

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 paleo-currents 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.

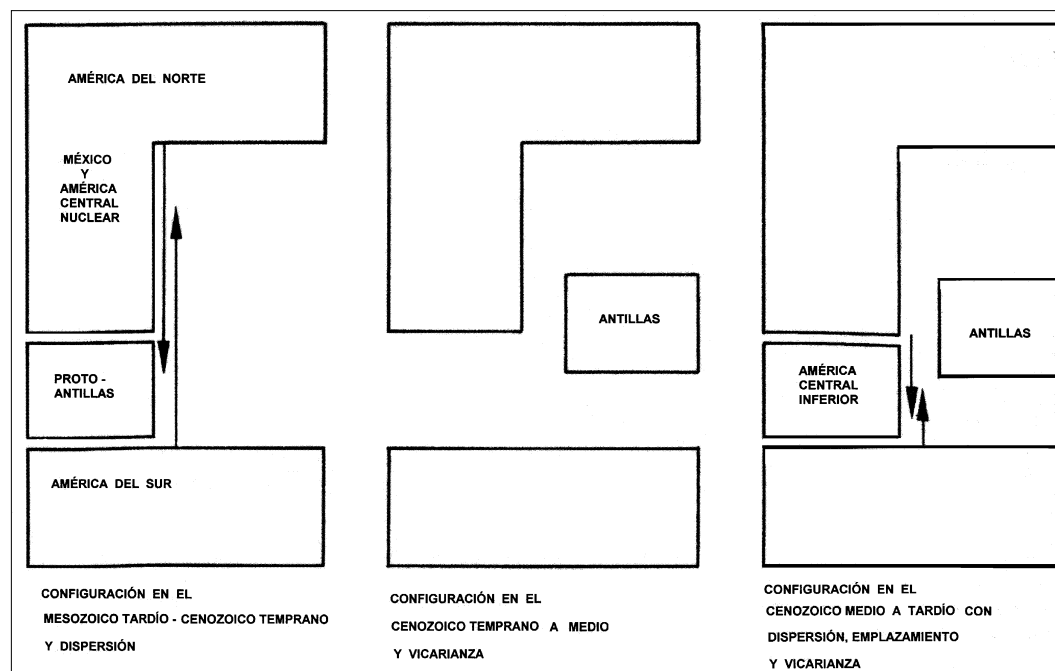
Según el modelo biogeográfico de Rosen (1975), los patrones actuales de distribución de los organismos pueden estar influidos tanto por sus capacidades propias de dispersión, como por sus nexos históricos con las áreas geográficas que habitan. Por lo tanto, según este autor, una teoría general basada 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.

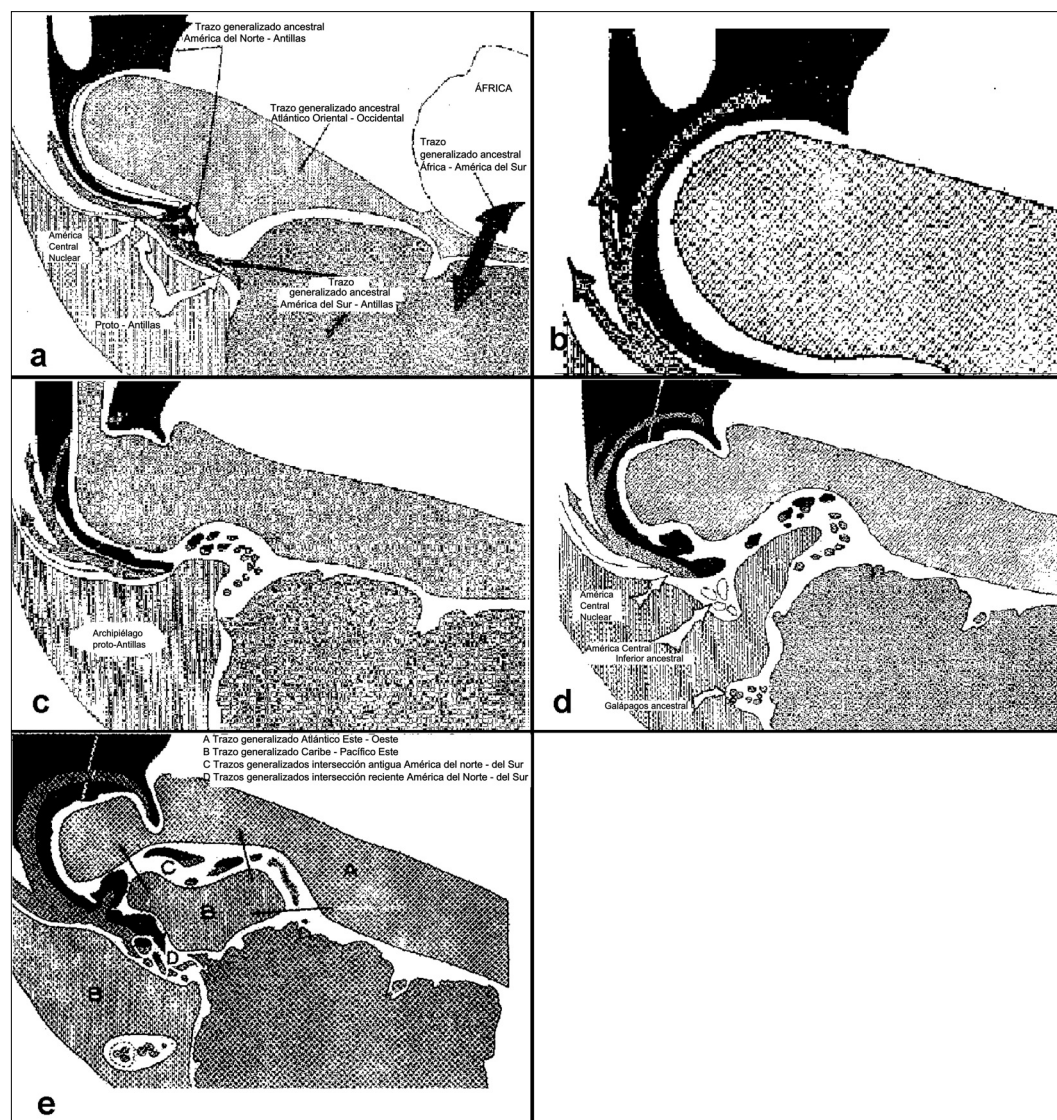
La elección de modelos geológicos de tectónica de placas, ubican al autor en un escenario evidentemente vicariante, en el cual la fragmentación de biotas es una consecuencia esperada de la fragmentación de áreas geográficas causada a su vez, por el movimiento de las placas tectónicas que conectan temporalmente 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.

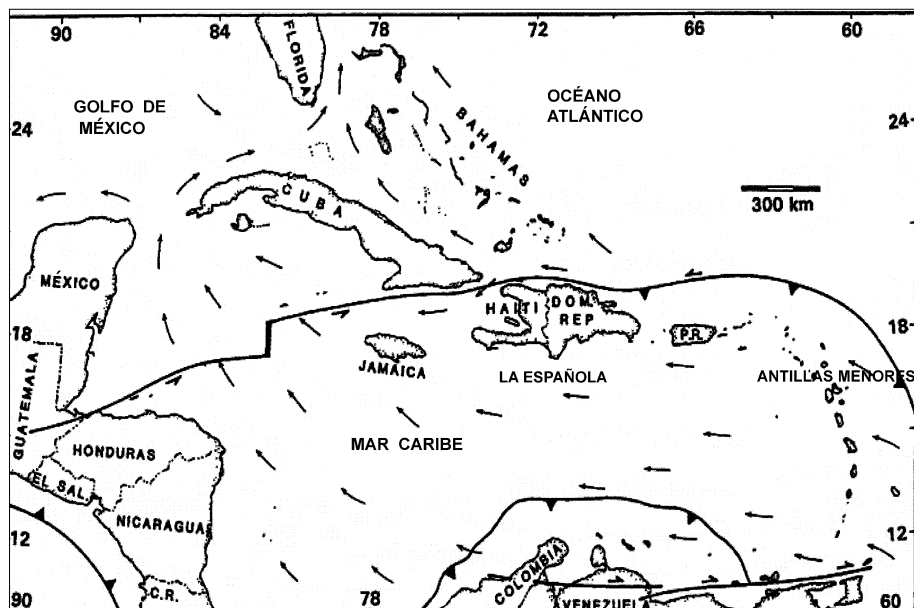
La teoría de la vicarianza sugiere que la biota actual de las Indias Occidentales representa los remanentes de una biota ancestral continua con las de América del Norte y del Sur en el Cretácico tardío (Rosen, 1975; Rosen, 1985). Ya que muchos grupos de vertebrados de las Indias Occidentales tienen sus 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 & Strazek, 1995; Bresznyszky 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.