

ESTRUCTURA BIOGEOGRÁFICA DE LOS ENDEMISMOS DE MARIPOSAS ENTRE TIPOS DE REGIONES FÍSICO-GEOGRÁFICAS DEL ARCHIPIÉLAGO CUBANO BIOGEOGRAPHIC STRUCTURE OF BUTTERFLY ENDEMISMS AMONG TYPES OF PHYSICAL-GEOGRAPHIC REGIONS OF CUBAN ARCHIPELAGO

✉ JORGE LUIS FONTENLA¹, ✉ YANNI FONTENLA¹, ✉ CARLOS A. MANCINA²

1. Dpto. de Zoología, Instituto de Ecología y Sistemática: Carretera de Varona No. 11835 entre Oriente y Lindero, Reparto Parajón, Municipio Boyeros, La Habana 19 C.P. 11900, Cuba.
2. Centro Nacional de Biodiversidad, Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba.

RESUMEN: Se determinan los patrones espaciales de los endemismos específicos y subespecíficos de mariposas del archipiélago cubano y su distribución entre Tipos de Regiones Físico-Geográficas (TRFG), así como su estructura modular y niveles de conectividad. Se obtuvieron 16 patrones biogeográficos, concentrados en pancubanos y metapoblaciones occidente-centro-oriente. Los endemismos específicos exhibieron patrones más diversificados y restringidos espacial y ecológicamente como promedio. La asociación espacial entre endemismos y TRFG fue robusta en sentido general y anidada de manera significativa. Esta estructura sugiere resistencia a la extinción, sobre todo por parte de las subespecies. Se obtuvieron cinco módulos con los cuatro macizos montañosos principales segregados entre los mismos, más un quinto módulo de llanuras de todo el archipiélago. En la mayoría de los módulos predominaron TRFG conectores, mientras que la mayoría de los endemismos resultaron conectores de módulos. El módulo que contiene al macizo central, Guamuhaya, se comporta como conector del módulo de las llanuras y del módulo occidental (Guaniguanico) con los módulos de los macizos orientales. La mayoría de los TRFG conectores se concentran en las áreas centro-orientales y los poco conectores en las áreas centro-occidentales. Las áreas centrales se comportan como áreas complejas de transición. Es posible considerar los módulos como fuentes de especies y corredores ecológicos a gran escala, mientras que los TRFG se conciben como corredores a escalas variables. Se propone que el archipiélago cubano constituye un meta-archipiélago paleogeográfico, del cual ha heredado sus características espaciales actuales, tanto como archipiélago, como de meta-archipiélago en sí mismo.

PALABRAS CLAVE: anidamiento biogeográfico, módulos biogeográficos, meta-archipiélago.

ABSTRACT: Spatial patterns, distributions across Types of Physical-Geographic Regions (TPGR), modular structure and connectivity levels in Cuban endemic butterfly species and subspecies were determined. There were identified 16 biogeographic patterns, centered in pan-Cuban and occidental-central-eastern metapopulations. Endemic species exhibit, as average, more diversified and spatially restricted patterns than subspecies. Associations among endemism and TPGR were robust in general sense and significant nested. This spatial structure suggests resistance to extinction, especially in subspecies. There were obtained five modules with the four principal mountainous massifs segregated among them, plus a fifth module of plains all over Cuba. Mostly of TPGR were module connectors with a similar pattern in the case of butterflies. The module of the Central Massif, Guamuhaya, was the common connector between the module of plains and the occidental Massif (Guaniguanico) with the modules of the eastern Massifs. Mostly of the connectors among TPGR are concentrated in the central-eastern areas and the less connectors in the central-occidental areas. In general sense, central areas are complex transitions zones of connectivity. It is possible to consider modules as species-subspecies sources and ecological corridors to a high scale. TPGR could be ecological corridors to lesser and variable scales. It is suggested that Cuban archipelago represents a paleogeographic meta-archipelago, from which the current archipelago has inherited its modern spatial characteristics, both as archipelago, and as meta-archipelago itself.

KEYWORDS: ecological nestedness, biogeographic modules, meta-archipelago.

✉ Jorge Luis Fontenla
fontenla@ecologia.cu

Recibido: 08 de noviembre de 2022

Aceptado: 03 de diciembre de 2022



Este es un artículo publicado en acceso abierto
bajo una licencia Creative Commons



<https://cu-id.com/2403/n513e10>

INTRODUCCIÓN

Las islas, con relación a sus áreas respectivas, exhiben una cantidad desproporcionada de la diversidad biológica mundial; pero también sufren pérdidas desproporcionadas de su diversidad biológica (Rusell y Kueffer, 2019). Esto último es consecuencia de la vulnerabilidad de las islas frente a cambios climáticos y modificaciones de sus ambientes originales en paisajes socioecológicos, culturales y de producción, lo cual provoca la emergencia de nuevos ecosistemas (Steinbauer, 2017). De este modo, las islas constituyen espacios esenciales para reflexionar sobre las configuraciones y destinos de la biodiversidad en el actual período Antropoceno (Rusell y Kueffer, 2019).

Las biotas insulares son percibidas de manera tradicional como áreas empobrecidas, depauperadas, desarmónicas, con fragilidad notoria y sujetas a reemplazos de sus componentes (Vodá *et al.*, 2016). Estas biotas suelen combinar, desde especies con gran capacidad dispersiva, hasta endemismos muy restringidos dentro del espacio insular (Rusell y Kueffer, 2019), los cuales constituyen fuentes de novedades evolutivas (Delgado *et al.*, 2017). Estos patrones contrastantes denotan que, en su conceptualización más global, la teoría clásica de la biogeografía insular resulta muy simplista para explicar tales disparidades (Rodríguez-Silva y Schlupp, 2021; Walter, 2004). Incluso, se ha propuesto el término *meta-archipiélago* para regiones complejas como el Caribe insular, donde puede ser debatible donde comienza un archipiélago y donde termina otro (Whittaker *et al.*, 2018).

La composición biótica de las Antillas es resultante de dinámicas complejas de fluctuaciones geológicas y climáticas (Rodríguez-Silva y Schlupp, 2021), así como de combinaciones de eventos de vicarianza y dispersión dentro y entre islas (Cala-Riquelme *et al.*, 2022). Algunos autores subrayan que semejante complejidad es inmensa (Crews y Espósito, 2020). El Caribe insular comprende las Antillas Mayores, que descansan sobre la placa antillana; las Bahamas, de origen geológico independiente y menos antiguo, junto con las Antillas Menores, también de origen independiente y más joven que las Antillas Mayores (Tong *et al.*, 2019). Se ha postulado una conexión entre el este de las Antillas Mayores y el norte de Sudamérica a través de la emersión relativamente efímera durante dos millones de años de la Cresta de Aves (GAARlandia) hace 30-33 ma (Iturralde-Vinent, 2010; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

El archipiélago cubano se caracteriza por la intensa diversificación y especiación ocurrida en plantas, reptiles, anfibios, peces dulceacuícolas y diferentes grupos de invertebrados, entre los que se destacan los moluscos terrestres (Espinosa y Ortea, 2009;

Santiago-Valentine y Olmstead, 2004). La historia paleogeográfica de este conjunto de islas se caracteriza por ciclos de elevación y retrocesos del mar con subsecuentes eventos de aislamiento y fusión de territorios, tanto dentro del archipiélago cubano, como entre este y La Española (Cala-Riquelme *et al.*, 2022; Ricklefs y Bermingham, 2008; Rodríguez-Silva y Schlupp, 2021).

En este escenario paleogeográfico, se destacan en la geografía cubana cuatro macizos de tierras altas emergidos de manera permanente desde el Eoceno Superior: Guaniguanico en el occidente, Guamuhaya en el territorio central, y los sistemas orográficos de Sierra Maestra y Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa en la región oriental. Estas áreas se han comportado en sí mismas como islas dentro de un archipiélago (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999; Oro, 1989).

Con relación a las mariposas, Smith *et al.* (1994) califican de poco notable la riqueza de especies de las Antillas, al compararlas con áreas equivalentes del continente o de islas como Trinidad. De manera análoga a otros organismos, se observa que grupos muy diversos en el continente se encuentran ausentes o muy poco representados (Colom *et al.*, 2019). No obstante, también se observa lo contrario. Por ejemplo, el género *Anetia* tiene un representante único en el continente y cuatro especies en las Antillas. En adición, esta área insular cuenta con alrededor de una docena de géneros exclusivos, entre los que se destaca *Calisto*, con más de 50 especies, concentradas en la Española y Cuba.

De manera particular, la fauna cubana de mariposas la integran 181 especies, más otras 19 especies avistadas de forma ocasional. De ellas, 42 especies (23% del total) y 36 subespecies (20%) representan endemismos del archipiélago (Mancina *et al.*, 2020). Las mariposas son consideradas indicadores ecológicos, lo cual está relacionado con sus ciclos de vida cortos, requerimientos específicos de hábitats y de plantas hospedantes en algunas, movilidad elevada en otras y, como tendencia general, respuestas poblacionales rápidas ante cambios ambientales, (MacDonald *et al.*, 2017; Min Lee *et al.*, 2015; Sharma y Sharma, 2017). Estos insectos resultan también útiles para evaluar y monitorear acciones de restauración, reforestación y diseño de corredores biológicos, donde se hace necesaria información sobre tendencias poblacionales de especies indicadoras de conectividad (Mancina *et al.*, 2020).

Mateo *et al.* (2020) discernen en el archipiélago cubano 73 regiones físico-geográficas, las cuales representan un conjunto interrelacionado de componentes naturales (relieve, estructura geológica, clima, agua, suelos, vegetación) y su transformación por los diferentes tipos de uso. Estas regiones se agrupan en Tipos, consistentes en unidades

morfológicas de paisaje que se caracterizan por su ubicación en espacios discontinuos, pero con elementos comunes entre los mismos.

Una pregunta de investigación sería cómo se corresponde la distribución espacial de los endemismos de mariposas cubanas con la estructura geográfica de los Tipos de Regiones Físico-Geográficas. Para responder dicha pregunta se determinarán los patrones biogeográficos de los endemismos, la composición de endemismos por tipos, así como la existencia de módulos endemismos-Tipos y su conectividad.

MATERIALES Y MÉTODOS

COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN

Se construyó una matriz de presencia-ausencia entre endemismos y Tipos de Regiones Físico-Geográficas (TRFG) (Tabla 1). La composición de los endemismos específicos y subespecíficos en cada TRFG se tomó de bases de datos de los autores y de Mancina *et al.* (2020). No se tuvieron en cuenta los endemismos *Papilio p. polyxenes* y *Eunica heraclitus* por constar con registros muy fragmentarios. Para el tratamiento nomenclatural se siguió a Mancina *et al.* (2020) y Zhang *et al.* (2022). Se tuvieron en cuenta 18 TRFG (Mateo *et al.*, 2020) (Fig. 1). La distribución espacial de los endemismos se superpuso con los TRFG mediante el sistema de información geográfico ArcGis v. 10.2 (ESRI, 2011).

Con independencia de la distribución de los endemismos por TRFG, se determinaron sus patrones biogeográficos particulares. Se consideró como patrón biogeográfico una configuración espacial particular en la distribución de un taxón. Se asume que tal configuración no es aleatoria, al resultar de la dinámica ambiental y de historias evolutivas de biotas actuales y antiguas (Steinbauer *et al.*, 2016). Se distinguieron los siguientes patrones biogeográficos:

Pancubano. Para este patrón se consideró la presencia de un endemismo en al menos una de las áreas contenidas en cada uno de los seis espacios geográficos siguientes: 1. Occidente (Península de Guanahacabibes, Cordillera de Guaniguanico, Alturas del Mariel y llanuras asociadas, Isla de la Juventud). 2. Habana-Matanzas (alturas y llanuras del sistema Habana-Matanzas) 3. Centro-Occidente (alturas del Noroeste, Nordeste y Santa Clara, Macizo de Guamuhaya y llanuras asociadas). 4. Centro-Oriente (Alturas de Cubitas y Najasa, Peniplano Florida-Camagüey-las Tunas, grupo Maniabón y llanuras asociadas, archipiélago de Sabana-Camagüey). 5. Sistema orográfico de Sierra Maestra más montañas y llanuras asociadas al centro-oeste de la región oriental. 6. Sistema orográfico de Nipe-Cristal-Sagua-

Baracoa y llanuras asociadas en el centro-este de la región oriental (Fig. 2).

Metapoblacionales. Patrones consistentes en poblaciones discontinuas entre las que se asumen diferentes niveles de conexión y dispersión o, incluso, sin conectividad aparente (Maciel-Mata *et al.*, 2015; Rojas-Castro y Araya-Crisóstomo, 2019; Pulido-Pastor *et al.*, 2021). Los patrones metapoblacionales específicos se precisan en el texto.

Disyunción. Poblaciones separadas en diferentes sistemas montañosos sin aparente conectividad entre las mismas. Por lo general se interpretan como poblaciones relictas de distribuciones más amplias en el pasado (Bologna *et al.*, 2008)

RELACIÓN ENTRE ENDEMISMOS Y TIPOS DE REGIONES FÍSICO-GEOGRÁFICAS

Los intervalos de confianza (IC) y los coeficientes de variación de la distribución de endemismos entre TRFG se estimaron con el algoritmo percentil ajustado con 10 000 iteraciones de bootstrapping. Las diferencias en la distribución promedio de los endemismos específicos y subespecíficos entre TRFG se precisaron mediante la Prueba U Mann-Whitney. La significación se obtuvo según 10 000 iteraciones de Monte Carlo. El programa utilizado fue Past 3.25.

Se determinó el llenado de matriz (o conectancia) que mide la proporción observada de presencias en los TRFG con relación al número de presencias o conexiones totales posibles (total de endemismos X total de TRFG). La robustez (*R*) de las asociaciones observadas endemismos/TRFG se calculó mediante una simulación que precisa la proporción de TRFG que debería ser removida para hacer colapsar 50% de sus vínculos con los endemismos asociados. La robustez varía entre 0-1; valores cercanos a 1 indican estabilidad elevada en las interacciones (Antoniazzi *et al.*, 2018; Martínez-Falcón *et al.*, 2019). Se utilizó la opción *networklevel* del paquete *bipartite* del programa *R* (R Core Team, 2020).

El anidamiento es un patrón de distribución que ocurre cuando las especies con distribución más amplia tienden a incidir en cualquier sitio, mientras que las especies más restringidas tienden a incidir en los sitios más ricos en especies (Ulrich y Almeida-Neto, 2012; Ulrich *et al.*, 2017). El nivel de anidamiento se calculó mediante el índice NODF observado (NODFo) y el simulado (NODFs), con un modelo nulo fijo-fijo, que mantiene las filas y columnas con valores constantes en 1000 iteraciones de los datos originales. La significación estadística se detectó por la probabilidad de error de la hipótesis nula (PZH0) y el tamaño de efecto estandarizado (SES), que indica cuanto se aparta del valor nulo el valor observado. Valores negativos $\geq -2,0$ indican anidamiento significativo. El programa utilizado fue NODF (Ulrich, 2010).

Endemismos	PCU	MOCO	MOC	MCO	DOCO	DOO	DOC	GPG	GCO	GHI	IPI	HAM	GUA	NSM	NSB	SMA
<i>Phoebis argante miniscula</i>	1															
<i>Phoebis avellaneda</i>	1															
<i>Phoebis philea huebneri</i>			1													
<i>Pyrisitia dina dina</i>	1															
Riodinidae																
<i>Dianesia carteri ramdeni</i>		1														
Total de endemismos	31	12	2	1	3	2	1	1	1	1	1	1	2	6	8	1

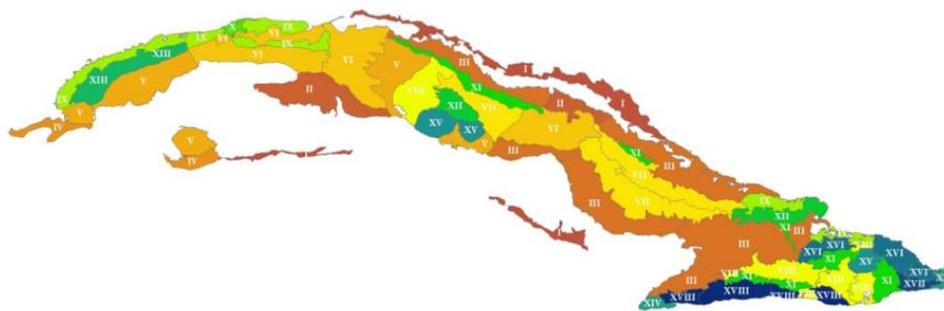


FIGURA 1. Tipos de Regiones Físico-Geográficas según Mateo *et al.* (2020). I. Platafórmica insular. II. Llanura pantanosa cársica. III. Llanura costera pseudohidromórfica. IV. Llanura peninsular cársica. V. Llanura arenosa. VI. Llanura cársica roja. VII. Llanura interior alta de rocas vulcanógenas e intrusivas. VIII. Llanuras y colinas interiores y depresiones de rocas sedimentarias. IX. Llanuras y colinas terrígenas carbonatadas. X. Llanura urbanizada de la Habana. XI. Colinas y alturas carbonatadas. XII. Colinas de rocas vulcanógenas metamórficas. XIII. Alturas carbonatadas y esquistosas. XIV. Mesetas calcáreas. XV. Montañas de rocas carbonatadas y esquistosas. XVI. Montañas de serpentinitas. XVII. Montañas de rocas metamórficas. XVIII. Montañas de rocas vulcanógenas.

FIGURE 1. Types of Physycal-Geographical Regions, according to Mateo *et al.* (2020). I. Insular plataformic. II. Karstic swampy plain. III. Coastal pseudohydromorphic plain. IV. Peninsular karstic plain. V. Sandy plain. VI. Red karstic plain. VII. Inner high plain of volcanic and intrusive rocks. VIII. Inner plains and hills and sedimentary rocks basins. IX. Terrigenous limestone hills and plains. X. Urbanized plain of Habana. XI. Limestone hills and highs. XII. Hills of volcanic and metamorphic rocks. XIII. Limestone and serpentinite highs. XIV. Limestone plateau. XV. Mountains of limestone and serpentinite rocks. XVI. Serpentinite.

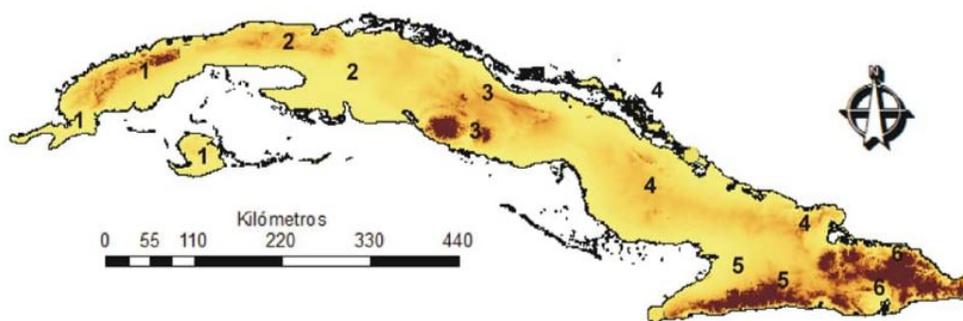


FIGURA 2. Espacios geográficos del archipiélago cubano. Occidente (1). Habana-Matanzas (2). Centro-Occidente (3). Centro-Oriente (4). Sistema orográfico de Sierra Maestra más montañas y llanuras asociadas al centro-oeste de la región oriental (5). Sistema orográfico de Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa y llanuras asociadas en el centro-este de la región oriental (6).

FIGURE 2. Geographical spaces of Cuban archipelago. Western (1). Habana-Matanzas (2). Central-Western (3). Central-Eastern (4). Orographic system of Sierra Maestra plus mountains and plains associated to central-western of eastern region (5). Orographic system of Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa and plains associated to central-eastern of eastern region (6).

La diversidad beta (β) de la composición de endemismos entre TRFG se calculó mediante $\beta = (\gamma/\alpha)$, donde γ = número de endemismos entre todos los sitios y α = promedio de endemismos entre sitios. La diversidad beta varía entre 1,0 (todos los sitios tienen una composición de endemismos idéntica) y N (número total de sitios), si todos los sitios tienen una composición de endemismos diferente por completo. La heterogeneidad de la composición de endemismos entre TRFG se estimó según $He = \beta/N$ (Toumisto, 2010).

MODULARIDAD Y CONECTIVIDAD

Los módulos expresan combinaciones de nodos de una red de interacción (endemismos y TRFG en este análisis), las cuales exhiben más vínculos con otros nodos dentro del mismo módulo respecto a nodos en otros módulos (Delmas *et al.*, 2018). Los módulos y sus endemismos característicos o típicos se detectaron mediante el algoritmo de enfriamiento simulado, que maximiza densidad de vínculos dentro de módulos y baja conectividad entre los mismos (Olesen *et al.*, 2007). El coeficiente de modularidad, CM, mide la intensidad con la cual las especies tienen más vínculos que lo esperado dentro de sus módulos (Guimera y Almaral, 2005). El procedimiento discrimina cuáles especies son características de cada módulo, ya sean exclusivas del mismo o presentes en otros módulos. Se utilizaron las opciones *computemodules* y *plotmoduleweb* del paquete *bipartite* de R (R Core Team, 2020).

El patrón de conectividad o función topológica de cada nodo (endemismos o TRFG) se representa por las coordenadas z y c , las cuales cuantifican la conectividad de un nodo con otros nodos dentro de su módulo (z) y con nodos en otros módulos (c). La coordenada c es llamada también coeficiente de participación (PC). El coeficiente $PC=1,0$ si los vínculos se distribuyen uniformemente entre todos los módulos y $PC=0,0$, si todos los vínculos del nodo se encuentran dentro de su propio módulo. Para precisar cada función topológica se consideraron valores umbrales (Guimera y Almiral, 2005; Olesen *et al.*, 2007, Saunders y Rader, 2019), los cuales se describen a continuación.

Concentradores de módulos ($z > 2,5$, $PC < 0,625$). Son buenos conectores dentro de sus módulos. *Concentradores de redes* ($z > 2,5$, $PC > 0,625$). Resultan buenos conectores, tanto dentro de sus módulos, como entre módulos. *Conectores* ($z \leq 2,5$, $0,625 < PC \leq 0,80$). Presentan vínculos distribuidos con nodos en otros módulos. *Conectores indeterminados* ($z \leq 2,5$; $PC > 0,80$). Exhiben vínculos repartidos de manera muy uniforme entre todos los módulos.

Periféricos ($z \leq 2,5$; $0,05 < PC \leq 0,62$). Muestran la mayoría de los vínculos dentro de su módulo. *Ultraperiféricos* ($PC \leq 0,05$). Tienen todos sus vínculos dentro de su módulo. Los nodos periféricos y ultraperiféricos no se encuentran bien conectados, ni dentro de sus módulos, ni entre módulos. Las funciones se determinaron mediante la opción *C*, *Z* del paquete *bipartite* de R (R Core Team, 2020).

El ordenamiento espacial de los módulos, según su disimilitud en la composición de especies, se efectuó mediante un análisis de escalado multidimensional no métrico (NMDS). La configuración seleccionada fue aquella con el valor mínimo de estrés ($< 0,15$) y la correlación mayor con el primer eje (R1), la cual fue obtenida con el índice de Jaccard. Para unir los puntos que representan los módulos en el gráfico se utilizó la opción *árbol de tendido mínimo*. El programa utilizado fue Past 3.25.

RESULTADOS

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

Se precisaron entre los endemismos específicos y subespecíficos los siguientes 16 patrones biogeográficos: 1. Pancubano (26 endemismos). 2. Metapoblación Occidente-Centro-Oriente (17). 3. Metapoblación Occidente-Centro (2). 4. Metapoblación Centro-Oriente (1). 5. Disyunción Occidente-Centro-Oriente (3). 6. Disyunción Occidente-Oriente (2). 7. Disyunción Occidente-Centro (1). 8. Guaniguanico-Península de Guanahacabibes (1). 9. Guaniguanico (1). 10. Guaniguanico-Habana-Matanzas-Isla de Pinos (1). 11. Isla de Pinos (1). 12. Habana-Matanzas (1). 13. Guamuhaya (2). 14. Nipe-Cristal-Sagua Baracoa-Sierra Maestra (6). 15. Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa (8). 16. Sierra Maestra (1).

Los patrones biogeográficos pancubano y metapoblacional occidente-centro-oriente abarcaron 39.5% de los endemismos específicos y 83.9% de los endemismos subespecíficos. Los restantes patrones biogeográficos, más restringidos espacialmente, incluyeron 60.5% de los endemismos específicos y sólo 16.1% de las subespecies. Las especies endémicas estuvieron representadas en 93.8% de los patrones biogeográficos y las subespecies en 43.8% de los mismos (Tabla 1, Figs 3, 4).

COMPOSICIÓN DE ENDEMISMOS ENTRE TRFG

La riqueza de endemismos entre TRFG osciló entre 4 y 61, con un promedio de 33.1 (27.1, 39.5; CV=41.4%). endemismos por TRFG. Los TRFG con riqueza de endemismos por debajo de los límites de confianza (entre 4 y 24) fueron los cuatro siguientes: 1. Montañas del Purial-Imías: 4 endemismos: 5.4%

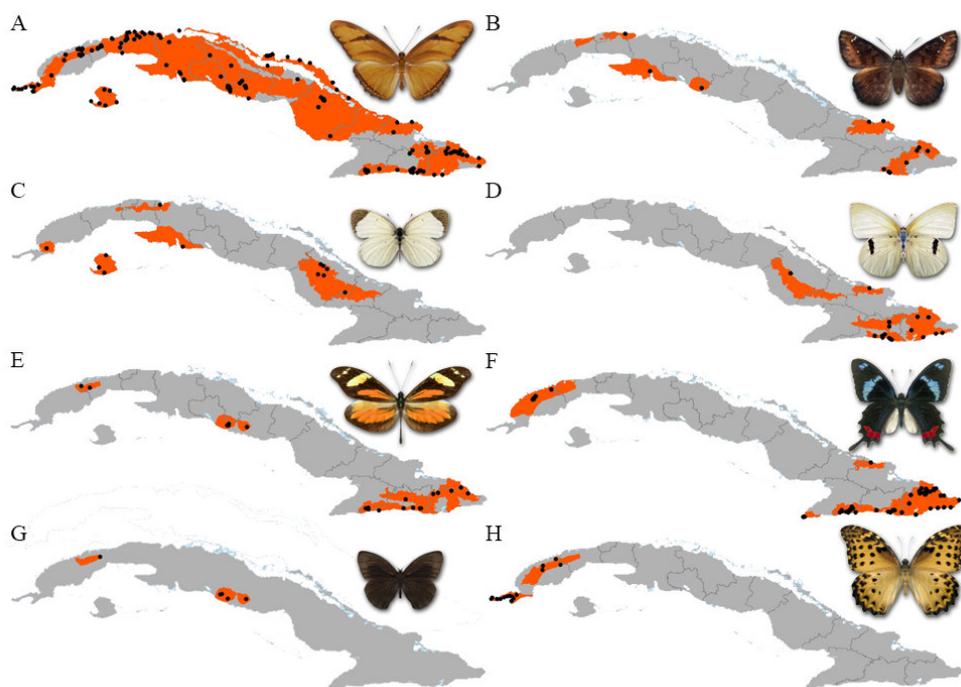


FIGURA 3. Ejemplos de patrones biogeográficos. A. *Dryas iulia* (pancubano). B. *Burca braco* (meta-población occidente-centro-oriente). C. *Eurema amelia* (metapoblación occidente-centro). D. *Kricogonia cabrerai* (metapoblación centro-oriente). E. *Dismorphia cubana* (disyunción occidente-centro-oriente). F. *Parides gundlachianus* (disyunción occidente-oriente). G. *Calisto aquilum* (disyunción occidente-centro). H. *Anetia pantherata clarescens* (Guaniguanico-península de Guanahacabibes).

FIGURE 3. Examples of biogeographic patterns. A. *Dryas iulia* (pan-Cuban). B. *Burca braco* (Western-Central-Eastern meta-population). C. *Eurema amelia* (Western-Central meta-population). D. *Kricogonia cabrerai* (Central-Eastern meta-population). E. *Dismorphia cubana* ((Western-Central-Eastern disjunction). F. *Parides gundlachianus* (Western-Eastern disjunction). G. *Calisto aquilum* (Western-Central disjunction). H. *Anetia pantherata clarescens* (Guaniguanico-Peninsula of Guanahacabibes).

del total. 2. Mesetas de Maisí y Cabo Cruz: 9:12.%. 3. Cayería Sabana-Camagüey: 18: 24.3%. 4. Alturas de Cubanacán y de Banes-Holguín: 24: 32.4% (Tabla 2).

Por su parte, los TRFG con riqueza de endemismos superior a los límites de confianza (entre 40 y 61) fueron los seis siguientes: 1. Penínsulas de Guanahacabibes y del Sur de la Isla de la Juventud: 40: 54.1% del total). 2. Cordillera de Guaniguanico: 40: 54.1%. 3. Macizo de Guamuhaya y meseta de Guaso-Limonos: 41: 55.4%. 4. Sistema orográfico de Sierra Maestra: 47: 63.5%. 5. Diferentes llanuras de las regiones central y oriental: 50: 67.6%. 6. Sistema orográfico de Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa: 61: 82.4%.

La distribución promedio general de los endemismos fue de 8.0 TRFG (LC= 6.8, 9.2; CV=67.4%). La robustez de esta distribución general fue muy elevada ($R= 96.0\%$). De manera particular, las especies endémicas exhibieron una distribución promedio de 6.2 TRFG (LC= 4. 7, 7.8; CV=84.8%), la cual resultó menor de manera significativa que la de las subespecies endémicas, distribuidas como promedio en 10.4 TRFG (LC= 8.7, 11.9; CV=45.1%).

El llenado de matriz o conectancia entre endemismos y los 18 TRFG resultó elevado (44.5%). La diversidad beta ($\beta= 2.2$) mostró muy pocas unidades de composición de las 18 posibles, equivalentes a una heterogeneidad baja en la composición de endemismos entre TRFG ($H_e= 12.2\%$). La composición de endemismos entre TRFG resultó anidada de manera muy significativa ($NODF_o=75.2$, $NODF_s=78.9$, $SES= -5.0$, $PZH_0=0.000003$).

MODULARIDAD Y CONECTIVIDAD

Se obtuvieron cinco módulos, con un coeficiente de modularidad de 0.14. La composición de TRFG por módulos fue como sigue. M1 (9LCC, 13ACE). Este módulo abarca sobre todo áreas del occidente de Cuba, con algunas áreas de las regiones central y oriental. M2 (4LPC, 8LCS, 14MCA, 15MCE). Incluye áreas del centro, el occidente y el oriente del archipiélago. M3 (11LAC, 12CVM, 18RMV). Se encuentra integrado por áreas centro-orientales. M4 (16MSE, 17MRM). Consiste sólo en áreas del oriente

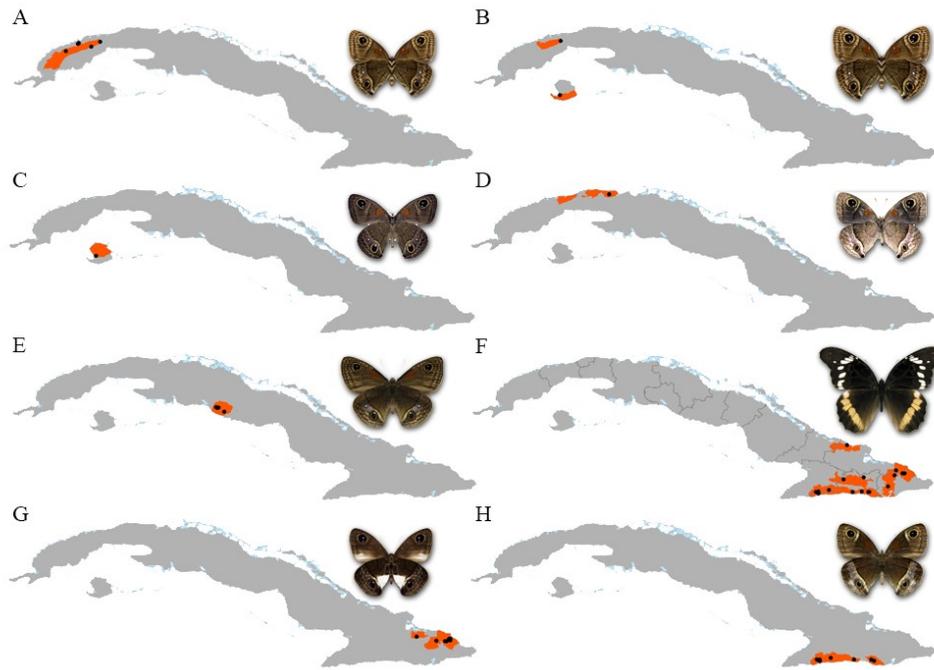


FIGURA 4. Ejemplos de patrones biogeográficos. A. *Calisto bradleyi* (Guaniguanico). B. *Calisto disjunctus* (Guaniguanico-Habana-Matanzas-Isla de Pinos). C. *Calisto siguanensis* (Isla de Pinos). D. *Calisto gundlachi* (Habana-Matanzas). E. *Calisto muripetens* (Guamuhaya). F. *Anetia cubana* (Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa-Sierra Maestra). G. *Calisto israeli* (Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa). H. *Calisto smintheus* (Sierra Maestra).

FIGURE 4. Examples of biogeographic patterns. A. *Calisto bradleyi* (Guaniguanico). B. *Calisto disjunctus* (Guaniguanico-Habana-Matanzas-Isla de Pinos). C. *Calisto siguanensis* (Isla de Pinos). D. *Calisto gundlachi* (Habana-Matanzas). E. *Calisto muripetens* (Guamuhaya). F. *Anetia cubana* (Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa-Sierra Maestra). G. *Calisto israeli* (Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa). H. *Calisto smintheus* (Sierra Maestra).

de Cuba. M5 (IPIN, 2LPA, 3LCP, 5LAR, 6LCR, 7LVI, 10LUR). Lo constituyen llanuras desde el extremo de la región central hasta el occidente del archipiélago (Tabla 3, Figs. 1, 5).

Entre los TRFG sólo se detectaron funciones topológicas de conectores de módulos y periféricos o poco conectores. Los módulos M1-M4 se caracterizan por estar integrados por una proporción igual, mayoritaria o absoluta de TRFG conectores. Estos módulos también se distinguen por incluir alguno de los cuatro macizos principales de Cuba, los cuales se tomarán como referentes de sus respectivos módulos. M1 incluye a Guaniguanico (13ACE), M2 a Guamuhaya (15MCE), M3 al sistema de Sierra Maestra (18RMV) y M4 al sistema de Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa (16MSE). Con la excepción del TRFG 3LCP, los seis TRFG restantes que M5 son periféricos o poco conectores. (Fig. 6).

En la composición de endemismos por módulos se observa que M1 (Guaniguanico) consiste en 46 endemismos con ocho característicos o típicos del módulo, incluyendo dos exclusivos. El módulo M2 (Guamuhaya) incluye 58 endemismos, con 12 típicos y dos exclusivos. El módulo M3 (Sierra Maestra) lo integran 50 endemismos con 13 característicos, uno de ellos exclusivo. El módulo M4 (Nipe-Cristal-

Sagua-Baracoa) lo constituyen 60 endemismos con 11 característicos y seis de ellos exclusivos. El módulo M5 (llanuras) está estructurado por 51 endemismos, con 29 característicos y uno exclusivo (Tabla 4).

La mayoría de los endemismos (46: 62.2% del total) resultaron conectores de módulos. De los restantes, 13 endemismos (17.5%) fueron periféricos y 15 (20.3%) ultraperiféricos, para una proporción de 37.8% de endemismos poco conectores o no conectores de módulos. La distribución promedio por TRFG de los endemismos característicos de los módulos fluctuó, desde 71% en los del módulo M5 de las llanuras y 15% en el módulo M4 del sistema Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa (CV=56.5%).

El ordenamiento espacial entre módulos según su composición de endemismos mostró a M1 (Guaniguanico) más aislado que los restantes, con su mayor similitud asociada a M5 de las llanuras y a M2 de Guamuhaya. Los dos módulos de los sistemas montañosos orientales, M3 y M4, se encuentran más relacionados entre sí respecto al resto. M2 (Guamuhaya) se comporta como conector entre los sistemas orientales (M3-M4) por un lado, y con el de llanura (M5) y el sistema montañoso de Guaniguanico (M1) por otro lado (Fig. 7).

TABLE 2. Endemismos y su distribución por Tipos de Regiones Físico-Geográficas. PIN. Platafórmica insular. LPA. Llanura pantanosa cársica. LCP. Llanura costera pseudohidromórfica. LPC. Llanura peninsular cársica. LAR. Llanura arenosa. LCR.Llanura cársica roja. LVI. Llanura interior alta de rocas vulcanógenas e intrusivas. LCS. Llanuras y colinas interiores y depresiones de rocas sedimentarias. LCC. Llanuras y colinas terrígenas carbonatadas. LUR. Llanura urbanizada de la Habana.CAC. Colinas y Alturas carbonatadas. CVM. Colinas de rocas vulcanógenas metamórficas. ACE. Alturas carbonatadas y esquistosas. MCA. Mesetas calcáreas. MCE. Montañas de rocas carbonatadas y esquistosas. MSE. Montañas de serpentinitas. MRM. Montañas de rocas metamórficas. MRV. Montañas de rocas vulcanógenas.

TABLE 2. Endemisms and their distribution by Types of Physical-Geographic Regions. PIN. Insular plataformic. LPA. Karstic swampy plain. LCP. Coastal pseudohydromorphic plain. LPC. Peninsular karstic plain. LAR. Sandy plain. LCR. Red karstic plain. LVI. Inner high plain of volcanic and intrusive rocks. LCS. Inner plains and hills and sedimentary rocks basins. LCC. Terrigenous limestone hills and plains. LUR. Urbanized plain of Habana. CAC. Limestone hills and highs. CVM. Hills of volcanic and metamorphic rocks. ACE. Limestone and serpentine highs. MCA. Limestone plateau. MCE. Mountains of limestone and serpentine rocks. MSE. Serpentine mountains. MRM. Mountains of metamorphic rocks. MRV. Mountains of volcanic rocks.

Endemismos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Total
	PIN	LPA	LCP	LPC	LAR	LCR	LVI	LCS	LCC	LUR	CAC	CVM	ACE	MCA	MCE	MSE	MRM	MRV	
<i>Burca c. concolor</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	7
<i>Burca b. braco</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	6
<i>Burca cubensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Euphyes c. cornelius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	13
<i>Euphyes s. singularis</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	7
<i>Chiomara gundlachii</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Chioides marmorosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	8
<i>Holguinia holguin</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	4
<i>Oarisma bruneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Oarisma nanus</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	7
<i>Proteides maysi</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	11
<i>Panoquina corrupta</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	12
<i>Proteides m. sanantonio</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	12
<i>Choranthus o. eleutheræ</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	14
<i>Saliana e. soroa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	6
<i>Telegonus cassander</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	13
<i>Telegonus habana</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	10
<i>Telegonus x. xagua</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	11
<i>Nesiostrymon c. celida</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	9
<i>Allosmaitia coelebs</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	13
<i>Pseudochrysoptera b. yateritas</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Adelpha i. iphimedia</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	15

Endemismos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Total
	PIN	LPA	LCP	LPC	LAR	LCR	LVI	LCS	LCC	LUR	CAC	CVM	ACE	MCA	MCE	MSE	MRM	MRV	
<i>Anartia chrysopelea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	15
<i>Anetia b. numidia</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	8
<i>Anetia cubana</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	6
<i>Anetia p. clarescens</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Atlantea perezi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Antillea p. anacaona</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	15
<i>Archaeoprepona d. crassina</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	13
<i>Calisto a. aquilum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2
<i>Calisto bradleyi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Calisto brochei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calisto bruneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calisto disjunctus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3
<i>Calisto dissimulatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	3
<i>Calisto gundlachi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Calisto herophile</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	17
<i>Calisto israeli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calisto lastrai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calisto occulta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calisto sharkeyae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calisto siguanensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Calisto smintheus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Calisto muripetens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Calisto torrei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Eueides i. cleobaea</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	4
<i>Cynatogramma e. echemus</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	13
<i>Doxocopa l. druryi</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	13
<i>Dynamine s. calais</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	14
<i>Dryas i. nudeola</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	17
<i>Greta cubana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	3
<i>Hypna c. iphigenia</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	9
<i>Libytheana motya</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	15

Endemismos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Total
	PIN	LPA	LCP	LPC	LAR	LCR	LVI	LCS	LCC	LUR	CAC	CVM	ACE	MCA	MCE	MSE	MRM	MRV	
<i>Lucinia s. sida</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	15
<i>Lycorea h. demeter</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	8
<i>Marpesia c. chironides</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	13
<i>Marpesia e. eleuthea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	15
<i>Battus p. cubensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	18
<i>Heraclides caiguanabus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	15
<i>Heraclides p. atkinsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	4
<i>Heraclides oviado</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	12
<i>Heraclides oxynius</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	9
<i>Parides gundlachianus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	7
<i>Neographium celadon</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	16
<i>Dismorphia cubana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	5
<i>Melete s. cubana</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	9
<i>Phoebis a. minuscula</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	15
<i>Phoebis avellana</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	11
<i>Pyrisitia dina dina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	16
<i>Eurema amelia</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	8
<i>Eurema lucina</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	10
<i>Kricogonia cabrerai</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	7
<i>Phoebis p. huebneri</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Dianesia c. ramsdeni</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	6
Total	18	29	34	40	30	33	36	50	35	32	32	24	40	9	41	61	4	47	595

TABLA 3. Composición por módulos (M1...M5) de los Tipos de Regiones Físico-Geográficas (TRFG). Conector (C), periférico (P). Siglas de los TRFG como en [Figura 1](#).

TABLE 3. Composition by modules (M1...M5) of Types of Physical-Geographical Regions (TRFG). Connector (C), peripheral (P). abbreviation of TRFG like in [Figure 1](#)

TRFG	M1	M2	M3	M4	M5
9LCC	P				
13ACE	C				
4LPC		C			
8LCS		C			
14MCA		P			
15MCE		C			
11LAC			C		
12CVM			C		
18MRV			C		
16MSE				C	
17MRM				C	
1PIN					P
2LPC					P
3LCP					C
5LAR					P
6LCR					P
7LVI					P
10LUR					P

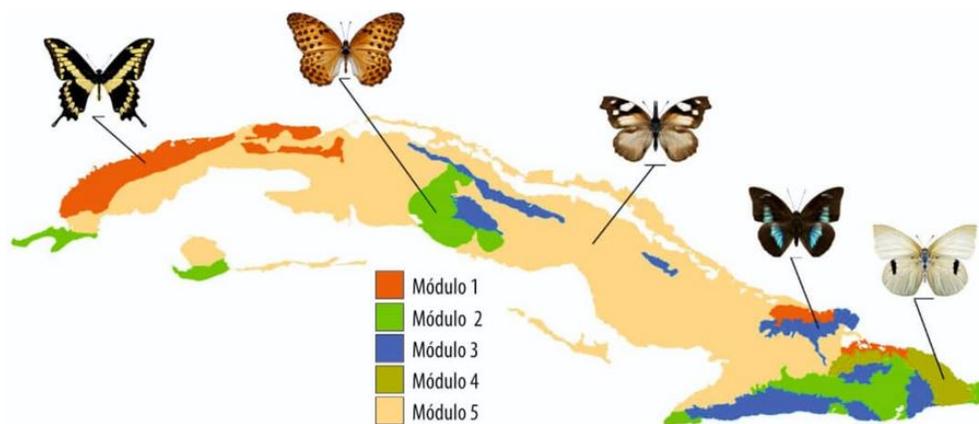


FIGURA 5. Estructura espacial de módulos de endemismos de mariposas y su distribución por Tipos de Regiones Físico-geográficas. Nótese la estructura espacial discontinua de los módulos I, II y III.

FIGURE 5. Spatial structure of modules of butterfly endemisms, and their distribution by Types of Physical-Geographical Regions. Notice the discontinuous spatial structure of modules I, II and III.

DISCUSIÓN

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

El patrón biogeográfico integrado por más endemismos es el de diferentes tipos de metapoblaciones, incluido el pancubano, donde las configuraciones espaciales de las distribuciones no resultan necesariamente continuas. Los patrones metapoblacionales caracterizan la distribución

espacial de muchas especies de mariposas ([Lizie et al., 2015](#)). Tales patrones se relacionan con mayor resistencia a la extinción en ambientes dinámicos ([Rojas-Castro y Araya-Crisóstomo, 2019](#)).

Los endemismos específicos muestran tendencia a desarrollar patrones biogeográficos más diversos (93.8% del total de los patrones); pero más restringidos espacialmente que los de las subespecies endémicas. Los endemismos subespecíficos están representados en menor diversidad de patrones

biogeográficos (43.8% del total), concentrados en los de mayor amplitud espacial: el pancubano y la metapoblación occidente-centro-oriente. Esta estructura biogeográfica pudiera ser consecuencia de requerimientos ecológicos más restringidos y constreñimientos históricos-evolutivos más específicos y diferenciados en las especies endémicas, mientras que los endemismos subespecíficos muestran propensión a ser más generalistas en la utilización del espacio y sus recursos.

Poblaciones de mariposas muy antiguas en las Antillas tienden a presentar distribuciones geográficas y ecológicas restringidas. Vacíos poblacionales observados en estos patrones espaciales pudieran indicar eventos de extinción (Steinbauer *et al.*, 2016). Dichos patrones espaciales restringidos suelen superponerse con formaciones geológicas antiguas y presentar disyunciones geográficas entre sistemas montañosos (Norega-Urbano, 2017). Las observaciones expuestas resultan coherentes con las distribuciones disyuntas de *Dismorphia cubana* y *Greta cubana*, posiblemente extintas en Guaniguanico. Otro caso semejante es el de *Holguinia holguin* y *Parides gundlachianus*, pero con extinciones probables en Guamuhaya.

Una población que puede considerarse relictas es la de *Anetia pantherata clarescens*, confinada a la Península de Guanahacabibes y Guaniguanico en el extremo occidental. No obstante, la especie se distribuye también en la Española, al igual que su especie relacionada, *A. briarea*. El endemismo cubano *A. b. numidia* tiene distribución metapoblacional occidente-centro-oriente, incluida Guamuhaya. *A. p. clarescens* debió presentar una distribución semejante en el pasado, extinguiéndose en las áreas actuales del centro y el oriente del archipiélago.

COMPOSICIÓN DE ENDEMISMOS ENTRE TRFG

Los valores más elevados de riqueza de endemismos se corresponden con TRFG presentes, tanto en la región occidental, como en la central y la oriental. Estos valores se encuentran asociados a los

TRFG que incluyen alguno de los cuatro macizos montañosos principales, al TRFG de llanuras, colinas interiores y depresiones sedimentarias de las regiones central y oriental, más al TRFG de las llanuras peninsulares cársicas de Guanahacabibes y el sur de la Isla de Pinos, en el occidente del archipiélago. Estos TRFG abarcan áreas bajas o montañosas con diferentes formaciones vegetales (Borhidi, 1996) y condiciones ecológicas heterogéneas en sentido general. Su importancia ecológica es resaltada por una combinación de endemismos restringidos en los TRFG montañosos, junto con endemismos de distribución amplia a través del territorio insular.

Los cuatro TRFG (22.2% del total) que exhiben una riqueza de endemismos por debajo de los intervalos de confianza esperados se corresponden también con zonas ecológicamente heterogéneas, como son la Plataforma Insular (Archipiélago de Sabana-Camagüey), Colinas de rocas Vulcanógenas Metamórficas (Alturas de Cubanacán y de Banes-Holguín), Mesetas Calcáreas (Llanuras y mesetas de Cabo Cruz y Maisí) y Montañas de Rocas Metamórficas (Montañas de Purial-Imías). Estos TRFG los integran áreas de las regiones central y oriental. De este modo, en las regiones central y oriental coinciden tanto áreas de riqueza máxima de endemismos como de riqueza mínima.

Los endemismos subespecíficos se distribuyen como promedio en 57.8% de los TRFG, mientras que los endemismos específicos lo hacen en 34.4%. El CV de los endemismos específicos entre TRFG es muy superior al de los subespecíficos. Ello es consecuencia de que una parte de las especies son exclusivas de uno o dos TRFG, mientras que otras exhiben distribuciones más amplias. Las subespecies endémicas tienden a exhibir distribuciones más abarcadoras. Azor y Barro (2014) obtuvieron una relación semejante respecto a la distribución geográfica potencial del grupo de endemismos estudiados. Esta diferencia en la distribución espacial entre especies y subespecies deviene una tendencia general entre las islas de las Antillas (Borregaard *et al.* 2017).



FIGURA 6. Distribución espacial de los Tipos de Regiones Físico-Geográficas conectores y poco conectores.

FIGURE 6. Spatial distribution of Types of Physical-Geographic Regions connectors and less connectors.

TABLA 4. Composición por módulos (M) de endemismos de mariposas. Conector (C), periférico (P), ultraperiférico (UP). Característicos del módulo (CA). Siglas en negrita indican pertenencia exclusiva al módulo.

TABLE 4. Composition by modules (M1...M5) of butterfly endemisms. Connector (C), peripheral (P), ultra-peripheral (UP). Characteristic of module (CA). Abbreviations in bold letter indicate exclusive belonging to the module.

Endemismos	M1	M2	M3	M4	M5	Total
<i>Chioides marmorosa</i> (C)	CA	1	1	1	1	5
<i>Telegonus habana</i> (C)	CA	1	1	1	1	5
<i>Anetia pantherata clarescens</i> (P)	CA	1	0	0	0	2
<i>Calisto aquilum</i> (P)	CA	1	0	0	0	2
<i>Calisto bradleyi</i> (UP)	CA	0	0	0	0	1
<i>Calisto disjunctus</i> (P)	CA	1	0	0	0	2
<i>Calisto gundlachi</i> (UP)	CA	0	0	0	0	1
<i>Heraclides oviedo</i> (C)	CA	1	1	1	1	5
<i>Burca concolor concolor</i> (C)	0	CA	0	1	1	3
<i>Chiomara gundlachii</i> (C)	0	CA	0	0	1	2
<i>Nesiostrymon celida celida</i> (C)	1	CA	1	1	1	5
<i>Anetia briarea numidia</i> (C)	1	CA	1	1	1	5
<i>Calisto muripetens</i> (UP)	0	CA	0	0	0	1
<i>Calisto torrei</i> (UP)	0	CA	0	0	0	1
<i>Cymatogramma echemus echemus</i> (C)	1	CA	1	0	1	4
<i>Eueides isabella cleobaea</i> (UP)	0	CA	0	1	1	3
<i>Heraclides oxynius</i> (C)	0	CA	1	1	1	4
<i>Heraclides pelaus atkinsi</i> (P)	0	CA	1	1	0	3
<i>Dismorphia cubana</i> (C)	1	CA	1	1	0	4
<i>Dianesia carteri ramsdeni</i> (C)	1	CA	1	1	1	5
<i>Holguinia holguin</i> (P)	1	0	CA	1	0	3
<i>Proteides maysi</i> (C)	1	1	CA	1	1	5
<i>Proteides mercurius sanantonio</i> (C)	1	1	CA	1	1	5
<i>Telegonus xagua xagua</i> (C)	1	1	CA	1	1	5
<i>Allosmaitia coelebs</i> (C)	1	1	CA	1	1	5
<i>Pseudochrysops bornoi yateritas</i> (P)	0	1	CA	0	0	2
<i>Anetia cubana</i> (P)	0	1	CA	1	1	4
<i>Archaeoprepona demophoon crassina</i> (C)	1	1	CA	1	1	5
<i>Calisto dissimulatum</i> (P)	0	0	CA	1	0	2
<i>Calisto smintheus</i> (UP)	0	0	CA	0	0	1
<i>Lycorea halia demeter</i> (C)	0	1	CA	1	1	4
<i>Melete salacia cubana</i> (C)	0	1	CA	1	1	4
<i>Kricogonia cabrerai</i> (C)	0	1	CA	1	1	4
<i>Burca cubensis</i> (UP)	0	0	0	1	0	1
<i>Oarisma bruneri</i> (P)	1	0	0	CA	0	2
<i>Saliana esperi soroa</i> (C)	1	1	1	CA	1	5
<i>Atlantea perezii</i> (UP)	0	1	0	CA	0	2
<i>Calisto brochei</i> (UP)	0	0	0	CA	0	1
<i>Calisto bruneri</i> (UP)	0	0	0	CA	0	1
<i>Calisto israelí</i> (UP)	0	0	0	CA	0	1
<i>Calisto lastrai</i> (UP)	0	0	0	CA	0	1
<i>Calisto occulta</i> (UP)	0	0	0	CA	0	1
<i>Calisto sharkeyae</i> (UP)	0	0	0	CA	0	1

Endemismos	M1	M2	M3	M4	M5	Total
<i>Greta cubana</i> (C)	0	1	1	CA	0	3
<i>Parides gundlachianus</i> (C)	1	1	1	CA	1	5
<i>Burca braco braco</i> (P)	0	1	0	1	CA	3
<i>Euphyes cornelius cornelius</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Euphyes singularis singularis</i> (P)	0	1	0	1	CA	3
<i>Oarisma nanus</i> (P)	1	0	0	1	CA	3
<i>Panoquina corrupta</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Choranthus orientis eleutheræ</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Telegonus cassander</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Adelpha iphicleola iphimedia</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Anartia chrysopelea</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Antillea pelops anacaona</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Calisto herophile</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Calisto siguanensis</i> (UP)	0	0	0	0	CA	1
<i>Doxocopa laure druryi</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Dynamine serina calais</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Dryas iulia nudeola</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Hypna clytemnestra iphigenia</i> (C)	0	1	1	1	CA	5
<i>Libytheana motya</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Lucinia sida sida</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Marpesia chiron chironides</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Marpesia eleuchea eleuchea</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Battus polydamas cubensis</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Heraclides caiguanabus</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Neographium celadon</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Phoebis argante minuscula</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Phoebis avellaneda</i> (C)	0	1	1	1	CA	4
<i>Pyrisitia dina dina</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Eurema amelia</i> (P)	1	1	1	0	CA	4
<i>Eurema lucina</i> (C)	1	1	1	1	CA	5
<i>Phoebis philea huebneri</i> (C)	1	0	0	0	CA	2
Total	46	58	50	60	51	

La conectancia o llenado de matriz expresa una medida de la cohesión de los vínculos del sistema en cuestión (Delmas *et al.*, 2018; Landi *et al.*, 2018). Valores elevados de conectancia y robustez, junto con un bajo valor de diversidad y heterogeneidad beta en la composición de endemismos entre TRFG, son resultantes de la distribución promedio de endemismos en una proporción notable de TRFG en sentido general, lo que confiere robustez y estabilidad a la relación de los endemismos y su distribución espacial y ecológica entre TRFG.

Los patrones de distribución anidados suelen manifestarse en paisajes fragmentados, lo cual caracteriza la estructura en regiones físico-geográficas de los TRFG (Mateo *et al.*, 2020). Con esta configuración espacial, las especies de mariposas más adaptables o generalistas son capaces de sobrevivir en fragmentos más pequeños, modificados

o pertenecientes a diferentes hábitats (Lizie *et al.*, 2015). Estos taxones caracterizan los hábitats o sitios con menor riqueza de especies. Por el contrario, especies poco distribuidas son de esperar, como tendencia, en hábitats o sitios más ricos en especies y recursos, a no ser en casos de requerimientos ecológicos estrictos. En el archipiélago cubano, los endemismos poco distribuidos (entre 1-3 TRFG) se observan en su mayoría en los TRFG más ricos en endemismos, lo que suscita la emergencia de patrones espaciales anidados.

Tal combinación de relaciones sugiere que las probabilidades de extinción de endemismos por modificaciones de los TRFG sería relativamente baja, sobre todo entre las subespecies, dada su distribución amplia entre ambientes disímiles a través de los TRFG.

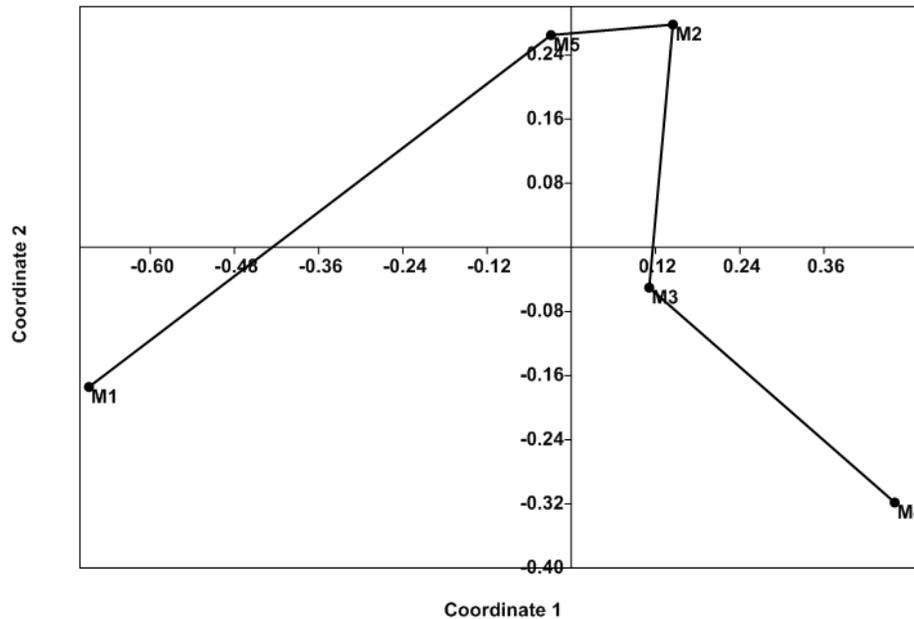


FIGURA 7. Ordenamiento espacial de los módulos según la composición de sus endemismos. Línea entre módulos árbol de tenido mínimo. Stress: 0,0%, R1: 95,0%.

FIGURE 7. Spatial ordering of modules according to their endemism composition. Line between modules mean minimal spanning tree. Stress: 0,0%, R1: 95,0%.

MODULARIDAD Y CONECTIVIDAD

Los cuatro sistemas montañosos principales (Guaniguanico, Guamuhaya, Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa y Sierra Maestra) se encuentran segregados en módulos diferentes, lo que señala la complementariedad e importancia de cada uno de ellos en la composición y distribución de endemismos en el archipiélago. El quinto módulo, integrado por TRFG de llanuras de todo el archipiélago, exhibe la mayor cantidad y proporción de endemismos característicos, consistente sobre todo en subespecies de distribución amplia. Guamuhaya exhibe un patrón similar en este último aspecto, coherente con su cifra elevada de endemismos con distribución pancubana. En los módulos del resto de los macizos, la mayor proporción de endemismos característicos consiste en especies, con distribución promedio menor entre TRFG.

Los módulos pueden emerger de preferencias específicas (recursos o hábitats) de las especies (Dormann *et al.*, 2017), a lo cual pudiera añadirse diferencias ecológicas e historia de modificaciones de los paisajes, junto con la propia historia y requerimientos ecológicos de los endemismos. Los módulos constituyen espacios discontinuos, al igual que la estructura en regiones físico-geográficas de los

TRFG, según subrayan esto último Mateo *et al.* (2020).

En el patrón global espacial de los módulos se observa que M1 tiene una composición integrada de endemismos y TRFG básicamente de las áreas occidentales; los módulos M2 y M3 de las centrales y orientales; M4 es exclusivo de las áreas orientales, y M5 es continuo desde el oeste de la región oriental hasta el occidente del archipiélago. El reparto de endemismos, expresado en relaciones espaciales entre módulos, muestra que el módulo de Guamuhaya ocupa una posición de conectividad intermedia entre el módulo de las llanuras, caracterizado por endemismos de distribución amplia y el módulo de Guaniguanico, y por otro lado con los módulos de los macizos orientales.

Estas relaciones de conectividad se expresan también en relaciones filogenéticas de endemismos. Las especies de *Calisto* de Guamuhaya comparten afinidades filogenéticas, tanto con Guaniguanico, como con los macizos orientales. *C. aquilum*, con una subespecie exclusiva de Guaniguanico y otra de Guamuhaya, comparte un antecesor común con *C. dissimulatum*, de los macizos orientales. Otro endemismo local, *C. muripetens*, tiene su especie hermana, *C. occulta*, en el macizo Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa. Por su parte, *C. herophile*, de distribución pancubana, sobre todo en llanuras,

comparte un posible antecesor común con *C. torrei*, de Guamuhaya, y su especie hermana *C. bradleyi*, de Guaniguanico (Núñez *et al.*, 2013).

Para otros grupos, como las hormigas endémicas de *Temnothorax*, Guamuhaya es un espacio geográfico-evolucionario donde coexisten los linajes más basales de su cladograma junto con los más derivados del grupo, y donde se marcan límites occidentales y orientales en la distribución de linajes (Fontenla y Seolin, 2016).

Los TRFG conectores se encuentran en mayoría a través de las áreas centrales y orientales, mientras que los periféricos o poco conectores en las occidentales y algunas áreas centro-occidentales. Los patrones de composición de módulos y de conectividad de TRFG resaltan que la región central en sentido amplio (centro-occidental + centro-oriental) es una zona de superposición espacial caracterizada por TRFG de conectividad tanto elevada como baja, lo que evidencia la complejidad biogeográfica de esta región y su importancia para la dinámica de las interacciones espaciales a través del archipiélago.

De acuerdo con los ejemplos expuestos, el macizo de Guamuhaya, dentro del TRFG de montañas de rocas carbonatadas y esquistosas, pudiera considerarse un nodo biogeográfico o zona de transición. Estos espacios representan zonas de superposición geográfica y límites de distribuciones, resultantes de historias espaciales y ecológicas dinámicas (Ferro y Morrone, 2014). Relaciones semejantes en esta área han sido observadas para la flora (Fontenla y López, 2007; Pérez *et al.*, 2022) y géneros endémicos de moluscos terrestres (Fontenla *et al.*, 2013).

La mayoría de los endemismos (63.5%) conectan módulos, función coherente con la proporción de aquellos que desarrollan distribuciones pancubanas y metapoblaciones de occidente-centro-oriental. Los módulos que abarcan macizos montañosos combinan, tanto endemismos conectores, como la mayor proporción de periféricos y ultraperiféricos, en especial el módulo contenedor del macizo Nipe-Cristal-Sagua-Baracoa.

Las regiones biogeográficas pueden considerarse fuentes de especies y deben compartir más taxones entre sitios de la misma región y menos con otras regiones. Los eventos de dispersión dentro de una región deben ser también más probables (Carstensen *et al.*, 2013). Los módulos observados podrían considerarse fuentes de composición funcional de endemismos, al estar integrados por combinaciones de conectores, periféricos y ultraperiféricos. Las mariposas suelen dispersarse a través de corredores mediante vuelos poco extensos (Vodá *et al.* 2016). Del mismo modo, los módulos podrían representar corredores potenciales a gran escala (áreas occidentales, centrales y orientales).

Por su parte, los TRFG constituyen unidades de paisajes (Mateo *et al.*, 2020). Los TRFG conectores, en especial los del mismo módulo, pudieran comportarse como corredores funcionales a escalas variables, según la distribución espacial y las características paisajísticas-ecológicas de sus regiones físico-geográficas respectivas. En este contexto, TRFG como el que incluye Guamuhaya, representa un área de gran conectividad y fuente de endemismos de amplia distribución en un espacio geográfico de evidente complejidad, donde se superponen tanto límites espaciales de módulos como combinaciones limítrofes de TRFG conectores y periféricos.

Whittaker *et al.* (2018) definen el término archipiélago como un grupo de islas cercanas que intercambian información biológica con frecuencia superior en relación con la de otras masas de tierra. Estas islas comparten orígenes y dinámicas geoambientales similares, además de una fuente común de especies. Un meta-archipiélago sería un grupo de archipiélagos con diferentes orígenes y fuentes de especies. Dentro del mismo, el intercambio es más frecuente con relación a otras áreas, pero menor que dentro de un archipiélago único. El término es coherente con el de meta-población, el cual denota la subdivisión de poblaciones a través de áreas no conectadas lo suficiente para constituir una entidad única, pero sin llegar a ser por completo independientes unas de las otras. En adición, dichos autores subrayan que un *meta-archipiélago* resulta equivalente a la noción de módulos y redes.

La historia paleogeográfica del archipiélago cubano señala orígenes distintos para los macizos montañosos del occidente y el oriente, comportándose como islas dentro de un archipiélago, así como diferentes ciclos de expansión, reducción, fragmentación y fusión de territorios (Oro, 1989; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999; Iturralde-Vinent, 2010). Los patrones espaciales actuales de los endemismos de mariposas cubanos se caracterizan por una combinación de distribuciones pancubanas y meta-poblacionales, restricciones espaciales, disyunciones y estructura en módulos, cuyos componentes exhiben diferentes configuraciones espaciales y niveles de conectividad.

Whittaker *et al.* (2018) señalan que, en regiones complejas, como el Caribe insular, resulta debatible dónde comienza un archipiélago y dónde termina otro. Sobre la base de lo expuesto, es plausible considerar al archipiélago cubano como un *meta-archipiélago paleogeográfico*, del cual ha heredado sus características actuales como *archipiélago* y *meta-archipiélago* en sí mismo. Tal estructura histórica-ecológica subraya la complejidad biogeográfica de este sistema insular y debe tenerse

en cuenta para el diseño de corredores u otras acciones encaminadas a la conservación y resiliencia de la biota ante cambios ecológicos ocasionados por causas climáticas, antrópicas, o una combinación de ambas.

REFERENCIAS

- Ali, J.R. (2012). Colonizing the Caribbean: Is the GAARlandia land-bridge hypothesis gaining a foothold? *Journal of Biogeography* 39: 431-433. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02674.x>.
- Antoniazzi R., Dattilo, W. y Rico-Gray, V. (2018). A useful guide of main indices and software used for ecological networks studies. En: *Ecological networks in the tropics* (W. Dattilo y V. Rico-Graby, eds.). <http://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0-3>.
- Azor, L. y Barro, A. (2014). Modelación de la distribución potencial de mariposas endémicas cubanas (Lepidoptera: Papilionoidea). *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 3: 18-30
- Bologna, M.A., Audicio, P.A., Biondi, M. y Casale, A. (2008). The Mediterranean-Southern African disjunct distribution pattern. *Biogeographia* XXIX: 1-13.
- Borhidi, A. (1996). *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Hungary. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Borregaard, M.K., Amorin, I.R., Borges, P.A, Cabral, J.S, Fernández-Palacios, J.M., R. Field, R. Heany, H. Kreft, H, Matthews, J.M. Olesen y J. Price. (2017). Oceanic island biogeography through the lens of the general dynamic model: assessment and prospect. *Biological Review* 92: 830-853. <http://doi:10.1111/brv.12256>.
- Cala-Riquelme, F. P., E. Wienczek, G. J. Florez-Daza, I. Binford y I. Agnarsson. (2022). Island-to-island vicariance, founder-events and within-area speciation: The biogeographic history of the Antillattus Clade (Salticidae: Euophryini). *Diversity* 14: 224. <https://doi.org/10.3390/d14030224>.
- Carstensen, D. W., J. P. Lessard, B. G. Holt, M. K. Borregaard y K. Rahbek. (2013). Introducing the biogeographical species pool. *Ecography* 36: 1-9. <http://doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00329.x>.
- Colom, P., D. Carreras y C. Stefanescu. (2019). Long-term monitoring of Menorcan butterfly populations reveals widespread insular biogeographical patterns and negative trends. *Biodiversity and Conservation* 28: 1837-1851. <http://di.org/10.1007/s10531-019-01764-1>.
- Crews, S. C. y L. A. Esposito. (2020). Towards a synthesis of the Caribbean biogeography of terrestrial arthropods. *Evolutionary Biology* 20: 12. <http://doi.org/10.1186/s12862-019-1576-z>.
- Delgado, J.D., R. R. Rodríguez, R. A. González-Moreno y P. Fernández-Palacios. (2017). A reappraisal of the role of humans in the biotic disturbance of islands. *Environmental Conservation* 44: 371-380. <http://doi:10.1017/S03768917000236>.
- Delmas, E. M., M. H. Besson, L. Brice, G. V. Burkle, M. J. Dalla-Riva, D. Fortin, P. Gravel, D. Guimares, E. Hembry, J. M. Newman, M. Olesen, J. Pires, D. Yeakel y T. Poisot. (2017). Analyzing ecological networks of species interactions. *Biological Review*. <http://doi.org/10.1101/112540>
- Dormann, C. F., J. Frund y M. Shaefer. (2017). *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 48: 559-584.
- Espinosa, J. y J. Ortea. (2009). *Moluscos terrestres de Cuba*. Ediciones Polymita, UPC, Print, Vasa, Finlandia, 191 pp.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). (2011). ArcGIS Desktop: v 10.2. Redlands, Ca: Environmental systems Research institute.
- Ferro, I. y J. J. Morrone. (2014). Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1-12.
- Fontenla, J. L., y A. López. (2007). *Archipiélago cubano. Biogeografía histórica y complejidad*. Editorial CUBALIBRI, www.friendsofcomplexitytheoryincuba.org
- Fontenla, J.L. y N. Seolin. (2016). Análisis panbiogeográfico de *Temnothorax* Mayr ("Macromischa" Formicidae) de Cuba. En: *Biogeografía. Conceitos, metodologia e práticas*. (N. Seolin y R. B. Guimaraes RB. eds.) pp127-140, Cidade de Tupa. Sao Paulo. Brasil.
- Fontenla, J. L., J. Espinosa, D. Maceira y M. Hernández. (2013). Biogeografía histórica de los géneros endémicos de moluscos terrestres de Cuba. Determinación y relaciones entre sistemas biogeográficos. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*. Vol. XXV, 141-162.
- Guimera, R. y L. A. Amaral. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433, 895-900.
- Iturralde-Vinent, M. A. (2010). Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *International Geology Review* 48: 791-827. <https://doi.org/10.2747/0020-6814.48.9.791>.
- Iturralde-Vinent, M. A y R. D. E. MacPhee. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- Landi, P.H., O. Minoarivelo, A. Brannstrom, C. Hui y U. Dieckmann. (2018). Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology* 60: 319-345

- Lizee MH, Taton T, Deschamps-Cottin M. (2015). Nested patterns in urban butterfly species assemblages: respective roles of plot management, park layout and landscape features. *Urban Ecosystems* <http://doi.org/10.1007/s11252-015-0501-5>.
- MacDonald, Z. G., S. E. Nielsen y J. H. Acorn. (2017). Negative relationships between species richness and evenness render common diversity indices inadequate for assessing long-term trends in butterfly diversity. *Biodiversity and Conservation* 26: 617-629.
- Maciel-Mata, C. A., N. Manríquez-Morán, P. Octavio-Aguilar y P. Sánchez-Rojas. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. 2015. *Acta Universitaria* 5: 3-19. <http://doi:10.15174/au.2015690>.
- Mancina, C., R. Núñez y B. Neyra. (2020). *Mariposas de Cuba. Guía de campo*. IES. Editorial AMA, La Habana. 237 pp.
- Martínez-Adriano, C. A., C. Díaz-Castelazo y A. Aguirre-Jaimes. (2018). Flower-mediated plant butterfly interactions in an heterogeneous tropical coastal ecosystem. *Peer Journal* 6: e5493.
- Mateo, J. M., M. Celeiro, P. Acevedo, D. Hernández y A. Veranes. (2020). Los mapas de paisajes del Atlas Nacional de Cuba LX Aniversario. *Revista Cubana de Geografía* 2: 1-14.
- Min-Lee, C., J. W. Park, T. S. Kwon y S. K. Lee. (2015). Diversity and density of butterfly communities in urban green areas: an analytical approach using GIS. *Zoological Studies* 54: 4-10.
- Noguera-Urbano, E. A. (2017). El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones. *Acta Zoológica Mexicana* 33: 89-107.
- Núñez, R., P. F. Matos-Maraví y N. Wahlberg. (2013). New *Calisto* species from Cuba, with insights on relationships of Cuban and Bahamian taxa (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Zootaxa* 3669 4: 503-521. <http://dx.doi.org/10-11646/zootaxa.3669.4.5>.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, L. Dupont y P. Jordano. (2007). The modularity of pollination networks. *PNAS* 104, 19891-19896.
- Oro, J. R. (1989). Evolución paleogeológica. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección III-1*. Instituto de Geografía. Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, p. 4.
- Past (3.25) [Programa] (2001). Recuperado de <http://www.toyen.uio.no/~ohammer/past>.
- Pérez, J. A., A. López, R. Echevarría, R. Oviedo, M. T. González y L. González. Endemismo vegetal en el distrito fitogeográfico Guamuhaya (Cuba Central). (2022). *Acta Botánica Cubana* 221: <https://cu-id.com/2402/v221e03>.
- Pulido, A., A. L. Márquez, E. García-Barros y R. Real. (2021). Metapopulation patterns of Iberian butterflies revealed by fuzzy logic. *Insects* 12: 392. <http://doi.org/103390/insects12050392>.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ricklefs, R., y E. Bermingham. (2008). The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 363: 2393-2413 doi: [10.1098/rstb.2007.2068](https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2068).
- Rodríguez-Silva, R., y I. Schlupp. (2021). Biogeography of the West Indies: A complex scenario for species radiations in terrestrial and aquatic habitats. *Ecology and Evolution* 11: 2416-2430. Doi: [10002/ece3.7236](https://doi.org/10002/ece3.7236).
- Rojas-Castro, H y S. Araya-Crisóstomo. (2019). Medidas de conservación ex situ: Un enfoque metapoblacional a partir del modelo clásico de Levins. *Gayana* 83: 46-56.
- Russell, J.C. y C. Kueffer. (2019). Island biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environmental Resources* 44:1-60. <http://doi.org/10.1146/annurev-enviro-101718-033245>.
- Saunders, M. E y R. Rader. (2019). Network modularity influences plant reproduction in a mosaic tropical agroecosystem. *Proceeding of the Royal Society of Botany* 286, 220190296.
- Sharma. M. y N. Sharma N. (2017). Suitability of butterflies as indicators of ecosystem condition: a comparison of butterfly diversity across four habitats in Gir Wildlife Sanctuary. *International Journal of Advanced Research in Biological Sciences* 4: 43-53.
- Smith, D. S., L. D. Miller y J. Miller. (1994). *The Butterflies of West Indies and South Florida*. Oxford University Press, New York, 264 pp.
- Steinbauer, M. I., J. A. H. Schweiger y S. D. H. Irl. (2016). Biogeography, Patterns in. In: Kliman RM (ed). *Encyclopedia of Evolutionary Biology* 1: 221-230. Oxford Academic Press.
- Stenbauer, M. I. (2017). A generalization of the taxon cycle. *Journal of Biogeography* 444: 2110-2112.
- Tong, Y., G. Binfort, C. A. Rheims, M. Kuntner, J. Liu y I. Agnarsson. (2019). Huntsmen of the Caribbean: Multiple tests of the GAARlandia hypothesis. *Evolution* 130: 259-268.
- Toumisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22. doi: [10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x)
- Ulrich, W. y M. Almeida-Neto. (2012). On the meaning of nestedness: back to the basis. *Ecography* 35 1-7. doi: [10.1111/j.1600-0587.2012.07671.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07671.x)

- Ulrich, W, W. Kryszewski, P. Sewerniak, R. Puchalka y N. J. Gotelli. (2017). A comprehensive framework for the study of species co-occurrences, nestedness and turnover. *Oikos* 126: 1607-1616.
- Ulrich, W. (2010). NODF- a FORTRAN program for nestedness analysis Version 1.0 Werner Ulrich Nicolaus Copernicus University in Torun. Department of Animal Ecology *Gagarina* 9: 87-100.
- Valentín, E.S. y R. G. Olmstead. (2004). Historical biogeography of Caribbean plants: introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. *Taxon* 53: 299-319.
- Vodá, R., L. Dapporto, V. Dinca, T. G. Shreeve, M. Khaldi y G. Barech. (2016). Historical and contemporary factors generate unique butterfly communities on islands. *Scientific Reports* 6: 28828. <http://doi.org/10.1038/srep2888>.
- Walter, H. S. (2004). The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography* 31: 177-197.
- Whittaker, R. J., J. M. Fernández-Palacios, T. J. Matthews, F. R. Rigal, A. Kostas y K. A. Triantis. (2018). Archipelagos and meta-archipelagos. *Frontiers of Biogeography* 10.1-2, e41470. doi: [10.21425/F5FBG41470](https://doi.org/10.21425/F5FBG41470).
- Zhang, J., Q. Cong, J. Shen y N. V. Grishin. (2022). Taxonomic changes suggested by the genomic analysis of Hesperidae (Lepidoptera). *Insecta Mundi* 1409: 1-139. <https://digitalcommons.unl.edu/insectamundi/1409>.

Conflicto de intereses: Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

Contribución de los autores: **Conceptualización:** J.L. Fontenla. **Redacción:** J.L. Fontenla **Metodología:** J.L. Fontenla, Y. Fontenla. **Bases de datos:** J.L. Fontenla, Y. Fontenla, C.A. Mancina. **Confección de Mapas:** C.A. Mancina. **Revisión y edición final:** J.L. Fontenla, Y. Fontenla, C.A. Mancina.