva da Editora

Sandra Medina Benini
Allan Leon Casemiro da Silva
Leonice Seolin Dias

Suporte Jurídico

Adv. Elisângela Medina Benini
Adv. Allaine Casemiro

Revisão Ortográfica

Lúcia Maria Pacheco

Contato: (14) 3441-4945
www.editoraanap.org.br
www.amigosdanatureza.org.br
editora@amigosdanatureza.org.br

Capa: Belas paisagens (rios, montanhas, vales, entre outros) observadas no trajeto, realizado por trem, para chegar até Machu Picchu, Peru. Seolin Dias (2014).

Organizadores

Leonice Seolin Dias

Possui graduação em Ciências pela Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Tupã-SP; graduação em Teologia pela Faculdade Teológica Batista de Araraquara-SP; Habilitação em Biologia pelas Faculdades Adamantinenses Integradas de Adamantina-S; Especialização em Ciências Biológicas e Mestrados em Ciências Biológicas e em Ciência Animal pela Universidade do Oeste Paulista de Presidente Prudente-SP; Doutorado em Geografia pela Faculdade de Ciências e Tecnologia/Universidade Estadual Paulista – Campus de Presidente Prudente-SP (2016).

Raul Borges Guimarães

Possui graduação em Geografia - Licenciatura e Bacharelado pela Pontifícia Universidade Católica de São Paulo (1985), mestrado em Geografia Humana pela Faculdade de Filosofia Letras e Ciências Humanas da USP (1994), doutorado em Geografia (Geografia Humana) pela mesma faculdade em 2000 e livre docência pela Faculdade de Saúde Pública da USP em 2008. Desenvolveu dois programas de pós-doutorado: em 2001, no Laboratório de Planejamento Urbano e Cidades Saudáveis da Universidade do Oeste da Inglaterra (UWE), em Bristol (Reino Unido); em 2009, no Departamento de Saúde Ambiental da Faculdade de Saúde Pública da Universidade de São Paulo. Atualmente é professor adjunto do Departamento de Geografia da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, campus de Presidente Prudente. Coordena o Laboratório de Biogeografia e Geografia da Saúde (Centro de Estudos do Trabalho, Ambiente e Saúde - CETAS). Tem experiência na área de Geografia, com ênfase em Geografia da Saúde, atuando também nos seguintes temas: geografia regional e urbana, política pública e cartografia temática.

D541b Biogeografia: conceitos, metodologia e práticas/ Leonice Seolin
Dias e Raul Borges Guimarães. – Tupã: ANAP, 2016.

179 p ; il. Color. 21,0 cm

ISBN 978-85-68242-30-8

1. Biogeografia 2. Ecologia da Paisagem 3. Metodologia em
Geografia. 4. Materiais e Metodos
I. Título.

CDD: 900

CDU: 911/47

Índice para catálogo sistemático
Brasil: Geografia

Prefácio	08
Apresentação	12
Capítulo 1 DOS PROCESSOS NATURALMENTE HUMANOS: REFLEXÕES SOBRE PROCESSOS BIOGEOGRÁFICOS E ALGUMAS SIMILARIDADES COM DINÂMICAS SOCIAIS <i>José Mariano Caccia Gouveia</i> <i>Leandro Gaffo</i>	13
Capítulo 2 ANÁLISE INTEGRADA DO AMBIENTE E OS GEOSISTEMAS: UMA DISCUSSÃO SOBRE O ESTUDO DA NATUREZA <i>Regina Célia de Castro Pereira</i>	31
Capítulo 3 PIRÂMIDES DE VEGETAÇÃO COMO ESTRATÉGIA METODOLÓGICA PARA ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA <i>Mauro Henrique Soares da Silva</i>	51
Capítulo 4 BIOGEOGRAFIA E GEOECOLOGIA DAS PAISAGENS APLICADAS AO PLANEJAMENTO E A GESTÃO AMBIENTAL <i>Edson Vicente da Silva</i> <i>Juliana Felipe Farias</i> <i>José Manuel Mateo Rodríguez</i>	78
Capítulo 5 A CARACTERIZAÇÃO DA VEGETAÇÃO EM PRESIDENTE PRUDENTE-SP E A LEGISLAÇÃO FLORESTAL: DESCOMPASSOS E DESAFIOS PARA A CONSERVAÇÃO DO MEIO AMBIENTE <i>Bruna Dienifer Souza Sampaio</i> <i>Edson Sabatini Ribeiro</i> <i>José Mariano Caccia Gouveia</i>	99
Capítulo 6 ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO DE <i>TEMNOTHORAX</i> MAYR (“MACROMISCHA”, FORMICIDAE) DE CUBA <i>Jorge Luis Fontenla Rizo</i> <i>Leonice Seolin Dias</i>	127

Capítulo 7

ÍNDICE DE VEGETAÇÃO APLICADO À PROTEÇÃO DE MANANCIAIS DE ABASTECIMENTO PÚBLICO DE ITU-SP 141

*Andre de Oliveira Souza
Salvador Carpi Junio*

Capítulo 8

AS MÉTRICAS DA PAISAGEM COMO FERRAMENTA PARA SUBSIDIAR PROPOSTAS DE CORREDORES ECOLÓGICOS EM UNIDADES DE CONSERVAÇÃO EM SERGIPE 162

*Maria do Socorro Ferreira da Silva
Edimilson Gomes da Silva
Rosemeri Melo e Souza*

ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO DE *TEMNOTHORAX* MAYR (“*MACROMISCHA*”, FORMICIDAE) DE CUBA

Jorge Luis Fontenla Rizo²⁸
Leonice Seolin Dias²⁹

INTRODUCCIÓN

“*Macromischa*” es un grupo monofilético de hormigas del género *Temnothorax* Mayr, con 29 especies de Cuba y dos especies de La Española. En sentido general, estas hormigas se caracterizan por sus tegumentos llamativos, con reflejos iridiscentes o metálicos. La talla promedio de estas hormigas es relativamente grande y su morfología se caracteriza por una combinación peculiar de cuerpos esbeltos, espinas muy desarrolladas y la presencia de engrosamientos en las patas (FONTENLA, 2000a).

En estas especies de *Temnothorax* antillanos, se distinguen nueve linajes o grupos morfológicos monofiléticos de especies y dos grupos ecológicos. El grupo arborícola construye sus nidos en epífitas, árboles o troncos caídos y tiene 17 especies, pertenecientes a los linajes *sallei*, *gibbifer*, *splendens*, *squamifer*, *purpuratus* y *punicans*. El grupo petrícola construye sus nidos en pequeñas hendiduras y oquedades de rocas cársticas, y comprende 14 especies contenidas en los linajes *iris*, *versicolor* y *porphyritis*. Al interior de las colonias se accede por una entrada tubular de material cartonoso, peculiaridad muy distintiva de este grupo y prácticamente único entre las hormigas. La mayoría de las especies arborícolas (80%) se distribuyen por la región oriental de Cuba y la mayoría de las petrícolas (86%) por las regiones central, centro-occidental y occidental. El grupo petrícola representa un cambio en la conducta de nidificación y agrupa la especies más derivadas evolutivamente (FONTENLA, 2000b, 2004).

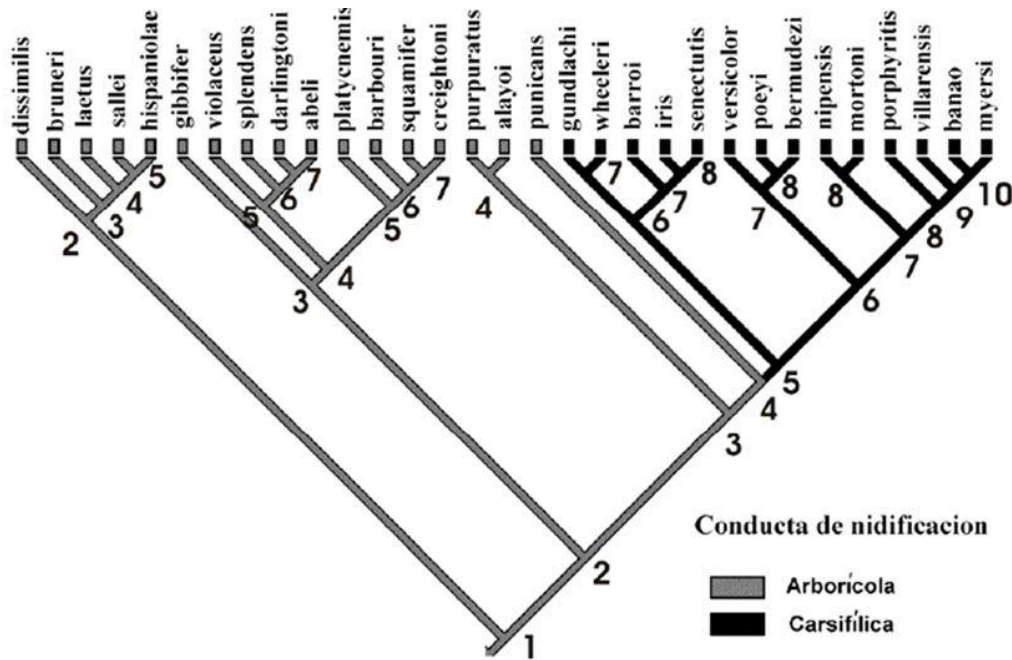
Según Fontenla (2004), en la evolución espacial del grupo es posible distinguir dos etapas generalizadas. La etapa centro-oriental se corresponde con los eventos de especiación más antiguo y la centro-occidental con eventos de especiación más derivados. Las especies más derivadas del grupo arborícola se encuentran en el nodo 7

²⁸ Prof. Dr. Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba. E-mail: fontenla@ecologia.cu

²⁹ Bióloga. Doutora em Geografia, Universidade Estadual Paulista, FCT/UNESP/ Presidente Prudente- SP. E-mail: nseolin@gmail.com

desde la raíz del cladograma, mientras que las especies actuales del grupo petrícola aparecen asociada a los nodos 7-10 (Figura 1). Fontenla (2004) enfatizó el dinamismo espacial en la evolución de este grupo y alertó sobre incongruencias entre el carácter reticulado de este dinamismo y el sentido jerárquico de los métodos cladistas utilizados para inferir los patrones de evolución espacial.

Figura 1. Relaciones filogenéticas de *Temnothorax* arborícolas y petrícolas de Cuba y la Española.



Fonte: Fontenla (2000b).

Un método alternativo de análisis biogeográfico es la panbiogeografía. Este método se basa en la determinación de trazos individuales, trazos generalizados y nodos (MORRONE, 2015). Los trazos individuales unen, por distancia mínima, localidades o áreas de endemismo en la distribución de un taxón. Los trazos generalizados representan espacios superpuestos o anidados de trazos individuales, mientras que los nodos resultan en áreas de convergencia o superposición de trazos individuales o generalizados.

Los trazos generalizados son llamados también componentes bióticos y se interpretan como los espacios geográficos básicos en la evolución de un taxón (Morrone, 2014). Los nodos panbiogeográficos pueden presentar endemismo y diversidad biológica elevada, ausencias de taxones de distribución amplia y constituir límites geográficos o filogenéticos (TALONIA; ESCALANTE, 2013, FERRO; MORRONE, 2014).

Aunque no representa la práctica más usual, se ha planteado que los trazos generalizados resultan de la superposición *significativa* de los trazos individuales. La evaluación estadística se realiza mediante la generación al azar de matrices del mismo tamaño que la original. Cuanto mayor sea el número de matrices generadas al azar que presenten cliques (trazos compatibles) iguales o mayores que los obtenidos a partir de los datos originales, menor será la significación estadística de los TG (ESPINOSA et al., 2002, MORRONE, 2004, 2015).

Una utilidad del enfoque panbiogeográfico es que puede identificar patrones reticulados de evolución espacial, sobre todo por la presencia de nodos. Es de esperar que la combinación de métodos cladistas con panbiogeográficos permita la comprensión más integral de la evolución espacial e histórica de un grupo dado. Con base en lo anterior, el objetivo primario del presente estudio es la determinación de la existencia posible de trazos generalizados y nodos panbiogeográficos entre las áreas de endemismo del clado *Macromischa*, constituido por *Temnothorax* de hábitos arborícolas y petrícolas de Cuba y la Española.

PROCEDIMIENTOS METODOLÓGICOS

Las áreas de endemismo se identificaron sobre la base de combinaciones únicas de especies, con independencia de la presencia o ausencia de endemismos locales (Morrone, 2014a). Estas áreas deben coincidir con límites naturales reconocibles. Los trazos individuales se consideraron como la presencia de las especies en, al menos, dos áreas de endemismo. Los trazos generalizados se identificaron mediante la aplicación del Análisis de Parsimonia del Endemismo (PAE), reconocido como el método más adecuado para identificar trazos generalizados (MORRONE, 2014b, 2015).

La aplicación del PAE - síntesis en Morrone (2014a)-, consiste en la construcción de una matriz donde las áreas o localidades se ubican en filas y los taxones en columnas. Para enraizar el cladograma esperado, se añade una primera fila consistente en un área hipotética codificada con ceros para todas las especies involucradas. A continuación, se escoge algún algoritmo de parsimonia y optimización cladista. De obtenerse más de un cladograma igualmente parsimonioso, se aplica un consenso estricto. Los trazos generalizados se determinan mediante la visualización de grupos “monofiléticos” de áreas delimitados por taxones compartidos de manera exclusiva entre las mismas.

Una variante del PAE es la llamada “eliminación progresiva de caracteres” o PAE-PCE. Después de obtenerse la primera corrida del análisis, se eliminan los taxones que delimitan grupos de monofiléticos de áreas, con la intención de determinar otros posibles trazos generalizados, delimitados por otros taxones. Este procedimiento se repite hasta que no se obtienen más grupos monofiléticos de áreas de endemismo.

El algoritmo empleado en todos los casos fue el de búsqueda exacta “Branch and Bound”, el cual garantiza que se encuentren todos los árboles igualmente parsimoniosos posibles.

La significación estadística de la superposición espacial entre trazos individuales se realizó mediante el módulo “niche overlap” del programa EcoSim ver. 7.0 (GOTELLI; ENTSMINGER, 2010). Para efectuar los cálculos, se utilizó el algoritmo RA4, el cual retiene la anchura real en la utilización de las áreas de endemismo por cada especie, así como los estados ceros de la matriz. Esto significa que, si una especie no utilizó un área dada en la matriz original, tampoco lo hará en la matriz simulada.

Se determinó el contenido filogenético de las áreas de endemismo sobre la base de indicadores de presencia de especies y linajes por áreas de endemismo, así como la posición de las especies en el cladograma de la Fig. 1. 1. Número de especies (30). 2. Número de linajes (8). 3. Número de nodos desde la raíz del cladograma hasta la rama terminal donde se encuentra la especie dada (10). 4. Número de nodos que separan a las especies en un área dada (14). 5. Número de ramas en cada nodo que separan a las especies de un área dada (20). En cada nodo se cuentan las ramificaciones a ambos lados del mismo, las cuales se suman hasta llegar a cada uno de los taxones terminales. Este indicador es basado en Eguiarte *et al.* (1999).

Los indicadores 4 y 5 se determinan mediante el valor promedio de las especies en cada área. Las cifras entre paréntesis representan el número máximo de especies, linajes, nodos desde la raíz, número de nodos entre un par de especies y de ramificaciones a ambos lados de cada nodo. El contenido filogenético total de cada área de endemismo se calculó sumando todos los valores de los indicadores en dicha área y dividiéndolo por el contenido filogenético total del cladograma (82), a partir de las cifras entre paréntesis. La especie *T. gibbifer* y su linaje homónimo no se tuvieron en cuenta, pues se desconoce su distribución, aunque se contabilizó para los restantes indicadores.

La diversidad beta o variación en la composición de especies y linajes entre áreas de endemismo se calculó basado en Carvalho *et al.* (2012), donde $\beta = b+c/S$, *b* y *c* representan el número de especies exclusivas de cada área de endemismo y *S* es el número total de especies entre ambas áreas.

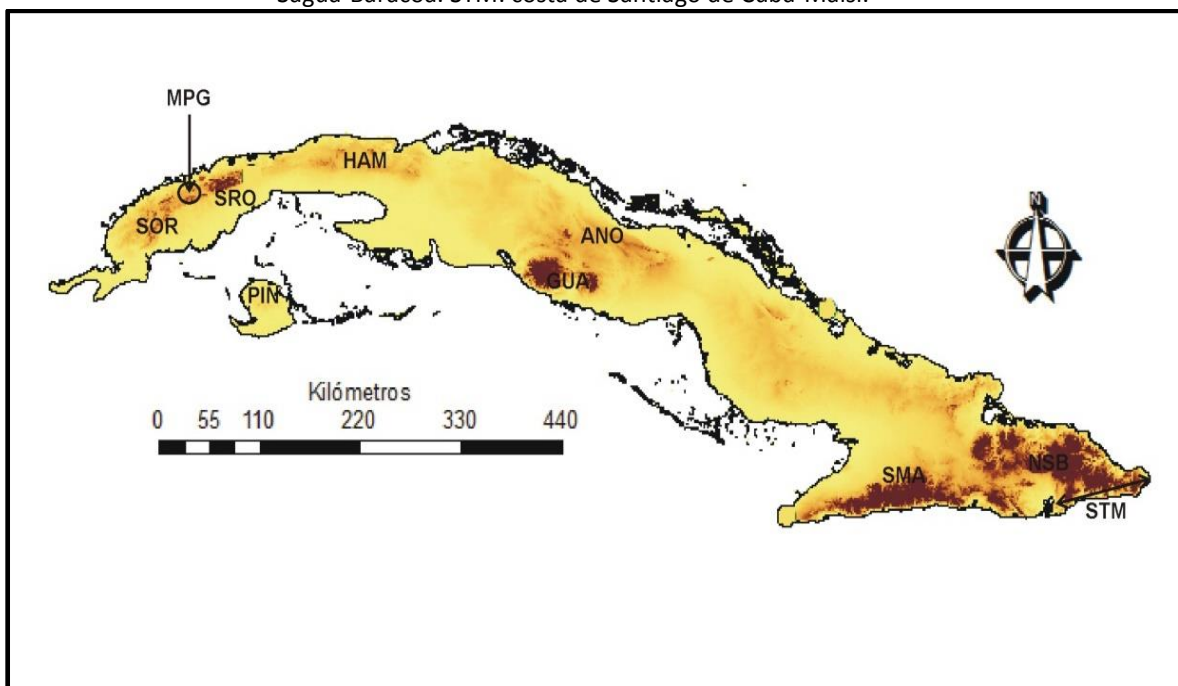
Para mostrar el ordenamiento de las áreas de endemismo en el espacio según especies y linajes compartidos, se utilizó análisis de correspondencia rectificado o Decorana (DCA). Para identificar posibles grupos diferentes de áreas de endemismo según sus valores de diversidad beta y de contenido filogenético, se utilizó un modelo mezclado, el cual asigna grupos o subpoblaciones de máxima probabilidad dentro de una población global, sin requerir una identificación previa en los datos observados de dichas subpoblaciones.

El programa utilizado para el Análisis de Parsimonia, Decorana y Modelo Mezclado fue el PAST ver. 2.17.

RESULTADOS

El cladograma de relaciones filogenéticas entre las especies de *Temnothorax* se muestra en la Figura 1. Las especies se distribuyen en las 11 áreas de endemismo siguientes: Sierra de los Órganos, Mil Cumbres-Pan de Guajaibón, Sierra del Rosario, Alturas de la Habana-Matanzas, Alturas del Norte de Isla de Pinos, Macizo de Guamuhaya, Alturas del Nordeste, Sierra Maestra, Macizo de Nipe-Sagua-Baracoa, Costa de Santiago de Cuba-Maisí y la Española (Figura 2).

Figura 2. Áreas de endemismo de *Temnothorax* de Cuba. SOR: Sierra de los Órganos. MPG: Mil Cumbres-Pan de Guajaibón. SRO: Sierra del Rosario. HAM: Alturas de las provincias de la Habana y Matanzas. PIN: Isla de Pinos. GUA: Macizo de Guamuhaya. ANO: Alturas del Nordeste. SMA: Sierra Maestra. NSB: Macizo de Nipe-Sagua-Baracoa. STM: costa de Santiago de Cuba-Maisí.



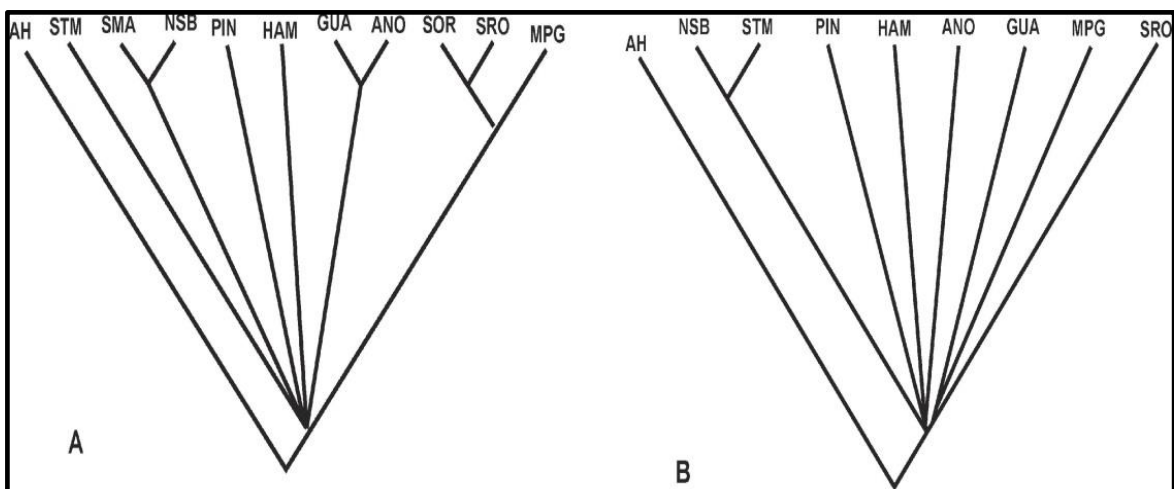
Organização: Fontenla (2000).

La composición taxonómica de cada área de endemismo osciló entre 2-7 especies y 1-5 linajes. Los endemismos locales fluctuaron entre 1-5 especies. Las Alturas del Nordeste y del Norte de Isla de Pinos no presentaron endemismos locales. Las áreas de endemismo con mayor número de especies, linajes y endemismos locales pertenecieron a las regiones oriental y central de Cuba: Sierra Maestra, Nipe-Sagua-Baracoa y Guamuhaya (Tabla 1).

Los trazos individuales de especies y linajes entre las áreas de endemismo mostraron compatibilidad significativa, al superponerse más que lo esperado al azar (Tabla 2). Esta estructura se expresa en la existencia de trazos generalizados, los cuales se detallan a continuación.

Para las especies, el análisis PAE produjo 36 árboles igualmente parsimoniosos de 18 pasos de longitud con índice de consistencia (IC)=0.74, e índice de retención (IR)= 0.7. El consenso estricto de estos árboles mostró tres grupos monofiléticos de áreas de endemismo o trazos generalizados: 1. Sierra Maestra-Nipe-Sagua-Baracoa (Alturas Orientales), soportado por las especies *T. similis* y *T. purpuratus*. 2. Macizo de Guamuhaya-Alturas del Nordeste (Alturas Centrales), las cuales comparten de manera exclusiva *T. villarensis* y *T. wheeleri*. 3. Sierra de los Órganos-Mil Cumbres-Pan de Guajabón-Sierra del Rosario (Cordillera de Guaniguanico), soportado por *T. bermudezi*, *T. poeyi*, *T. gundlachi* y *T. iris* (Figura 3).

Figura 3. Consensos estrictos de la primera corrida (A) y segunda corrida (B) del Análisis de Parsimonia (PAE) de las áreas de endemismo según sus especies compartidas. SRO: Sierra del Rosario. HAM: Alturas de las provincias de la Habana y Matanzas. PIN: Isla de Pinos. GUA: Macizo de Guamuhaya. ANO: Alturas del Nordeste. SMA: Sierra Maestra. NSB: Macizo de Nipe-Sagua-Baracoa. STM: costa de Santiago de Cuba-Maisí. AH: área hipotética.

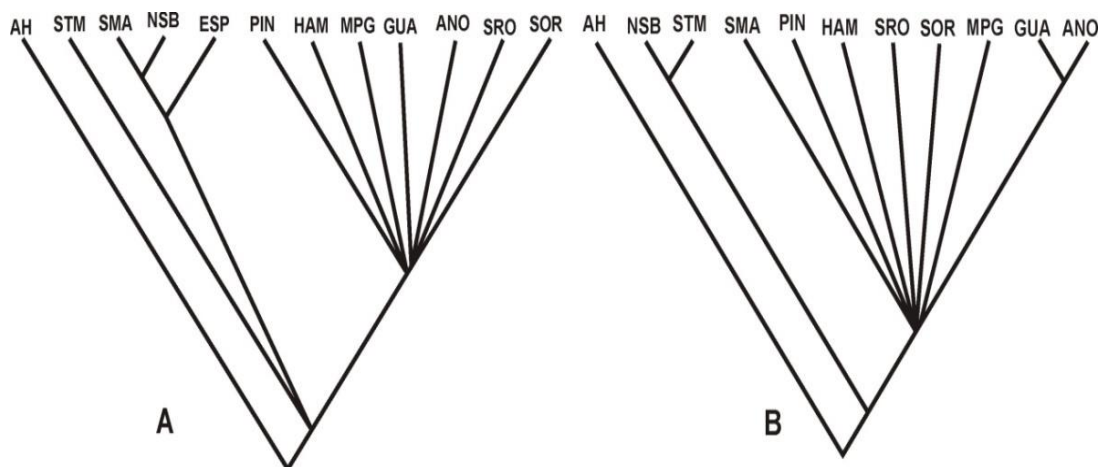


Organização: Fontenla (2000).

Después de remover las especies que soportan los clados mencionados, se obtuvieron 54 árboles igualmente parsimoniosos con siete pasos de longitud, $IC= 0.71$ e $IR= 0.75$, cuyo consenso estricto mostró el trazo generalizado Nipe-Sagua Baracoa-Costa-Santiago-Guantánamo (Maisí), soportado por las especies *T. mortoni* y *T. punicans*. Este trazo generalizado es llamado Maisí, porque las especies que lo soportan solo superponen su distribución en el área de Maisí, el extremo oriental de Cuba. Al remover estas especies, se obtuvieron 30 árboles igualmente parsimoniosos con siete pasos de longitud, $IC= 0.67$ e $IR= 0.60$, pero el consenso estricto mostró irresolución total.

Para los linajes, el análisis PAE produjo 109 árboles igualmente parsimoniosos de 16 pasos de longitud, con $IC=0.50$ e $IR= 0.62$. Su consenso estricto mostró el trazo generalizado Sierra Maestra-Nipe Sagua Baracoa-La Española (Alturas Orientales-La Española (Figura 4). El clado está soportado por el linaje *sallei*. Sierra Maestra y Nipe-Sagua-Baracoa comparten de manera exclusiva los linajes *splendens* y *purpuratus*.

Figura 4. Consensos estrictos de la primera corrida (A) y segunda corrida (B) del Análisis de Parsimonia (PAE) de las áreas de endemismo según sus linajes compartidos. SRO: Sierra del Rosario. HAM: Alturas de las provincias de la Habana y Matanzas. PIN: Isla de Pinos. GUA: Macizo de Guamuhaya. ANO: Alturas del Nordeste. SMA: Sierra Maestra. NSB: Macizo de Nipe-Sagua-Baracoa. STM: costa de Santiago de Cuba-Maisí. AH: área hipotética.



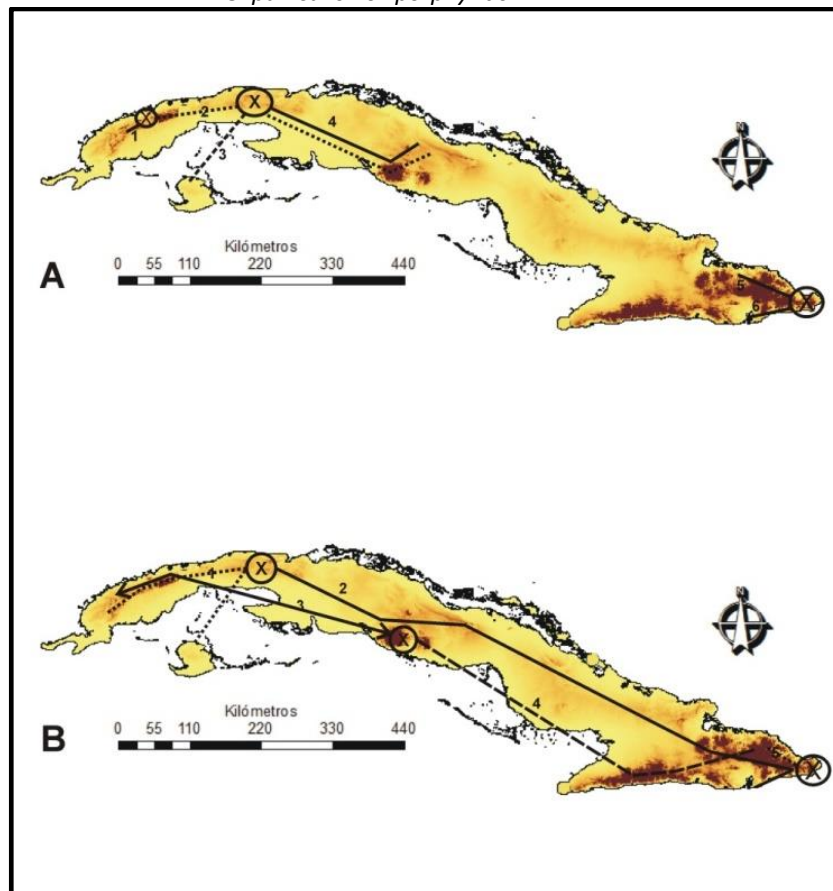
Organização: Fontenla (2000).

Al eliminar las especies que soportan estos clados, el nuevo análisis produjo 34 árboles igualmente parsimoniosos de 13 pasos de longitud, $IC= 0.54$, $IR= 0.65$. El consenso estricto mostró los trazos generalizados costa Santiago-Guantánamo-Nipe-Sagua-Baracoa (Maisí), soportado por los linajes *punicans* y *porphyritis*, más el trazo generalizado alturas centrales, soportado por los linajes *iris*, *porphyritis* y *squamifer*. Al remover estos linajes, se obtuvieron 414 árboles igualmente parsimoniosos, cuyo consenso estricto mostró irresolución total.

Las áreas de endemismos que se comportaron como nodos panbiogeográficos de especies fueron Mil Cumbres-Pan de Guajaibón, las alturas de la Habana y Matanzas y Costa Santiago-Maisí. En el primer nodo, convergen las distribuciones de *T. iris* y *T. squamifer*, junto con la presencia de *T. gundlachi*. Este nodo presenta un endemismo local, *T. barbouri*. En el segundo nodo, convergen las distribuciones de *T. versicolor*, *T. creightoni* y *T. myersi*. Otra especie presente es *T. squamifer*, mientras que *T. porphyritis* representa un endemismo local. En el tercer nodo, convergen las distribuciones de *T. mortoni* y *T. punicans* (Tabla 1 y Figura 5 A). *T. mortoni* constituye un endemismo local.

Los nodos panbiogeográficos de los linajes fueron las Alturas de la Habana y Matanzas, Guamuhaya y, al igual que en el caso de las especies, el área de Maisí. En el primer nodo convergen los linajes *versicolor* y *porphyritis*, más especies del linaje *squamifer*. En el segundo nodo convergen los linajes *sallei* e *iris*, con la presencia de especies de *squamifer* y *porphyritis*. En el tercer nodo convergen los extremos de la distribución espacial de los linajes *porphyritis* y *punicans* (Tabla 1 y Figura 5B).

Figura 5. Nodos panbiogeográficos de especies (A) y linajes (B) con la distribución esquemática entre áreas de endemismo de las especies y linajes que los definen. (A) Especies: 1: *T. iris*. 2. *T. squamifer*. 3. *T. creightoni* y *T. versicolor*. 4. *T. myersi*. 5. *T. punicans*. 6. *T. porphyritis*. (B) Linajes: 1. *versicolor*. 2. *porphyritis*. 3. *iris*. 4. *sallei*. 5. *punicans*. 6. *porphyritis*.

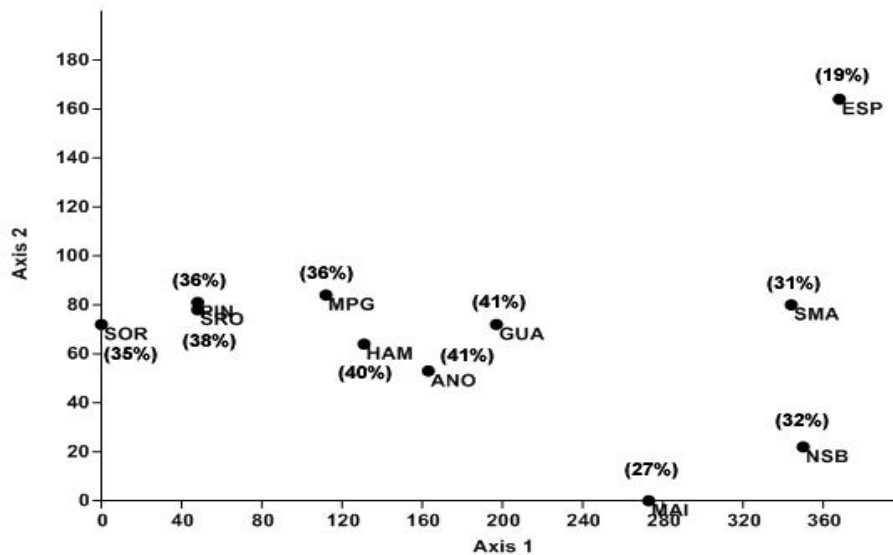


Los valores de la diversidad beta promedio resultaron elevados, tanto en el cambio de especies como de linajes entre pares de áreas de endemismo (Tabla 3). Los valores promedios de cambio de especies fluctuaron entre 87.4%-98.4% y los de linajes entre 60.4%-87.8%. Las áreas orientales solo compartieron especies entre sí. En ambos casos, es posible observar dos grupos de máxima probabilidad, de acuerdo con sus valores promedios de cambio composicional entre áreas. El grupo de mayor cambio para las especies fue el de las áreas orientales y el norte de Isla de Pinos. Para los linajes el grupo de mayor cambio fue también el de las áreas orientales, más el extremo occidental, Sierra de los Órganos (Tabla 4).

Las áreas de endemismo con mayor contenido filogenético fueron Guamuhaya y Alturas del Nordeste, seguidas por las alturas de la Habana y Matanzas, y Sierra del Rosario. Las de menor contenido filogenético fueron las áreas orientales, en especial Santiago-Maisí y la Española. El modelo mixto de máxima probabilidad definió dos grupos de áreas endemismo según su contenido filogenético. El grupo con mayor contenido filogenético abarcó las áreas centrales, centro-occidentales y occidentales, mientras que el segundo grupo comprendió las áreas orientales, incluida la Española (Tabla 5).

El análisis de correspondencia rectificado entre áreas de endemismo, según su relación linajes/especies (Figura 6), mostró un patrón direccional marcado, donde las áreas de endemismo se relacionan de acuerdo a su cercanía geográfica. En el extremo derecho del gráfico se ubican todas las áreas orientales, incluida la Española. En el centro, se observan las áreas centrales y las Alturas de la Habana y Matanzas (centro-occidental). El grupo de la izquierda del gráfico reúne a Isla de Pinos (centro-occidental) y las áreas occidentales de la Cordillera de Guaniguanico. El área del extremo del gráfico coincide con ser también el área de endemismo más occidental, Sierra de los Órganos. Este patrón coincide, de igual modo, con el incremento del contenido filogenético en la dirección oriente→occidente, con los valores más elevados en las áreas centrales y centro-occidentales.

Figura 6. Ordenamiento espacial de las áreas de endemismo (94% de variabilidad explicada en los dos primeros ejes), según linajes y especies compartidos. Porcentaje entre paréntesis indica contenido filogenético total de cada área. SRO: Sierra del Rosario. HAM: Alturas de las provincias de la Habana y Matanzas. PIN: Isla de Pinos. GUA: Macizo de Guamuhaya. ANO: Alturas del Nordeste. SMA: Sierra Maestra. NSB: Macizo de Nipe-Sagua-Baracoa. STM: costa de Santiago de Cuba-Maisí.



Organização: Fontenla (2000).

Se reconocieron tres áreas de endemismo adicionales en relación con las encontradas previamente para este grupo de hormigas por Fontenla (2004), con base exclusiva en la presencia de especies endémicas locales. Estas áreas adicionales fueron Mil cumbres-Pan de Guajaibón, Isla de Pinos (restringida a las alturas cársticas del Norte) y las alturas del Nordeste de la región Central. La primera de estas áreas presenta una especie local, *T. barbouri*; pero las especies de las dos restantes se encuentran en áreas cercanas espacialmente más ricas en especies y con endemismos locales, como es el caso de las Alturas de la Habana y Matanzas, para isla de Pinos, y el Macizo de Guamuhaya para las Alturas del Nordeste (Tabla 1).

Se determinaron tres trazos generalizados comunes para especies y linajes. Estos son los espacios evolutivos básicos del grupo, y los estructuran las alturas orientales, las alturas centrales y la costa Santiago de Cuba-Maisí (Figuras 3,4). En las alturas orientales y centrales se concentran la mayor parte de las especies (65%) y linajes (89%) de estas hormigas. Los linajes y especies arborícolas están concentrados en los trazos generalizados orientales y los petrícolas en las regiones occidental, centro-occidental y central (Tabla 1).

Los trazos generalizados de especies discriminan con mayor resolución el espacio biogeográfico y determinan un trazo generalizado occidental (Cordillera de Guaniguanico). En este trazo generalizado se encuentran los linajes *gundlachi*, *iris*, *squamifer* y *versicolor*. No obstante, estos linajes no definen monofilia para esta región, al encontrarse, de igual modo, presentes en otras áreas. El linaje *versicolor* se distribuye por la región occidental y centro occidental. El linaje *iris* se encuentra en occidente y la región central. El linaje *squamifer* es el más extendido espacialmente, distribuyéndose desde la Sierra Maestra, en la región oriental, hasta Sierra del Rosario y Mil Cumbres-Pan de Guajaibón, en la occidental Cordillera de Guaniguanico (Tabla 1).

Ningún linaje es endémico de un área de endemismo, aunque sí de trazos generalizados, como son los casos de los linajes *splendens*, *purpuratus* y *punicans*, de las alturas orientales. Por otra parte, ninguno de los tres linajes petrícolas (*iris*, *versicolor* y *porphyritis*) es endémico de algún trazo generalizado específico.

Las alturas de la Habana y Matanzas no forman parte de trazos generalizados, ni de especies, ni de linajes, aunque constituyen un nodo panbiogeográfico de ambos. Talonia y Escalante (2009) precisaron que los nodos pueden mostrar irresolución cladista, al presentar relaciones con áreas diferentes, tanto para especies como para linajes. Como nodo panbiogeográfico, esta área geográfica marca el límite de distribución oriental para el linaje *versicolor*, con la especie *T. versicolor*, más el límite occidental para el linaje *porphyritis*, con las especies *T. myersi*, que vive también en las áreas centrales, más *T. porphyritis*, endemismo local. Llama la atención la ausencia en este nodo de especies del linaje *iris*, presentes en Guaniguanico y en las alturas centrales, pero no en esta área intermedia (Tabla 1, Figura 5, A, B)

En el nodo Mil Cumbres-Pan de Guajaibón convergen las distribuciones de las especies de dos linajes diferentes, *T. iris* y *T. squamifer*. Esta última representa, junto con el endemismo local, *T. barbouri*, el límite occidental del linaje *squamifer*. El nodo se caracteriza también por las ausencias de *T. bermudezi* y *T. poeyi*, presentes en Sierra de los Órganos y Sierra del Rosario, componentes del trazo generalizado Guaniguanico, al cual pertenece dicho nodo.

De manera especial, el Pan de Guajaibón resulta un área de evidente complejidad evolutiva. Geográficamente, pertenece a Sierra del Rosario, aunque su geomorfología es la de un mogote típico, como los característicos de las formaciones de la Sierra de los Órganos. Acevedo (1989) lo separa como unidad geomorfológica independiente dentro de Sierra del Rosario. Esta localidad, aunque pequeña en extensión, se caracteriza por presentar notable endemismo local en moluscos terrestres. Estos últimos muestran más relaciones de similitud con la malacofauna de Sierra de los Órganos respecto de la de Sierra del Rosario (ESPINOSA et al., 2005).

El nodo Guamuhaya marca el límite occidental del linaje *sallei* y el oriental del linaje *iris*. Por otra parte, combina las presencias de la especie más basal de todo el grupo, *T. dissimilis* (nodo 2 desde la raíz del cladograma), junto con las más derivadas, *T. villarensis*, *T. banao* y *T. myersi* (nodos 9 y 10 desde la raíz del cladograma). De igual modo, en Guamuhaya se encuentra *T. wheeleri*, una de las especies más basales del clado petrícola (nodo 7 desde la raíz del cladograma). Guamuhaya representa, desde el punto de vista filogenético, el área más heterogénea filogenéticamente, al involucrar los eventos más antiguos y más recientes en la evolución de este grupo, lo cual se refleja en que es el área con mayor contenido filogenético.

En otro nodo común para especies y linajes, Maisí, en el extremo oriental, ocurre algo similar, donde se combina la especie *T. punicans* (linaje *punicans*), del nodo 4 desde la raíz del cladograma, con una de las especies más derivadas, *T. mortoni* (linaje *porphyritis*), del nodo 8 desde la raíz del cladograma.

En el criterio de Ferro y Morrone (2014), las zonas de transición biogeográfica representan áreas de superposición e hibridación biótica, causada por cambios históricos y ecológicos. Un requisito para la identificación de estas zonas es la presencia de, al menos, dos componentes bióticos independientes. En el macizo de Guamuhaya se observan estas características, en especial la presencia de especies basales coexistiendo con las más derivadas, es decir, la presencia de linajes independientes y dispares. Otra peculiaridad de las zonas de transición es su localización en los bordes entre regiones biogeográficas (MORRONE, 2010). Precisamente, este nodo panbiogeográfico se encuentra en el centro de Cuba, donde marca límites orientales y occidentales de linajes, junto con la presencia de endemismo locales pertenecientes a dichos linajes, *T. wheeleri* y *T. dissimilis*.

Los promedios elevados de diversidad beta entre áreas de endemismo de especies (87.4%-98.4%) y linajes (60.4%-87.8%) (Tabla 4), sugieren procesos de evolución independiente de las mismas. El contenido filogenético de las áreas de endemismo debe interpretarse como la intensidad de procesos de diferenciación de especies, linajes y la heterogeneidad de las relaciones entre especies en el cladograma, según sus respectivas distancias desde la raíz y los nodos y ramas que las separan.

En sentido general, el mayor contenido filogenético se observa en áreas donde resultan mayoritarias especies del linaje petrícola, en las áreas centrales, centro-occidentales y occidentales (Tabla 5, Figura 6). La posición de las especies en el cladograma y su distribución geográfica, sugieren que el cambio de conducta de arborícola a petrícola, más ciertas características morfológicas (Fontenla 2000a, b), ocurrió en el territorio ancestral de esas áreas. El mayor contenido filogenético de las mismas debe estar relacionado con dichos procesos.

REFERENCIAS

- ACEVEDO, M. **Regionalización geomorfológica**. IV. Relieve. *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba, 1989.
- CARVALHO J. C., P.; CARDOSO, Y.; GÓMEZ, P. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 760-771, 2012.
- EGUIARTE, L. E., J. LARSON-GUERRA, J. NÚÑEZ-FARFAN. A. MARTÍNEZ-PALACIOS, K. SANTOS DEL PRADO Y H. T. ARITA. Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 72, p. 475-492, 1999.
- ESPINOSA, O. D., MORRONE, J. J.; LLORENTE., B. J.; FLORES, V. O. **Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica**. Las Prensas de ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 2002.
- ESPINOSA, J., ORTEA, J.; MILERA, J. F.; OLIVA, W. Catálogo ilustrado de los Moluscos terrestres y fluviales del Pan de Guajaibón, Área Protegida Mil Cumbres, Pinar del Río, Cuba. **Revista de la Academia Canaria de Ciencias**, v. 16, p. 179-220, 2005.
- FERRO, I.; MORRONE, J. J. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. **Biological Journal of the Linnean**, v. 113, p. 1-12, 2014.
- FONTENLA, J. L. Definitions, phylogenetic relationships and morphological species groups of taxon *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae: *Leptothorax*). **Avicennia**, v. 12/13, p. 35-44, 2000a.
- FONTENLA, J. L. Historical biogeography and character evolution in the phylogenetic taxon *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae: *Leptothorax*). **Transactions of the Entomological Society**, v. 126, p. 401-416, 2000b.
- Fontenla, J. L. Evolución espacial en "*Macromischa*" (*Leptothorax*: Formicidae). **Bol. SEA**, v. 34, p. 125-130, 2004.

GOTELLI, N. J.; ENTSMINGER, G. L. 2010. EcoSim 7.0. AcquiredIntelligence, Inc. Diponivel en: <<http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>>.

MORRONE, J. J. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de tranición. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 48, p. 149-162, 2004.

MORRONE, J. J. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican transition zone: an evolutionary approach. *Ecography*, v. 33, p. 355-361, 2010.

MORRONE, J. J. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, v. 41, p. 842-854, 2014a.

MORRONE, J. J. On biotas and their names. *Systematic Biology*, v. 12, p. 386-392, 2014b..

Morrone, J. J. Track analysis beyond Panbiogeography. *Journal of Biogeography*, v. 42, p. 413-425, 2015.

TALONIA, C. M.; ESCALANTE, T. Los nodos: El aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad. *Biogeografía*, v. 6, p. 30-40, 2013.

