



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

**Esta tesis doctoral contiene un índice que enlaza a cada uno de los capítulos de la misma.**

**Existen asimismo botones de retorno al índice al principio y final de cada uno de los capítulos.**

**[Ir directamente al índice](#)**

**Para una correcta visualización del texto es necesaria la versión de [Adobe Acrobat Reader 7.0](#) o posteriores**

**Aquesta tesi doctoral conté un índex que enllaça a cadascun dels capítols. Existeixen així mateix botons de retorn a l'índex al principi i final de cadascun dels capítols .**

**[Anar directament a l'índex](#)**

**Per a una correcta visualització del text és necessària la versió d' [Adobe Acrobat Reader 7.0](#) o posteriors.**

**UNIVERSIDAD DE ALICANTE, ESPAÑA  
UNIVERSIDAD DE PINAR DEL RÍO, CUBA**

**PROGRAMA DE DOCTORADO:  
DESARROLLO SOSTENIBLE Y CONSERVATIVO DE BOSQUES  
TROPICALES: MANEJO FORESTAL Y TURÍSTICO**

Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

**Tesis en opción al grado científico de  
Doctor en Ciencias**

***SISTEMÁTICA DE LA FAMILIA  
DILLENACEAE EN CUBA,  
FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA  
HISTÓRICA EN EL NEOTRÓPICO***

**Autor: M.C. Jacqueline de los Ángeles Pérez Camacho**



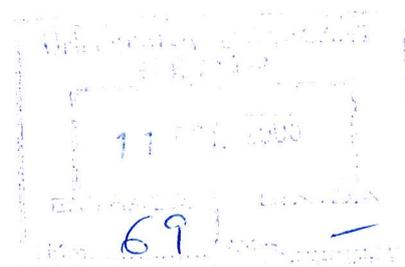
**Tutores:**

**Dr. Andreu Bonet Jornet**  
Universidad de Alicante, España

**Dr. Antonio López Almirall**

**Dr. Jorge Luis Fontenla**

**Museo Nacional de Historia Natural de Cuba  
Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente**



**ALICANTE, 2006**

**PROGRAMA DE DOCTORADO  
DESARROLLO SOSTENIBLE Y CONSERVATIVO  
DE BOSQUES TROPICALES:  
“MANEJO FORESTAL Y TURÍSTICO”**

**Tesis en opción al grado científico de  
Doctor en Ciencias**

***SISTEMÁTICA DE LA FAMILIA  
DILLENiaceae EN CUBA,  
FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA  
HISTÓRICA EN EL NEOTRÓPICO***

**Autor: Jacqueline de los Ángeles Pérez Camacho**

**Tutores:**

**Dr. Andreu Bonet Jornet**

**Universidad de Alicante, España**

**Dr. Antonio López Almirall**

**Dr. Jorge Luis Fontenla**

**Museo Nacional de Historia Natural de Cuba**

**UNIVERSIDAD DE ALICANTE, ESPAÑA  
UNIVERSIDAD DE PINAR DEL RÍO, CUBA**

**2006**



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

***A la memoria de mi madre***

***A mi papá***

***A mis hijos y esposo, por ser el complemento de mi vida***

***A mi tía Yeyi***

***A mis amigos, por ser tan importantes***

## Agradecimientos

Antes de expresar mis agradecimientos, quiero decir que el camino para llegar a este importante resultado, ha sido difícil, pero por suerte nunca he estado sola, muchas han sido las personas que han brindado su apoyo y han puesto su granito de arena en este empeño.

Quisiera empezar por agradecer las posibilidades brindadas por la Universidad de Alicante (España) y la Universidad de Pinar del Río, ya que sin la ayuda y cooperación de los profesores de ambas instituciones, no se hubiera culminado la tesis.

También quiero agradecer a la Red Latinoamericana de Botánica la oportunidad que tuve de recibir un entrenamiento en Sistemática Filogenética bajo el asesoramiento del Dr. Jorge V. Crisci y del colectivo de investigadores y técnicos del Herbario de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Así mismo quiero expresar mi más sincero agradecimiento al M.C. Francisco Cejas Rodríguez quien fue mi tutor en mi tesis de maestría, parte de este documento, por todo el apoyo, tenacidad, recomendaciones y esfuerzo que me brindó en todo momento.

Quiero resaltar mi gratitud a la M.Sc. Sonia Rosete por ser la promotora y estimuladora de mi matrícula en este programa de doctorado, así como su apoyo siempre en todas las actividades relacionadas con el mismo.

Un especial agradecimiento a Pedro Herrera por brindarme sus conocimientos de forma desinteresada, por ser mi inspiración en el campo de la botánica y por haber tenido el privilegio de conocerlo.

A mi director de tesis Dr. Andreu Bonet quien me mostró en todo momento su constante apoyo, comprensión y preocupación, por extenderme su mano, por estar siempre cerca, aunque lejos en distancia, gracias por su amistad y por ser mi director de tesis.

A mis tutores Dr. Antonio López y Jorge Fontenla, que a pesar de sus múltiples responsabilidades, siempre estuvieron dispuestos a atenderme y guiarme, por sus acertadas críticas y sugerencias, por tener la responsabilidad de tutorear este trabajo.

Al Dr. Antonio Escarré, por haber confiado en nosotros y por su contagioso optimismo.

A la Dra. Rosalina Berazaín, al Dr. Victor Crisci y al MSc Gerardo Aymard, quienes fueron mis revisores externos de la tesis, a ellos les agradezco que a pesar de sus responsabilidades, aceptaron revisar el manuscrito, gracias por su tiempo y por sus sugerencias.

A Teresa Regalado por su amistad, comprensión, preocupación y ayuda en todo lo referente al diseño de las figuras, tablas y presentación de la tesis, por siempre estar dispuesta a ayudarme en cada momento que la necesité y estar a mi lado en los momentos de más tensión, por estar al tanto de todas las noticias importantes relacionadas con el doctorado que me llegaban por correo.

A María Tomasa González debo agradecer con gran gratitud su apoyo incondicional, por estar presente en todos los momentos más difíciles y demostrarme su verdadera amistad, a Juan Llamacho por ser otro buen amigo y brindarme apoyo cuando lo necesitaba, a Delhy Albert por su apoyo espiritual durante esta tesis.

Un especial agradecimiento a mis amigas, Lauren y Stella que me brindaron una ayuda incalculable desde lejos, ya que fueron las proveedoras de la bibliografía actualizada de la tesis. A Lauren por darme la posibilidad de visitar el NYBG y revisar todos los especímenes de la familia depositados en los diferentes herbarios del mundo, por su linda amistad incondicional. A Stella por acudir a mis llamados de auxilio inmediatamente, por ser mi enlace con uno de mis revisores de tesis. A las dos muchas gracias por el apoyo espiritual en los momentos difíciles.

A los jefes de departamento y subdirectores que he tenido durante los años en que duró la investigación, por su colaboración.

Al colectivo de profesores del programa de doctorado, por sus enseñanzas. A las bibliotecarias del IES, que siempre estuvieron dispuestas a ayudarme con la bibliografía.

Al MSc. Hermen Ferrás por sus valiosos conocimientos y contribución en la confección de los trabajos de evaluación de los cursos del programa.

A Lucía Hechavarría por su ayuda en el trabajo de evaluación del curso: Ecología Forestal y a todo el colectivo de la División de Botánica, por el apoyo brindado.

Al técnico Arturo Hernández por su ayuda en la confección de los mapas de distribución de las especies, por contagiarme con su alegría.

Al dibujante Heriberto Rodríguez por algunos de los dibujos y gráficos que se han presentado en la tesis y en las publicaciones sobre el tema.

A todos mis compañeros del IES, que siempre me dieron mucho ánimo.

A mis amigos María Elena y Manolito por siempre estar dispuestos a ayudarme cuando los necesité y en las impresiones de documentos relacionados con la tesis.

A Mezli por acudir rápido, cada vez que tenía algún problema con la PC y traerme la tranquilidad nuevamente.

A mis vecinos Arturo y Patricia, por brindarme por ayudarme en las impresiones y grabados de Cds.

En general a todos mis verdaderos amigos, por ser muy importantes en mi vida, a los que están lejos pero los llevo dentro del corazón, gracias por el apoyo que me brindaron, por los momentos de tensión y de alegrías que pasamos juntos.

A los Doctores Francisco Javier Fernández Casas, editor de la Revista Fontqueria (España) y a Werner Greuter, del Museo Botánico de Berlín y editor de la nueva edición de La Flora de Cuba por la colaboración en la edición y publicación de varios artículos referidos al tema de la tesis.

Estas personas que deje para el final, no por ello son menos importante, yo diría que sin ellas el trabajo no llegaría a termino:

A mi esposo José Luís, por cubrirme la retaguardia en la casa y por ser mi reemplazo durante esta difícil etapa, por su cariño y comprensión, indispensables para la realización de mi trabajo, sin él no hubiera podido terminar el doctorado, fue quien cuidó de mi familia cuando estuve de viaje y me apoyo en todo, gracias .

Les agradezco profundamente a mis hijos, el ser tan buenos y comprensivos, ya que les dedique menos tiempo, sobre todo en las vacaciones, mientras duró este trabajo.

A mi mamá, que le faltó muy poco para verme culminar, gracias a ella y a mi papá, por sentirse orgullosos y por siempre confiar en mí.

A mi suegra y cuñadas, quienes han cuidado de mis hijos cuando yo he tenido que realizar alguna actividad fuera de mi casa. También agradezco el apoyo brindado por Alicia, una amiga de la familia.

A mi tía Yeyi, que aunque lejos siempre ha sido fuente de inspiración y confianza.

En fin, a todos los que de una forma u otra cooperaron en la realización de este documento.

A todos muchas gracias y hasta los que pude olvidar, sin ustedes nada de esto hubiera sucedido.

## Síntesis

La familia Dilleniaceae (Dilleniales) agrupa 12 géneros y cerca de 300 especies y subespecies, con una amplia distribución en las áreas tropicales. Para Cuba, se reconocen cinco géneros con siete taxones, de ellos dos subespecies. Se presenta la clave de identificación y las diferentes formaciones vegetales en que habitan los taxones y se discuten las características fitogeográficas de los géneros en Cuba.

Hasta el momento, las revisiones taxonómicas de la familia carecen de un análisis filogenético, razón por la cual se aplicó un Análisis Cladístico con la intención de dilucidar las relaciones existentes entre los géneros que integran la familia. Por otra parte, combinando métodos de Biogeografía Histórica, se definieron las áreas de endemismo en el Neotrópico y la forma en que se distribuyen los taxones implicados, aplicando para ello el Análisis de Parsimonia de Endemismo.

Se proponen áreas para la conservación de las especies neotropicales de la familia, a partir del Análisis panbiogeográfico e Índices de Complementariedad. La metodología utilizada nos permite la identificación de nodos y de áreas complejas, recomendables a las autoridades competentes para conservar el máximo de diversidad biológica posible.

## ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b>	<b>5</b>
<b>2.1. POSICIÓN TAXONÓMICA DE LA FAMILIA DILLENACEAE</b>	<b>5</b>
<b>2.2. CARACTERES GENERALES DE LA FAMILIA DILLENACEAE</b>	<b>8</b>
<b>2.3. ESTUDIOS IMPORTANTES REALIZADOS EN LA FAMILIA DILLENACEAE</b>	<b>9</b>
2.3.1. ANATOMÍA DE LAS HOJAS	9
2.3.2. ANATOMÍA DE LA MADERA	9
2.3.3. ESTAMBRES Y CARPELOS	10
2.3.4. EL POLEN	12
2.3.5. CITOLOGÍA	13
2.3.6. POLINIZACIÓN	13
2.3.7. DISPERSIÓN	14
2.3.8. FITOQUÍMICA	15
<b>2.4. FILOGENIA</b>	<b>15</b>
<b>2.5. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ORIGEN DE LA FAMILIA</b>	<b>15</b>
<b>2.6. NOMBRES VERNÁCULOS E IMPORTANCIA ECONÓMICA DE LAS ESPECIES CUBANAS DE DILLENACEAE.</b>	<b>17</b>
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>19</b>
<b>3.1. MÉTODOS DE TAXONOMÍA CLÁSICA</b>	<b>19</b>
<b>3.2. MÉTODOS DE TAXONOMÍA FENÉTICA.</b>	<b>20</b>
3.2.1. ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTOS EN EL GÉNERO DAVILLA.	20
3.2.2. ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTOS EN EL GÉNERO TETRACERA	28
<b>3.3. MÉTODOS FENOLÓGICOS</b>	<b>32</b>
<b>3.4. MÉTODOS FITOGEOGRÁFICOS</b>	<b>33</b>
<b>3.5. MÉTODOS FILOGENÉTICOS</b>	<b>34</b>
3.5.1. SELECCIÓN DEL GRUPO EN ESTUDIO	34
3.5.2. SELECCIÓN DEL GRUPO EXTERNO	35
3.5.3. SELECCIÓN Y POLARIZACIÓN DE LOS CARACTERES	35
3.5.4. CONSTRUCCIÓN DE CLADOGRAMAS	37
<b>3.6. MÉTODOS DE BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA</b>	<b>38</b>
3.6.1. DETERMINACIÓN DE ÁREAS DE ENDEMISMO	39
3.6.2. PANBIOGEOGRAFÍA	41
3.6.3. ANÁLISIS DE COMPLEMENTARIEDAD	42
<b>4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	<b>44</b>
<b>4.1. CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS DE LOS GÉNEROS TETRACERA, DAVILLA Y DOLIOCARPUS DE LA FAMILIA DILLENACEAE EN CUBA.</b>	<b>44</b>
4.1.1. GÉNERO TETRACERA L.	44
4.1.2. GÉNERO DAVILLA VAND.	45
4.1.3. GÉNERO DOLIOCARPUS ROLAND	46
<b>4.2. ESTUDIOS DE TAXONOMÍA NUMÉRICA.</b>	<b>48</b>
4.2.1. GÉNERO DAVILLA	48
4.2.2. GÉNERO TETRACERA	58
<b>4.3. FENOLOGÍA</b>	<b>70</b>
4.3.1. DAVILLA NITIDA	70
4.3.2. DOLIOCARPUS DENTATUS SUBSP. DENTATUS	71

4.3.3. DOLIOCARPUS HERRERAE	72
4.3.4. DOLIOCARPUS MULTIFLORUS	73
4.3.5. TETRACERA VOLUBILIS SUBSP. VOLUBILIS	73
4.3.6. CURATELLA AMERICANA	74
4.4. NOMENCLATURA Y TIPIFICACIÓN DE LA FAMILIA DILLENACEAE EN CUBA	76
4.5. CONSIDERACIONES ECOLÓGICAS DE LAS ESPECIES CUBANAS DE DILLENACEAE.	92
4.6. SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA	101
4.6.1. ANÁLISIS CLADÍSTICO	101
4.6.2. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES.	105
4.7. BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA	108
4.7.1. DETERMINACIÓN DE ÁREAS DE ENDEMISMO	108
4.7.2. RELACIONES ENTRE LAS ÁREAS DE ENDEMISMO	119
4.8. PANBIOGEOGRAFÍA	125
4.8.1. TRAZOS INDIVIDUALES Y GENERALIZADOS	125
4.8.2. NODOS	129
4.9. RELACIÓN ENTRE LAS ÁREAS DE ENDEMISMO A PARTIR DEL PAE Y LOS TRAZOS GENERALIZADOS.	132
4.10. PROPUESTA DE ÁREAS PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES NEOTROPICALES DE LA FAMILIA DILLENACEAE, A PARTIR DEL ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO E ÍNDICES DE COMPLEMENTARIEDAD	138
4.10.1. ANÁLISIS DE COMPLEMENTARIEDAD	138
4.10.2. DIVERSIDAD FILOGENÉTICA	140
4.10.3. PROPUESTA DE ÁREAS PARA LA CONSERVACIÓN	141
4.10.4. RECONOCIMIENTO DE 'HOTSPOTS' A PARTIR DEL USO DE HERRAMIENTAS BIOGEOGRÁFICAS.	143
5. CONCLUSIONES	145
6. RECOMENDACIONES	149
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	
ANEXOS	

## 1. INTRODUCCIÓN

La pérdida de la diversidad biológica es un problema global, que aumenta a un ritmo preocupante, debido a la continua destrucción de hábitats naturales y la consiguiente extinción masiva de las especies que en ellos aparecen (Morrone *et al.*, 1992).

La zona tropical está entre las que concentra mayor diversidad biológica y es a la vez una de las más susceptibles a sufrir cambios ambientales, lo que obliga a taxónomos y biogeógrafos a realizar el estudio monográfico acelerado de los taxones y de las áreas donde se distribuyen, mediante herramientas que permitan el análisis de la diversidad biológica desde múltiples perspectivas.

El esclarecimiento de las relaciones filogenéticas dentro de cualquier grupo biológico, constituye una importante herramienta del trabajo sistemático y es un medio eficaz para prever y controlar la alarmante pérdida de biodiversidad a la que el mundo contemporáneo se enfrenta. Dentro de esta actividad científica, la cladística o sistemática filogenética adquiere cada vez mayor vigencia y es el método taxonómico más ampliamente utilizado en la actualidad (Morrone, 2000), tanto por su aplicación puramente sistemática, como por su interacción con otras disciplinas biológicas, como la biogeografía, la ecología, la evolución, la etología y la conservación.

El análisis de la distribución geográfica de los seres vivos resulta fundamental para comprender el proceso evolutivo en tiempo y espacio, ya que la disposición espacial de los mismos es básicamente el resultado de la formación vicariante de los grupos taxonómicos involucrados (Craw *et al.*, 1999). La biogeografía histórica permite entender a la biodiversidad desde una perspectiva histórica y puede generar información importante para la conservación (Morrone y Espinosa, 1998; Crisci *et al.*, 2000; Morrone, 2000). Los métodos de la biogeografía histórica permiten analizar e interpretar los patrones de distribución de los seres vivos, a partir de los cuales es posible identificar prioridades en las áreas a ser conservadas, que permitan preservar tanto la riqueza de especies como la riqueza en términos de orígenes históricos (Morrone y Espinosa, 1998; Morrone, 2000; Escalante, 2003). En la última década se han aplicado estos métodos biogeográficos a la conservación de la biodiversidad, analizando diferentes

grupos taxonómicos y escalas geográficas (Morrone, 1999; Contreras-Medina *et al.*, 2001; García-Barros *et al.*, 2002).

Los estudios biogeográficos pueden contribuir con información valiosa para tomar decisiones en conservación, por ejemplo las áreas de endemismo son claves para establecer planes de conservación y los nodos panbiogeográficos pueden representar áreas que merecen ser conservadas por su complejidad biótica (Morrone y Crisci, 1992).

Entre las cuestiones claves de la sistemática de nuestro tiempo se encuentran los estudios taxonómicos relacionados con la flora local, nacional o regional, que permiten conocer las características y requerimientos ecológicos de las especies y pueden estos elementos ser utilizados también para el establecimiento de las estrategias a seguir en el manejo de los recursos vegetales y de las prioridades de conservación para su uso sustentable.

Como parte de los esfuerzos por ampliar el conocimiento sobre los recursos vegetales y para lograr su inventario más completo, se están realizando las investigaciones taxonómicas sobre las familias de la flora de Cuba, entre ellas Dilleniaceae Salisbury. Estos estudios se hallan enmarcados en la edición de la nueva obra Flora de la República de Cuba.

Se han realizado estudios taxonómicos en la familia, así como diferentes hipótesis acerca del origen y centros de especiación, pero nunca estos estudios utilizaron una metodología cladista, que contribuya a apoyar de manera contrastable estas hipótesis y elucidar toda la problemática existente en la sistemática del grupo. En Cuba, hasta el momento, se han planteado diferencias de criterios en la clasificación de las especies cubanas y se han utilizado caracteres diagnósticos poco prácticos en las claves de identificación (León y Alain, 1953), lo que implica la necesidad de dilucidar la situación taxonómica de las especies en Cuba, buscar nuevas combinaciones de caracteres que permitan la delimitación de las mismas y a través de un enfoque filogenético construir un sistema de clasificación más natural del grupo.

Dada la problemática anterior se propone como hipótesis de este trabajo que:

“El análisis de los caracteres diagnósticos morfológicos foliares y florales, la integración de datos ecológicos y de distribución geográfica contribuye a la correcta identificación de los taxones cubanos de Dilleniaceae así como la metodología cladista podría constituir una alternativa en la resolución de problemáticas relacionadas con la filogenia y clasificación más natural de la familia”

Para demostrar esta hipótesis nos trazamos los siguientes objetivos:

1. Revisión taxonómica de la familia Dilleniaceae en Cuba, incluyendo claves de identificación y descripciones.
2. Determinar las relaciones filogenéticas que se establecen entre los taxones que integran la familia Dilleniaceae a partir de las modificaciones taxonómicas más recientes.
3. Realizar el análisis de las relaciones fitogeográficas de los taxones cubanos de la familia Dilleniaceae.
4. Determinar las áreas de endemismo para las taxones Neotropicales de la familia y dilucidar las relaciones entre las mismas con respecto a las áreas de endemismo y su distribución, abordadas desde una perspectiva histórica.
5. Proponer áreas para la conservación de especies de la familia en el Neotrópico.

El trabajo resulta novedoso desde el punto de vista científico, ya que sobre la base de un análisis cladístico y a partir de las relaciones filogenéticas de Dilleniaceae se pudo realizar el estudio sobre la historia de la distribución y diversificación del grupo en cuestión, además se hace un análisis biogeográfico exhaustivo de la familia en el Neotrópico y se utilizan índices de información filogenético que mejoran la comprensión de los resultados obtenidos.

La historia del grupo taxonómico estudiado, puede ser la misma de otros muchos evolucionados en la misma región y que pueblan las diferentes áreas de nuestro Archipiélago y el Neotrópico, por tanto el trabajo representa un paso en el estudio histórico de nuestra biota.

Estos resultados son de gran valor y utilidad teórico-práctico, ya que coadyuvan al conocimiento de los nexos evolutivos de un importante grupo botánico, y a la interpretación de los eventos históricos que contribuyeron a su distribución geográfica actual.

Su importancia estriba en que establece pautas para un estudio más integral de la taxonomía de las familias que componen la flora y fauna cubanas, a partir del conocimiento de un sistema de clasificación más natural de los grupos biológicos, y de las relaciones existentes entre las áreas biogeográficas en que se distribuyen, a través de un enfoque filogenético, que además permite diseñar estrategias adecuadas de manejo y uso sostenible para la conservación de la diversidad biológica.

Lo anterior, se ha desarrollado en el marco del resultado "Contribución a la Sistemática, Taxonomía, Morfología y Distribución de *Taxones* cubanos, con énfasis en los endemismos", y permitió incluirlo dentro del Proyecto "Especies y colecciones biológicas: Sistemática y Taxonomía de algunos grupos representativos de la biodiversidad cubana", contemplado en el Programa Ramal "Sistemática y Colecciones Biológicas, su conservación, mantenimiento y exhibición", de la Agencia de Medio Ambiente, del Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente. Los resultados de este estudio responden al objetivo no. 1 de la Estrategia Nacional de Diversidad Biológica: Conservación y uso sostenible de la Diversidad Biológica, así como algunas de sus acciones, tal es el caso de la acción no. 104: Priorizar la inclusión como líneas de investigación en los Programas de Ciencia e Innovación Tecnológicas de: Estudios sistemáticos y taxonómicos de la Diversidad Biológica y Actualización y completamiento de los inventarios de la Diversidad Biológica.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1. Posición taxonómica de la familia *Dilleniaceae*

A lo largo de la historia el estudio sistemático de la familia *Dilleniaceae* ha sufrido diferentes tratamientos en cuanto a su ubicación taxonómica (Tabla 1)

Tabla 1. Retrospectiva histórica acerca de la ubicación taxonómica de *Dilleniaceae*

Autor	Año	Orden	Ubicación taxonómica
De Candolle	1817, 1824	Ranales	entre <i>Ranunculaceae</i> y <i>Magnoliales</i>
Lindley	1830	Ranales	entre <i>Magnoliaceae</i> y <i>Winteraceae</i>
Betham y Hooker	1862	Ranales	entre <i>Ranunculaceae</i> y <i>Calycanthaceae</i>
Baillon	1871	Ranales	entre <i>Ranunculaceae</i> y <i>Magnoliaceae</i>
Le Maout y Decaisne	1873	Ranales	entre <i>Ranunculaceae</i> y <i>Calycanthaceae</i>
Kuntze	1891	Ranales	entre <i>Ranunculaceae</i> y <i>Calycanthaceae</i>
Gilg	1893	Parietales	entre <i>Sterculiaceae</i> y <i>Eucryphiaceae</i>
Hallier	1905	Rosales	cerca de <i>Brunelliaceae</i>
Warming	1911	Rosales	<i>Cistiflorae</i> ; cerca de <i>Bixaceae</i>
Bessey	1915	Ranales	entre <i>Ceratophyllaceae</i> y <i>Canellaceae</i>
Gilg y Werdermann	1925	Parietales	cerca de <i>Actinidiaceae</i>
Rendle	1925	Guttiferales	cerca de <i>Ochnaceae</i>
Hutchison	1926	Dilleniales	cerca de <i>Connaraceae</i>
Wettstein	1935	Guttiferales	cerca de <i>Actinidiaceae</i>
Gundersen	1950	Theales	cerca de <i>Actinidiaceae</i>
Lawrence	1951	Parietales	cerca de <i>Actinidiaceae</i>
Boivin	1956	Dilleniales	cerca de <i>Crossosomataceae</i>
Benson	1957	Ranales	entre <i>Annonaceae</i> y <i>Cercidiphyllaceae</i>
Copeland	1957	Guttiferales	cerca de <i>Theaceae</i>
Cronquist	1957	Dilleniales	cerca de <i>Crossosomataceae</i>
Takhtajan	1958	Theales	cerca de <i>Actinidiaceae</i>
Chadefaud y Emberger	1960	Parietales	cerca de <i>Actinidiaceae</i>
Eames	1961	Dilleniales	cerca de <i>Paeoniaceae</i>
Melchior	1964	Guttiferales	cerca de <i>Paeoniaceae</i>
Cronquist	1968	Dilleniales	cerca de <i>Paeoniaceae</i> y <i>Crossosomataceae</i>
Takhtajan	1980	Dilleniales	cerca de <i>Crossosomataceae</i>
Cronquist	1981, 1988	Dilleniales	cerca de <i>Paeoniaceae</i>
Takhtajan	1987	Dilleniales	

Para esta familia han sido propuestas diferentes subdivisiones. De Candolle (1817, 1824) fue el primero en sugerir una división intrafamiliar y separó la familia en dos tribus, *Delimeae* y *Dillenieae*. Bentham y Hooker (1862), usando la forma de los estambres, ordenan la familia en 17 géneros ubicados en tres Tribus: *Delimeae*, *Dillenieae* y *Hibbertieae*. Basándose en la placentación parietal, Gilg (1893) ubica a la familia entre *Sterculiaceae* y *Eucryphiaceae* en el orden Parietales y forma tres subfamilias: *Dillenioideae*, *Actinidioideae* y *Saurauioideae*, repartidas en seis tribus.

Más tarde, Gilg y Wedermann (1925) agrupan las dos últimas subfamilias y forman la familia *Actinidiaceae*, en la que incluyen los géneros *Actinidia* y *Saurauia*; mientras en *Dilleniaceae* distinguen cuatro tribus, *Tetracereae*, *Hibbertieae*, *Acrotremeae* y *Dillenieae*, usando principalmente la forma de las anteras, la naturaleza del conectivo y algunos caracteres de las hojas. Hoogland (1952, 1953) elevó informalmente las tribus propuestas por De Candolle al rango de subfamilias: *Tetraceroideae* y *Dillenoideae*, en las que incluye respectivamente a géneros del Nuevo y Viejo Mundo (Craven y Dunlop, 1992).

Hutchinson (1964) modificó la clasificación de Gilg y Werdermann y fusionó *Acrotremeae* y *Dillenieae* en esta última, por sus anteras oblongas y lineares con lóculos estrechamente contiguos, no divergentes, y grandes hojas con fuerte nervadura paralela, mientras que Takhtajan (1987) reconsidera tres tribus: *Tetracereae*, *Hibbertieae* y *Dillenieae*, y revalida para ésta última al género *Neowormia*, no aceptado por el resto de los autores modernos.

Los datos filogenéticos moleculares son muy informativos acerca de las relaciones infrafamiliares de *Dilleniaceae*, y grandemente corroboran las clasificaciones intuitivas basadas en datos estructurales. Estudios más recientes (Horn, 2002), en un análisis filogenético basado en datos moleculares plantea que las *Dilleniaceae* son mejor divididas en las subfamilias *Delimoideae*, *Doliosomataceae*, *Hibbertioideae* y *Dillenoideae*.

A nivel de orden, los tratamientos taxonómicos más actuales han ubicado a la familia *Dilleniaceae* junto a *Paeoniaceae* y/o *Crossosomataceae* (Eames, 1961; Cronquist, 1968; Takhtajan, 1980, 1987) dentro del orden *Dilleniales*.

Por su parte, Takhtajan (1980) considera a *Paeoniaceae* como una familia monotípica dentro de *Paeoniales*, y en 1987 incluye a *Crossosomataceae* en el orden *Crossosomatales*.

**Este** criterio difiere del de Cronquist (1981, 1988), el cual ubica dentro del orden Dilleniales a las familias Dilleniaceae y Paeoniaceae y a Crossosomataceae dentro del orden Rosales.

Las angiospermas representan el primer grupo de organismos que han sido reclasificado a través de estudios moleculares y análisis filogenéticos, basados en secuencias de “plastid *rbcL*” y “*atpB* genes” (Angiosperm Phylogeny Group, 1998, 2003; Bremer *et al.* 1998; Savolainen *et al.* 2000; Stuessy *et al.* 2001; Judd *et al.* 2002; Zanis *et al.* 2003). Recientemente, se han sugerido y realizados numerosos cambios a nivel de familias y géneros.

En sistemas anteriores de clasificación de angiospermas (Dahlgren, 1983; Cronquist, 1981, 1988; Takhtajan, 1997; Thorne, 2000), le otorgaron a Dilleniaceae una posición taxonómica de gran importancia, por una parte, ha sido relacionada directamente con las dicotiledóneas de magnoliide, y por otra e incluso más significativa, como el ser progenitor de una radiación entera de dicots, las cuales fueron caracterizadas por su iniciación de estambres centrifugos—las Dilleniidae. Parte de esta noción confusa es atribuible a un problema de las posiciones inmóviles: Las Dilleniaceae son uno de los linajes más aislados de eudicots, cuya relación a otros linajes mayores de eudicot, no puede (actualmente) ser apoyada robustamente por cualquier fuente de información del carácter. Las Dilleniaceae son actualmente conservadoramente tratadas como una rama temprana de eudicot no resuelta y esta contenida dentro de Dilleniales como una monofamilia (Angiosperm Phylogeny Group, 2003).

Hay, sin embargo, un creciente consensus de datos moleculares que sugieren que Dilleniaceae es hermana de Caryophyllales (Soltis *et al.* 2003). Dentro de Caryophyllales, Dilleniaceae es quizás muy similar a Rhabdodendraceae, probablemente la hermana a todo las otras Caryophyllales (Cuénoud *et al.* 2002). ambas familias comparten los siguientes estados de los siguientes caracteres: el mesófilo de la hoja contiene cuerpos de sílice, pecíolo ancho, con por lo menos una inserción un poco envainadora, anteras persistentes, epidermis con taninos, y una cubierta de la semilla con la epidermis exterior tanifera y una capa o capas de células

desarrolladas en espiral (para Rhabdodendraceae: Puff y Weber 1976; Tobe y Raven 1989; Prance 2002).

Para el Neotrópico son amplios los estudios que se han realizado en cuanto a tratamientos taxonómicos, entre los que se destacan: Kubitzki, 1970, 1971, 1973, 1980, 1981; Aymard, 1991, 1992, 1993, 1995, 1997a, 1997b; Aymard y Miller, 1994. En Cuba, hasta el momento la obra más importante de referencia para los estudios taxonómicos de la familia, es la obra Flora de Cuba realizada por los Hermanos León y Alain, 1953; Alain, 1974; en años más recientes en el empeño de editar la nueva obra Flora de la República de Cuba se vienen realizando varios estudios entre ellos: Pérez y Cejas, 1993; Pérez, 1994, 1998, 2000; Pérez *et al.*, 1995.

## 2.2. Caracteres generales de la familia Dilleniaceae

Dilleniaceae Salisb., Parad. Lond.: ad t. 73. 1807, *nom. cons.*

Tipo: *Dillenia* L.

Bejucos, arbustos o árboles, raras veces sufrútices o plantas herbáceas, hermafroditas, polígamos o dioicos, de hojas normalmente sin estípulas, alternas, simples, pecioladas o sésiles, enteras o dentadas, con frecuencia ásperas al tacto y coriáceas, glabras o pubescentes por pelos simples o fasciculados. Inflorescencias básicamente simpodiales, terminales o axilares, en panícula, tirso, racimo, cima, glomérulo o fascículo, o flores solitarias; brácteas persistentes o caducas, lanceoladas o aovado-lanceoladas. Flores  $\pm$  actinomorfas, bisexuales o unisexuales, con sépalos (3-)5(-12), libres, imbricados, persistentes, mayormente coriáceos; pétalos (2-)5(-7), libres, amarillos o blancos, raras veces rojizos, caedizos; estambres en número indefinido, libres o concrecentes en la base; anteras con dehiscencia longitudinal; ovario súpero, carpelos 1-5 o numerosos, libres o concrecentes; primordios seminales uno a numerosos en cada carpelo; estilos libres; estigmas terminales, capitados o peltados. Fruto en folículos secos o abayados de dehiscencia ventral, dorsal o irregular, o en cápsula o baya. Semillas ariladas; endosperma carnoso; embrión pequeño.

Hasta hace pocos años se conocían para la familia 11 géneros (cuatro del Nuevo Mundo: *Davilla*, *Doliocarpus*, *Pinzona* y *Curatella*; seis del Viejo Mundo: *Acrotrema*,

*Pachynema*, *Dillenia*, *Hibbertia*, *Didesmandra* y *Schumacheria* y uno de ambos: *Tetracera*). Aymard, 1997, describió un nuevo género (*Neodillenia*) de la región amazónica de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, este género tiene similitudes morfológicas con los géneros *Davilla*, *Doliocarpus*, *Pinzona* y *Dillenia*, sin embargo difiere de este último por ser una liana, tener estigmas bien desarrollados, receptáculo plano, de 1-5 carpelos y sólo 1-2 óvulos basales por carpelo y del resto de los géneros se diferencia por tener anteras lineares y los estambres formando un anillo alrededor de los carpelos y óvulos ortótopos.

## 2.3. Estudios importantes realizados en la familia Dilleniaceae

### 2.3.1. Anatomía de las hojas

A partir de los estudios realizados por Dickison (1970b) se observa que en respuesta a los hábitat extremos en que viven las especies de la familia, exhiben diferentes formas, texturas y grosor en las hojas. Las dilleniáceas que viven en ambientes áridos presentan hojas con textura coriácea, tamaño reducido y formas diferentes, ejemplo de ello es el género *Hibbertia*. La última reducción en la evolución de las hojas tuvo lugar en el género *Pachynema*. Se observaron que todos los géneros de la familia presentan tricomas simples unicelulares, con fluctuaciones en la longitud, forma y distribución de los pelos. En los géneros *Curatella* e *Hibbertia* aparecen pelos estrellados, también pueden haber en algunos miembros de la familia rafidios y cristales, ejemplo en *Curatella* y *Tetracera*. Este estudio se realizó fundamentalmente con muestras de los géneros *Dillenia*, *Hibbertia*, pocas muestras de las especies Neotropicales y no se analizó *Acrotrema* por no tener disponible material adecuado para el estudio.

### 2.3.2. Anatomía de la madera

Vestal (1937) realizó un estudio comparativo basado enteramente en la anatomía de la madera, con 29 especies representativas de siete géneros de la familia Dilleniaceae, encontrando similaridades entre esta y las familias Ochnaceae, Eucryphiaceae, Theaceae, Actinidaceae y Saurauiceae. Más tarde Bausch (1938), difiere de los criterios de Vestal con respecto a la semejanza con la familia Eucryphiaceae. La única referencia para el xilema secundario de la familia desde el punto de vista filogenético es el de Wilson (1960) quien encontró algunas concordancias con la familia Canellaceae.

Dickison (1967a) realiza un estudio más detallado describiendo la madera de todos los géneros excepto *Neodillenia* que se describió más tarde (Aymard, 1997a), a partir de muestras de ejemplares en diferentes herbarios. Un aspecto de interés en este sentido es la diferencia encontrada en cuanto al contorno de los miembros de los vasos, siendo de forma circular para los géneros Neotropicales y de angular a circular en los paleotropicales. Además se encontraron estructuras anómalas en los tallos (haces vasculares dispuestos en bandas o anillos concéntricos separados por abundantes paréquimas) de los géneros *Doliodarpus*, *Didesmandra*, *Pinzona*, *Neodillenia* (Aymard, 1997a), *Davilla* y *Tetracera* pueden o no presentar estas estructuras.

### 2.3.3. Estambres y carpelos

La morfología de los estambres, constituye el carácter morfológico más importante de la familia Dilleniaceae y en el cual se han basado la mayoría de los autores, para realizar las subdivisiones dentro de la familia. (Aymard, 1997).

Dickison (1970a) plantea que la subfamilia Tetraceroideae se caracteriza por tener los estambres bien diferenciados en filamento, antera y conectivo, por otra lado, son numerosos y el conectivo es ensanchado. En la subfamilia Dillenioideae los estambres muestran una gran diversidad morfológica, no están bien diferenciados en filamento, antera y conectivo y son vascularizados por un solo trazo. (Fig. 1)

Los filamentos son típicamente cilíndricos. En algunas *Dillenia* son más largos que las anteras, siendo al inversa en algunas especies de *Tetracera* y *Davilla* (Horn, 2002). Los filamentos de *Tetracera* se dilatan gradualmente en su distal 1/4 y gradualmente en espesor con el conectivo. En *Pachynema*, los filamentos pueden ser dorsalmente aplanados o frecuentemente expandido, la base es bulbosa que se estrecha abruptamente hacia la parte distal en forma de un cilindro. Las anteras siempre son fijas en la base, ditecal y tetrasporangia, y normalmente la dehiscencia es vía latrorsa o (menos frecuente) introrsa, las aberturas longitudinales, aunque en *Hibbertia*, *Pachynema*, *Schumacheria*, *Didesmandra*, *Acrotrema*, y *Dillenia*, la dehiscencia de la antera frecuentemente es vía apicalmente poricida o por hendiduras. Las anteras apicalmente poricida en muchos spp. de *Dillenia*, son comúnmente de dehiscencia extrorsa (Endress, 1997; pero no siempre, cf. Hoogland, 1952).

La forma de la antera es altamente variable, con anteras que van de ligeramente más ancho que largo y c. 1 mm en longitud, en spp de *Tetracera*, a las anteras estrechas, lineales de algunas spp de *Dillenia*, que están sobre los 20 mm en longitud (Dickison, 1970a; Endress, 1997). En *Tetracera* y algunas *Davilla*, el conectivo de la antera se ensancha lateralmente y se separan indistintamente en la posición marginal de la teca, típicamente son basalmente divergentes, hacia el exterior. En *Curatella*, algunas spp. de *Doliocarpus* sección *Doliocarpus*, sobre todo *D. grandiflorus* y *D. magnificus* y en *Neodillenia*, tienen anteras con teca marginal paralela y un conectivo bastante estrecho.

Horn (2002) describe a casi todas las anteras de *Hibbertia*, *Pachynema*, *Schumacheria*, *Didesmandra*, *Acrotrema*, y *Dillenia*, con tecas paralela y conectivos estrechos. En *Didesmandra*, *Dillenia* ssp., *Hibbertia* ssp., *Tetracera* ssp. y *Schumacheria*, el conectivo se destaca apicalmente como un corto mucrón. En muchas especies de *Dillenia*, hay un grupo interno de estambres donde las anteras son más largas y a veces se diferencian de los estambres externos por tener diferentes colores; pueden tener color rojo o lavanda en varias especies de *Hibbertia* de Nueva Caledonia (Veillon, 1990), y en *Didesmandra*, cada fascículo de estambres consiste en un estambre grande con una larga antera uncinada apicalmente y cuatro estambres pequeños comparativamente más cortos, rectos y con antera ligeramente curvada.

A diferencia de los estambres, la información sobre anatomía y morfología floral de las dileniáceas es sorprendentemente escasa. Estudios florales con datos incompletos, sólo se conocen en los géneros *Dillenia*, *Hibbertia* y *Doliocarpus* (Wilson, 1937; Ozenda, 1949 y Sastri, 1958). La primera contribución sobre anatomía floral completa fue realizada por Wilson (1965, 1974) para el género *Hibbertia*.

Dickison (1968) basó su estudio en los carpelos de algunas especies representativas de todos los géneros de la familia, observando algunos caracteres primitivos entre ellos: carpelos completamente apocárpicos (*Hibbertia*), sutura ventral abierta (*Pachynema*, *Doliocarpus*), numerosos óvulos (*Dillenia*). Por otra parte, la familia está caracterizada por especializaciones como son: reducción de los carpelos hasta uno (*Doliocarpus*, *Davilla*) o bicarpelar (*Curatella*, *Pachynema*), diferenciación y elongación del estilo

(*Didesmandra*, *Schumacheria*)), superficie estigmática peltada (*Tetracera*, *Doliocarpus*), reducción en números de los óvulos hasta dos o uno, completa fusión de la sutura ventral (*Curatella*).

#### 2.3.4. El Polen

En el área de la morfología del polen son evidentes los pocos trabajos en la familia. Erdtman (1952), realizó una limitada descripción en tres géneros y siete especies de Dilleniaceae, en este tratamiento asume que la morfología del polen que Dilleniaceae muestra está relacionada con Polycarpicae. En otras referencias significantes sobre el polen (Barth, 1962) describe en detalles el polen de cuatro especies comenzando con los géneros *Davilla*, *Doliocarpus* y *Tetracera*, y en su opinión la familia representaba un grupo paralelo con Magnoliaceae.

Dickison (1967) examina el polen de diez géneros en la familia excepto *Pinzona*, la fuente de material fue tomada de diferentes herbarios, así como de material preservado en solución FAA. Otros estudios fueron realizados por Kubitzki (1970) y Dickison *et al.* (1982), de todos ellos podemos plantear los siguientes resultados: con respecto al tipo de abertura del polen por géneros: los granos de polen viables son triaperturados en todos los géneros excepto en *Didesmandra* y *Schumacheria*, en los cuales los granos son principalmente tetracolpados. Las aberturas de los géneros neotropicales, son compuestas (colporado), con endoabertura principalmente circular que a veces son pobremente diferenciados de la membrana colpal. Las aberturas del resto de los géneros simplemente son colpada; las endoaberturas han estado evidentemente perdidas en éstos géneros. En las especies de *Tetracera* estructuralmente androdioecias (Neotropical), el polen es notablemente dimórfico (Kubitzki, 1970). Las plantas que llevan sólo flores estaminadas producen polen tricolporado convencional, considerando que las plantas con flores estructuralmente perfectas producen polen que es indistintamente 5--8 pantoporadas a casi sin abertura ("cryptoporada") y siempre estéril.

Además, en la familia se observa diferentes formas de polen que van desde achatado por los polos, achatado por los polos - esferoidal y esferoidal, el género *Dillenia* es el más variable en cuanto a este aspecto en la familia, pueden ser achatado,

subesferoidal, circular, rectangular hasta subangular desde una vista polar, de forma general pueden variar de forma subprolada a suboblada.

La estructura de la Exina es perforada - tectada a semitectada, finamente puntada o foveolada a toscamente reticulada. Las Exinas de *Davilla* y *Doliocarpus* son toscamente reticulada y con exina muy finamente puntada, como ocurre en el polen de todas las subfamilias reconocidas aquí (Dickison *et al.*, 1982). El tectum es típicamente bien desarrollado contando con un tercio del total del espesor de la exina. Los granos de polen viables son triaperturados en todos los géneros excepto en *Didesmandra* y *Schumacheria*, en los cuales los granos son principalmente tetracolpados.

Teniendo en cuenta los criterios anteriores, observamos que el polen de Dilleniaceae está caracterizado por un gran número de tipos morfológicos, siendo este un aspecto que se sobre lapa entre los diferentes géneros, por lo que no puede ser utilizado como un carácter diagnóstico para subdividir la familia en otras categorías taxonómicas.

### 2.3.5. Citología

Ehrendorfer (1980) opina que el número cromosómico básico en la familia es  $x = 7$  e interpreta los números actuales conocidos como derivados por aneuploidia descendente, mayormente al nivel octoploide ( $n = 28$ : Viejo Mundo) o tetraploide ( $n = 14$ : Nuevo Mundo). Menciona los números  $n = 14$  o  $13$  en *Tetracera*,  $n = 13$  en *Curatella* y *Doliocarpus*, y  $n = 10$  en *Davilla*, sin precisar las especies o el origen del material.

### 2.3.6. Polinización

Aunque las primeras investigaciones (Keighery, 1975; Gottsberger, 1977) sugieren que los escarabajos eran los polinizadores primarios de flores de especies individuales de *Hibbertia*, así como de las Dilleniaceae en su conjunto, las investigaciones más recientes indican, que las flores son principalmente polinizadas por las abejas. Como las flores de Dilleniaceae son aparentemente sin néctar, el polen es su único premio. En especies de *Dillenia* e *Hibbertia* con (por lo menos funcionalmente) anteras apicalmente

porosa, las abejas remueven activamente el polen de las anteras por vía de vibraciones torácicas (Bernhardt, 1984, 1986; Keighery, 1991; Endress, 1997; Tucker y Bernhardt, 2000). En *Hibbertia*, las abejas usan a veces también sus piernas delanteras para raspar polen de los poros de la antera (Bernhardt, 1986). Tucker y Bernhardt (2000) plantean que en *Hibbertia* están presentes cuatro síndromes de polinización que se relacionan con las diferentes arquitecturas florales presentes en este género. Endress (1997) reporta dos modos distintos de polinización (ambos involucran la polinización por zumbido por abejas de *Xylocopa*), en especies de *Dillenia*. (principalmente observados en cultivo). Observaciones sobre la biología de la polinización de especies de *Dillenia* en habitats nativos, también indican, que son visitadas o polinizadas por abejas (*Apis*, *Ceratina*, *Melipona*, y sobre todo *Xylocopa*; reportadas por Endress (1997) y Momose et al. (1998).

Los informes en la biología de la polinización de otros genera de Dilleniaceae son escasos, aunque ellos también indican que son visitados por abejas. *Tetracera akara* es visitada por *Apis koschevnikovii* (Momose et al., 1998), *Davilla nitida* es visitada por *Trigona sp.* (Croat, 1978).

### 2.3.7. Dispersión

La dispersión de la semilla fundamentalmente ocurre por animales. Probablemente los pájaros dispersan las semillas ariladas producidas por especies de *Tetracera*, *Doliocarpus*, *Davilla*, *Pinzona*, *Curatella*, *Schumacheria*, *Didesmandra*, *Acrotrema* y *Dillenia*, con dehiscencia en el fruto. El síndrome del ornithochorous es bien-desplegado por muchas especies de *Dillenia* y *Tetracera*, en las cuales contrasta el arilo rojo con la brillante testa negra y un folículo coloreado en diferentes tonos de rojo. En *Curatella* y *Doliocarpus*, la combinación del color rojo del pericarpio, arilo blanco y testa negra, proporciona un despliegue visual que también es probablemente atractivo a los pájaros. Sólo pocas especies de *Hibbertia*, tienen arilos rojo y son ornitocora, pero muchos otros son myrmecora (Berg 1975; Schatral et al. 1994). El fruto grande e indehisciente de varias especies de *Dillenia* que tienen sépalos acrescentes y falta de arilos, se comen por mamíferos; *D. indica*, específicamente, se come a menudo y es dispersado por elefantes, pero también transportado a través del agua.

### 2.3.8. Fitoquímica

Kubitzki (1968) y Gurni y Kubitzki (1981) mencionan una gran diversidad de flavonoides en la familia. Según estos autores, todas las especies que están presentes en Cuba contienen flavonoides, plantean que *Doliocarpus multiflorus* contiene además glicósidos de flavonoides, ácidos derivados del fenilpropano y derivados de saponina, la especie *D. dentatus* subsp. *dentatus* presenta glicósidos de flavonoides y ácidos derivados del fenilpropano, *Tetracera volubilis* subsp. *volubilis* presenta glicósidos de flavonoides y flavonoles y las especies *Davilla nitida* y *Curatella americana* contienen glicósidos de flavonoides. También se observa ácido Betulinic, principalmente acumulado en la corteza, que parece ser un rasgo regular de la familia (Pavanasasivam y Sultanbawa 1974).

### 2.4. Filogenia

Basado en datos moleculares (Horn, 2002), realizó un análisis donde plantea que, cuatro subfamilias para las Dilleniaceae: Delimoideae, Doliocarpoideae, Hibbertioideae y Dillenioideae. Delimoideae, incluye sólo al género *Tetracera*, como hermano del resto de los géneros de la familia. Doliocarpoideae, contiene a los géneros neotropicales endémicos *Curatella*, *Davilla*, *Doliocarpus*, *Neodillenia*, y *Pinzona* que son hermanos de un clado que contiene a los géneros endémicos del Viejo Mundo. Este último clado incluye a los clados hermanos Hibbertioideae, (*Adrastaea* y *Pachynema* incluidos), y Dillenioideae, conteniendo *Acrotrema*, *Didesmandra*, *Dillenia* y *Schumacheria*. En el análisis no fueron incluidos los géneros *Didesmandra* y *Neodillenia* pues no encontró caracteres disponibles para incluir en el estudio filogenético.

### 2.5. Distribución geográfica y origen de la familia

La familia la podemos encontrar en las regiones tropicales y subtropicales del Nuevo y Viejo Mundo. Comprende cerca de 300 especies, un centenar de ellas Neotropicales (Aymard 1997a).

La más numerosa y diversificada de las dos subfamilias de Dilleniaceae es Dillenoideae, exclusiva del Viejo Mundo y caracterizada según Dickison (1970a), por un número alto de endemismos, que incluye los géneros: *Schumacheria* Vahl.; *Acrotrema* Jack.; *Didesmandra* Stapf in Hook.; *Dillenia* L.; *Hibbertia* Andr. y *Pachynema* R. Br.

La subfamilia Tetraceroideae es generalmente propia del Nuevo Mundo, y comprende los géneros: *Curatella* Loefl.; *Davilla* Vandelli; *Doliocarpus* Roland; *Pinzona* Mart. y Zucc. y *Tetracera* L., éste último con distribución pantropical, así como el único género de la familia presente en el continente Africano. Horn (2002) señala que los géneros endémicos del Neotropico tienen un centro de diversidad en Brasil. Excepto *Pinzona*, el resto de los géneros están presentes en Cuba con 6 especies indígenas (una sola endémica) y un género pantropical con una especie ampliamente cultivada.

Willis (1907) se apoya en la distribución Pantropical y los caracteres morfológicos "primitivos" del género *Tetracera*, para señalarlo como el primero de las dilleniáceas en originarse en el escudo Brasilia - Etiopía, desde el que la familia irradió hacia Sur América, África, Ceilán, Malaya y por último, Australia.

Dickison (1970b), siguiendo los criterios de Smith (1967), y basándose, primero, en la mayor cantidad y variabilidad de las especies y géneros en el Viejo Mundo que en el Neotrópico, y segundo, en que las especies del Nuevo Mundo son comparativamente más "avanzadas" que las especies del Viejo Mundo; postuló que la familia Dilleniaceae se originó en los trópicos de Indomalaya - Australasia, de donde emigró hasta las localidades actuales.

Takhtajan (1969, 1987), (Tabla 2), dada la distribución geográfica de la familia, ubica su centro de origen en la parte oeste del Pacífico, entre la India y Nueva Caledonia; mientras que Raven y Axelrod (1974) sitúan en la Amazonia su centro de especiación americano.

Tabla 2: Taxones supragenéricos que integran la familia Dilleniaceae siguiendo el criterio de Takhtajan (1987) e incluyendo el género *Neodillenia* (Aymard, 1997a), número de especies y distribución geográfica.

Taxones	No. de Especies	Distribución Geográfica
<b>Subfamilia Tetraceroideae</b>		
<b>Tribu Tetracereae</b>		
<i>Davilla</i> Vandelli	25	Neotropical, centro y sur de México, América Central, Antillas, Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia, Guayanas, Brasil y Paraguay.
<i>Doliocarpus</i> Roland	64	Neotropical, México Central, América Central, Antillas, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil y Paraguay.
<i>Curatella</i> Loefling	1	Neotropical, México central, América Central, Antillas, América del Sur hasta el cerrado de Brasil.
<i>Pinzona</i> Mart. y Zucc.	1	Neotropical, Belice, Nicaragua, Antillas, Colombia, Venezuela, Guayanas, Perú hasta el noroeste de Brasil.
<i>Tetracera</i> L.	50	Pantropical, centro y sur de México, América Central, Antillas, Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia, Guayanas, Brasil y Paraguay. África, Asia, Malasia, Australia, Nueva Caledonia.
<i>Neodillenia</i> Aymard	3	Neotropical. Sur de Venezuela, sur de Colombia, este de Ecuador y norte de Perú.
<b>Subfamilia Dillenoideae</b>		
<b>Tribu Hibbertieae</b>		
<i>Hibbertia</i> Andr.	140	Australia, Tasmania, Nueva Caledonia, Fiji, este de Malasia y Madagascar.
<i>Pachynema</i> R. Br.	4	Australia.
<b>Tribu Dillenieae</b>		
<i>Dillenia</i> L.	60	Madagascar hasta Australia y Fiji, laderas del Himalaya, China: Yunnan y Hainan.
<i>Schumacheria</i> Vahl.	3	Sri Lanka
<i>Didesmandra</i> Stapf.	1	Borneo
<i>Acrotrema</i> Jack.	10	Sri Lanka, Tailandia, península de Malaya y sur de la India.

## 2.6. Nombres vernáculos e importancia económica de las especies cubanas de Dilleniaceae.

Algunas de las especies cubanas de la familia tienen nombres vernáculos, aún cuando no tienen registrado ningún valor de uso, ni importancia económica. Roig 1963, menciona bajo el epíteto de "*Doliocarpus rolandri*" a la especie *Doliocarpus dentatus* conocida por bejuco guajamón en la provincia de Sancti Spiritus y también por los nombres de bejuco mantequilla, mantequilla y mata negro. A esta especie se le atribuyen propiedades sudoríficas y diuréticas y se utiliza para enfermedades del estómago.

La especie *Davilla nitida* se le denomina bejuco colorado en la Isla de la Juventud y en la región oriental, aunque por este nombre se conoce también en la provincia de La Habana y Pinar del Río a la *Serjania diversifolia* (Jacq.) Radlk. (Sapindaceae) y en Camagüey a *Paullinia fuscescens* H.B.K. también Sapindaceae. Roig 1974 menciona otros nombres para esta especie: bejuco guara, bejuco guarana y bejuco de cerca, por la flexibilidad de sus ramas se utilizan para amarrar cercas como cordel, de ahí uno de sus nombres, durando mucho tiempo a la sombra, además se fabrican canastas; los animales (cerdo y cotorra) comen el fruto y semillas y las hojas en tiempo de seca las come el ganado vacuno. Esta planta contiene tanino y se sospecha que puede ser venenosa, ya que las semillas son emetocatóricas no obstante se ha reportado su utilización como tónico, diurético, contra la diarrea, en baños, para las hemorroides y además la raíz es purgante.

La especie *Tetracera volubilis* comparte con *Davilla nitida* los nombres de bejuco guara y bejuco colorado, se le conoce también como bejuco carey, bejuco guarano y guaranillo (etiquetas de herbario). Se plantea que las semillas tienen propiedades sudoríficas, antisifilíticas, febrífugas y diuréticas (Roig, 1974).

Otra especie mencionada por Roig 1963 es *Curatella americana* llamada comúnmente vacabuey en las provincias occidentales (Habana y Pinar del Río), en Camagüey le llaman peralejo macho, en Banes (Holguín) la denominan carecillo y chaparro, en estas dos últimas provincias se conoce con el nombre de vacabuey a la *Pisonia rotundata* Gris y a la *Torrubia obtusata* (Jacq.) Britton (Nictaginaceae). La madera de la *Curatella* es preciosa, jaspeada de color pardo rosado, se utiliza en construcciones rurales y se hacen preciosos bastones, las hojas por su aspereza se utilizan como lija para pulir y son muy astringentes, la decocción de las mismas se usan como detergente en las úlceras, heridas y otros traumatismos (Roig, 1988).

La especie *Dillenia indica* se cultiva con fines ornamentales y además los frutos son comestibles (Roig, 1988).

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Métodos de taxonomía clásica

Para la realización de este estudio se revisó un total de 573 ejemplares pertenecientes a las colecciones de los herbarios del Instituto de Ecología y Sistemática (HAC), Jardín Botánico Nacional (HAJB), Instituto Pedagógico de Pinar del Río (HPPR), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (LP), Instituto Darwinion (SI), Jardín Botánico de Nueva York (NY), Smithsonian Institution (US), Universidad de Harvard (GH), Field Columbian Museum of Natural History (F), British Museum (BM), herbario de Gottingen (GOET), Lundell Herbarium (LL), herbario de Copenhagen (C) y el herbario de Stockholm (S).

Para el estudio se realizaron análisis de los caracteres morfológico foliares y florales, venación foliar, morfología del fruto. Se realizaron observaciones a ramificaciones, tallos y hojas desde el punto de vista cualitativo. Para el análisis de los caracteres vegetativos, se hirvieron las partes florales y/o vegetativas en agua glicerinada 1:1 para hidratarlas. Para el análisis de los caracteres cuantitativos se seleccionaron diez hojas adultas por cada ejemplar de herbario y para la morfología del fruto se evaluaron hasta cinco frutos por material. Se utilizó papel milimetrado, agujas enmangadas, pinzas, cápsulas de Petri y un microscopio estereoscópico Carl Zeiss.

Para la identificación de las especies se revisó la literatura disponible sobre la familia. También fueron estudiados los tipos y protólogos de los taxones presentes en Cuba, para dilucidar la correcta tipificación de cada uno.

Con la información recogida de las etiquetas de los diferentes herbarios, se realizó una base de datos con 573 registros en Access 2000, con los siguientes campos.

Especie

Herbario

Indigenato

Determinaciones anteriores

Determinador

No. Registro

No Colector

Colector

Localidad

Provincia (actual división político administrativa)

Municipio

Fecha de colecta

Fenología

Altitud msnm

Latitud y longitud (cuadrícula, mapa 1: 250 000)



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

### **3.2. Métodos de taxonomía fenética.**

#### **3.2.1. Análisis de agrupamientos en el género *Davilla*.**

Partiendo de la diversidad de epítetos específicos bajo los cuales ha sido tratada la especie de *Davilla* presente en Cuba, a saber, *D. rugosa* Poir (León y Alain, 1953), *D. multiflora* (D.C.) St.-Hil (Alain, 1974) y *D. nitida* (Vahl) Kub. (Croat, 1978), realizamos un análisis de su morfología foliar buscando definir la posición taxonómica de la misma en nuestro país.

Como unidades taxonómicas operacionales (UTOs) se consideraron cada uno de los ejemplares existentes en los herbarios del Instituto de Ecología y Sistemática (HAC), Jardín Botánico Nacional (HAJB) y del Instituto Superior Pedagógico de Pinar del Río (HPPR).

De cada ejemplar se seleccionaron cinco hojas completamente desarrolladas en las que se determinaron los siguientes caracteres:

A. Longitud del limbo



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

- B. Anchura del limbo
- A/B. Relación largo y anchura del limbo
- C. Distancia de la base al punto de anchura máxima del limbo
- D. Largo del pecíolo
- E. Diámetro del pecíolo
- F. Número de nervios secundarios en un centímetro
- G. Ángulo de inserción de nervios secundarios con relación al principal
- H. Ángulo del ápice
- I. Ángulo de la base
- A/C. Relación entre A y C
- A/D. Relación entre A y D
- D/E. Relación entre D y E
- J. Pelosidad en el nervio central
  - 1. muy pelosa por el envés y poco por el haz
  - 2. pelosa por el envés y poco por el haz
  - 3. muy pelosa por el envés y glabra por el haz
  - 4. pelosa por el envés y glabra por el haz
  - 5. muy pelosa por el envés y pelosa por el haz
  - 6. pocos pelos por el envés y glabra por el haz
- K. Pelosidad en el pecíolo
  - 1. muy pelosa por el envés y poco por el haz
  - 2. pelosa por el envés y poco por el haz
  - 3. glabra por ambas caras
  - 4. pocos pelos en el envés y glabra por el haz
- L. Prominencia de los nervios en el haz
  - 1. poco hundidos
  - 2. hundidos

3. casi no se distinguen

M. Prominencia de los nervios en el envés

1. prominentes

2. poco prominentes

N. Margen del limbo

1. algo dentado

2. entero

3. entero, algo dentado hacia el ápice

4. dentado



Al observarse en el material cierta variabilidad en cuanto a la morfología foliar entre los ejemplares, se trató de definir cuan significativa era ésta mediante la realización de un Análisis de Componentes Principales (ACP), con la aplicación del paquete de análisis estadístico multivariado NTSYS- PC (Rohlf, 1971), en cuyo gráfico se representó la ubicación de las muestras con respecto a los tres primeros ejes. Se utilizaron 73 ejemplares cubanos representativos del género *Davilla* (Tabla 3) y 18 variables o caracteres de la morfología foliar que los describen (Tabla 4), con el objetivo de conocer los que más ayudan a separarlos o agruparlos. En visita realizada por G. Aymard, especialista de la familia Dilleniaceae, en 1990 al Herbario HAC, al revisar los ejemplares cubanos, determinó que las muestras HAC 15887, HAJB 33441 y HAJB 46360 podrían ser *D. rugosa* Poir., basándose en la pelosidad algo patentemente ferrugíneo piloso de los nervios, estas muestras dudosas fueron excluidas en el ACP.

Tabla 3. Listado de muestras y localidades del género *Davilla* utilizadas en el Análisis de Componentes Principales, sin tener en cuenta las muestras dudosas de *D. rugosa*. Provincias PR- Pinar del Río, Hab.- Habana, IJ- Isla de la Juventud, M- Matanzas, Ci- Cienfuegos, SS- Sancti Spiritus, SC- Santiago de Cuba.

No.	Ejemplar	Localidad	Prov.	No.	Ejemplar	Localidad	Prov.
1	HAC 26577	Isla de la Juventud	PR	38	HAJB 41172	Guane	PR
2	HAC 498	Km 6 de Viñales	PR	39	HAJB 55449	San Cristóbal	PR
3	HAC 6779	El Retiro	PR	40	HAC 1841	Cuba Occidental	?
4	HAC 1968	San Vicente	PR	41	HAJB 41979	Las Delicias	IJ

5	H AJB 59953	Banao	SS	42	H AJB 36194	Buen Vista	PR
6	H AJB 41087	Fomento	VC	43	H AJB 10739	Viñales	PR
7	HAC 17051	Sierra del Abra	PR	44	H AJB 17251	Soroa	PR
8	H AJB 1158	Aguada de Pasajeros	Ci	45	HAC 18878	Cañada de la Ceiba	IJ
9	H AJB 4072	Punta Brava	Hab.	46	HAC 4072	Punta Brava	Hab.
10	HAC 29158	El Burén	PR	47	H AJB 32487	Sagua	PR
11	HAC A2041	Rangel	PR	48	HAC42783	San Francisco de las Piedras	IJ
12	H AJB 38558	Loma Cayo Malo		49	HPPR 42	El Moncada	PR
13	H AJB 46654	Minas de Matahambre	PR	50	H AJB 24957	SW La Fe	IJ
14	HPPR Bouza s/n	Formación San Cayetano	PR	51	H AJB 16215	Pino Verde	SC
15	HAC 43640	Santa Fé	IJ	52	HAC 42591	Santa Bárbara	IJ
16	HPPR Rankin s/n	Cajálbana	PR	53	HAC 13038	Los Hoyos	PR
17	H AJB 26391	Aguada de Pasajeros	Ci	54	H AJB 40229	Soroa	PR
18	H AJB 28838	Banao	SS	55	H AJB 26245	Nueva Gerona	IJ
19	H AJB 22899	La Rosita	PR	56	HAC 4168	Herradura	PR
20	HAC 6800	Loma Contadora	PR	57	HAC 848	Cajálbana	PR
22	H AJB 18507	San Diego de los Baños	PR	58	HPPR Bastard s/n	El Moncada	PR
23	HAC 3251	Sumidero	PR	59	HAC 18582	Laguna de Piedras	IJ
24	HAC 6779	El Retiro	PR	60	HAC 41682	Nueva Gerona	IJ
25	H AJB 41085	Fomento	VC	61	HAC 41306	Nueva Gerona	IJ
26	H AJB 37802	Morrillo	PR	62	HAC 9706	Amarillas	M
27	H AJB 4168	Herradura	PR	63	HPPR Cejas s/n	El Burén	PR
28	HPPR 62	San Marcos	PR	64	H AJB 43521	Las Pozas	PR
29	HAC 18832	Sabana de la Cañada	IJ	65	H AJB 9552	San Diego de los Baños	PR
30	HPPR 22	Cerca del Pan de Guajaibón	PR	66	HAC 28558	Las Merceditas	PR
31	HAC 4346	Anafe	Hab.	67	HAC 45457	San Francisco de las Piedras	IJ
32	HAC 45267	Río Mal País	IJ	68	H AJB 17242	Viñales	PR
33	H AJB 41413	Cayo Bonito	PR	69	HAC 18877	Cañada de la Ceiba	IJ
34	HAC 315	Cayuco	PR	70	HAC 3974	Lomas de Banao	SS
35	HAC 339	Nueva Gerona	IJ	71	H AJB 45796	Sierra de la Cañada	IJ
36	H AJB 41769	Aguada de Pasajeros	Ci	72	HAC A427	Rangel	PR
37	H AJB 23425	Cayajabos	Hab.	73	HAC 28556	Sierra de la Güira	PR

Tabla 4. Definición de las variables utilizadas en el análisis de los ejemplares del género *Davilla* para el cálculo del Peso y Coeficiente de Separación entre variables.

No.	Variable	Rango	Categorización de las variables
1	A	3.62-15 cm	(3.62, 7) -1; (7, 13) -2; (13, 15) -3
2	B	2.56- 8.5 cm	(2.56, 3) -1; (3, 6) -2; (6, 8.5) -3
3	A/B	1.05- 3.04	(1.05, 2) -1; (2, 2.5) -2; (2.5, 3.04) -3
4	D	0.5- 1.8 cm	(0.5, 1) -1; (1, 1.5) -2; (1.5, 1.8) -3
5	E	0.1- 0.21 cm	(0.1, 0.15) -1; (0.15, 0.21) -2
6	F	1-3 u	Nervios -1; Nervios -2; Nervios -3
7	G	22.2- 44.7 °	(22.2,35) -1; (35, 44.7) -2
8	H	36.5- 167.2 °	(36.5°, 90°) -1; (90°, 167.2) -2
9	I	44—156 °	(44°, 90°) -1; (90°, 156°) -2

10	C	2.14- 9.20 cm	(2.14, 4.50) -1; (4.50, 6.70) -2; (6.70, 9.20) -3
11	A/C	1.67- 1.99	(1.67, 1.99) -1; (1.99, 2.24) -2
12	A/D	3.50- 17	(3.50, 7) -1; (7, 10) -2; (10, 13.50) -3; (13.50, 17) -4
13	D/E	2.94- 15	(2.94,5) -1; (5, 8) - 2; (8, 11) - 3; (11, 15) - 4
14	J	1- 6	<ul style="list-style-type: none"> <li>✓ muy pelosa por el envés y poco por el haz</li> <li>✓ pelosa por el envés y poco por el haz</li> <li>✓ muy pelosa por el envés y glabra por el haz</li> <li>✓ pelosa por el envés y glabra por el haz</li> <li>✓ muy pelosa por el envés y pelosa por el haz</li> <li>✓ pocos pelos por el envés y glabra por el haz</li> </ul>
15	L	1- 3	<ul style="list-style-type: none"> <li>✓ poco hundidos</li> <li>✓ hundidos</li> <li>✓ casi no se distinguen</li> </ul>
16	M	1-2	<ul style="list-style-type: none"> <li>✓ prominentes</li> <li>✓ poco prominentes</li> </ul>
17	N	1-4	<ul style="list-style-type: none"> <li>✓ algo dentado</li> <li>✓ entero</li> <li>✓ entero, algo dentado hacia el ápice</li> <li>✓ dentado</li> </ul>
18	K	1-4	<ul style="list-style-type: none"> <li>✓ muy pelosa por el envés y poco por el haz</li> <li>✓ pelosa por el envés y poco por el haz</li> <li>✓ glabra por ambas caras</li> <li>✓ pocos pelos en el envés y glabra por el haz</li> </ul>

Por otra parte, para obtener el peso informativo de las variables más influyentes en el proceso de clasificación se utilizó la teoría de Test como algoritmo, con el sistema integrado de reconocimiento de patrones (SIRP) (De la Cruz, 1984), la matriz básica de datos o matriz inicial contiene datos heterogéneos, por ello como medida de semejanza cuantitativa se eligió el coeficiente de similaridad de Gower (1971).

Para encontrar el grado de separación entre objetos con relación a las propiedades cualitativas que los describen, tomando en consideración la habilidad de los rasgos para separar o unir individuos, se calcularon los pesos y coeficientes de separación para cada variable, con las variables más discriminantes (Tabla 4) programados en el sistema Psep (Almagro *et al.*, 2001) y para la construcción de agrupamientos por métodos de reconocimiento de patrones, se confeccionó la matriz básica de datos (Tabla 5), se utilizaron los métodos de Componentes Conexas (Pico, 1999) y el de Centroides (De la Cruz, 1990), para determinar si realmente constituyen *Davilla nitida* y *D. rugosa*, dos especies independientes o si es una especie con variedad infraespecífica y para ello se incluyeron las muestras dudosas de *Davilla* (Tabla 6).

Tabla 5. Matriz de datos utilizada en el análisis de los ejemplares del género *Davilla* para la confección del dendrograma por el método de Componentes Conexas.

No.	Ejemplar	VARIABLES																	
		A	B	A/B	D	E	F	G	H	I	C	A/C	A/D	D/E	J	L	M	N	K
1	HAC 26577	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	1	2	3	1	1	1	1	1
2	HAC 498	2	2	1	2	1	3	1	1	2	1	2	1	3	1	2	1	1	1
3	HAC 6779	2	2	2	1	1	2	2	1	1	1	2	2	3	1	1	1	1	1
4	HAC 1968	2	1	3	1	2	2	1	2	1	1	2	4	1	1	1	1	1	1
5	HAJB 59953	2	2	1	2	1	2	1	1	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1
6	HAJB 41087	2	2	1	2	2	2	1	2	1	2	1	2	3	2	2	1	2	2
7	HAC 17051	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2
8	HAC 15887	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	2	3	2	1	3	1	1	2
9	HAJB 1158	3	2	3	2	2	1	1	2	1	3	1	3	2	1	3	2	1	2
10	HAJB 4072	3	2	2	2	2	2	1	2	1	3	1	3	2	1	1	2	4	2
11	HAC 29158	3	3	1	2	2	1	1	2	1	2	2	3	2	1	2	1	2	2
12	HAC A2041	3	2	3	2	2	2	1	2	1	3	1	3	3	1	3	1	1	2
13	HAJB 38558	1	2	1	3	1	2	1	1	2	1	1	1	4	1	1	1	2	2
14	HAJB 46654	2	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	3	1	1	1	1	2
15	HPPR Bouza s/n	2	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2	1	3	2	1	2
16	HAC 43640	2	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	3	1	1	2	1	2
17	HPPR Rankin s/n	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	1	2	3	1	3	1	3	3
18	HAJB 26391	2	2	1	2	2	2	1	2	2	1	2	1	3	4	3	2	2	4
19	HAJB 28838	2	2	1	2	2	2	1	2	2	2	1	2	2	3	1	1	2	4
20	HAJB 22899	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	1	2	2
21	HAC 6800	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	2	3	2	3	1	1	2	2
22	HAC 54349	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	3	1	1	1	4
23	HAJB 18507	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	2	3	1	1	2	4
24	HAC 3251	3	3	2	3	2	2	1	2	2	3	1	2	3	4	1	1	1	4
25	HAC 6779	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	2	2	3	1	1	1	1	2
27	HAJB 37802	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	4
28	HAJB 4168	2	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	2	1	2	1	4	2
29	HPPR 62	2	2	2	2	1	2	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	2
30	HAC 18832	2	3	1	2	2	1	1	2	1	2	2	2	3	1	1	1	1	2
31	HPPR 22	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2
32	HAC 4346	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	2	2
33	HAC 45267	2	2	1	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	6	2	1	1	2
34	HAJB 41413	2	2	2	2	1	2	1	1	2	2	1	2	3	5	2	1	1	2
35	HAC 315	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2	2	2	3	4	2	1	1	4
36	HAC 339	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	4	1
37	HAJB 33441	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	2	2
38	HAJB 41769	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	6	1	2	2	3
39	HAJB 23425	2	1	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1	3	6	3	2	1	3
40	HAJB 41172	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	2	2	6	1	1	2	4
41	HAJB 55449	1	1	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	2	6	1	1	1	4
42	HAC 1841	2	3	1	2	2	2	1	2	1	2	1	2	2	4	3	2	1	4
43	HAJB 41979	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	3	6	1	2	2	3
44	HAJB 36194	2	2	3	1	1	2	2	1	1	1	2	3	2	2	1	2	1	4
45	HAJB 10739	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	4	3	2	2	4
46	HAJB 17251	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	3	1	3	2	1	1
47	HAC 18878	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	2	3	2	2	4
48	HAC 4072	3	2	3	2	1	2	1	1	1	3	1	3	3	3	3	2	1	1
49	HAJB 32487	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	3	1	3	2	1	1
50	HAJB 46360	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	2
51	HAC42783	2	2	1	2	1	2	2	1	1	2	1	2	2	6	3	2	1	4

52	HPPR 42	2	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2	4	2	1	1	4
53	H AJB 24957	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	4	1	2	1	4
54	H AJB 16215	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	3	2	1	1
55	HAC 42591	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	2	2	2	3	2	1	1
56	HAC 13038	1	2	1	1	2	2	1	2	2	1	2	2	1	2	3	2	4
57	H AJB 40229	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	3	2	1	4
58	H AJB 26245	1	2	1	1	1	2	1	2	2	1	1	1	2	4	1	2	4
59	HAC 4168	2	2	3	2	1	2	1	1	1	1	2	1	4	4	3	2	4
60	HAC 848	2	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	1	3	1	3	2	2
61	HPPR Bastard s/n	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	6	2	1	4
62	HAC 18582	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	3	2	2	1	2	4
63	HAC 41682	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	2	2	2	3	2	1	2
64	HAC 41306	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	6	2	2	4
65	HAC 9706	2	2	3	2	1	2	1	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2
66	HPPR Cejas s/n	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	3	6	1	2	3
67	H AJB 43521	3	3	2	3	1	2	1	2	2	2	2	2	4	2	1	2	2
68	H AJB 9552	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	2	1	6	1	2	4
69	HAC 28558	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	2	1	1	2
70	HAC 45457	2	2	3	2	2	2	2	1	1	2	2	3	2	6	3	2	3
71	H AJB 17242	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	6	1	2	4
72	HAC 18877	2	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	4
73	HAC 3974	1	2	1	1	1	2	2	2	2	1	1	2	1	4	3	2	4
74	H AJB 45796	2	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1	2	3	6	3	2	3
75	HAC 427	2	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	1	3	2	3	2	2
76	HAC 28556	1	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	2	6	1	2	4

Tabla 6. Listado de muestras y localidades del género *Davilla* utilizadas en el método del Centroide, teniendo en cuenta las muestras dudosas de *D. rugosa*.

No.	Ejemplar	Localidad	No.	No Ejemplar	Localidad
1	HAC 26577	Isla de la Juventud	40	HAC 41172	Guane
2	HAC 498	6 Km de Viñales	41	HAC 55449	San Cristóbal
3	HAC 6779	El Retiro	42	HAC 1841	Cuba Occidental
4	HAC 1968	San Vicente	43	HAC 41979	Las Delicias
5	HAC 59953	Banao	44	HAC 36194	Buena Vista
6	HAC 41087	Fomento	45	HAC 10739	Viñales
7	HAC 17051	Sierra del Abra	46	HAC 17251	Soroa
8	HAC 15887	Sierra de Banao	47	HAC 18878	Cañada de la Ceiba
9	HAC 1158	Aguada de Pasajeros	48	HAC 4072	Punta Brava
10	HAC 4072	Punta Brava	49	HAC 32487	Sagua
11	HAC 29158	El Burén	50	HAC 46360	Mantua
12	HAC A2041	Rangel	51	HAC 42783	San Francisco de Piedras
13	HAC 38558	Loma Cayo Malo	52	HAC 42	El Moncada
14	HAC 46654	Minas de Matahambre	53	HAC 24957	SW La Fe
15	HAC Bouza s/n	San Cayetano	54	HAC 16215	Pino Verde
16	HAC 43640	Santa Fe	55	HAC 42591	Santa Bárbara
17	HAC Rankin s/n	Cajalbana	56	HAC 13038	Los Hoyos
18	HAC 26391	Aguada de Pasajeros	57	HAC 40229	Soroa
19	HAC 28838	Banao	58	HAC 26245	Nueva Gerona
20	HAC 22899	La Rosita	59	HAC 4168	Herradura
21	HAC 6800	El Retiro	60	HAC 848	Cajalbana
22	HAC 54349	Loma Cantadora	61	HAC s/n	El Moncada
23	HAC 18507	San Diego de los Baños	62	HAC 18582	Laguna de Piedras
24	HAC 3251	Sumidero	63	HAC 41682	Nueva Gerona
25	HAC 6779	El Retiro	64	HAC 41306	Nueva Gerona
26	HAC 41085	Fomento	65	HAC 9706	Amarillas
27	HAC 37802	Morrillo	66	HAC s/n	El Burén
28	HAC 4168	Herradura	67	HAC 43521	Las Pozas
29	HAC 62	San Marcos	68	HAC 9552	San Diego de los Baños
30	HAC 18832	Sabana de la Cañada	69	HAC 28558	Las Merceditas
31	HAC 22	San Diego de los Baños	70	HAC 45457	San Francisco de Piedras
32	HAC 4346	Anafe	71	HAC 17242	Viñales
33	HAC 45267	Río Mal País	72	HAC 18877	Cañada de la Ceiba
34	HAC 41413	Cayo Bonito	73	HAC 3974	Lomas de Banao
35	HAC 315	Cayuco	74	HAC 45796	Sierra de la Cañada
36	HAC 339	Nueva Gerona	75	HAC A427	Rangel
37	HAC 33441	San Diego de los Baños	76	HAC 28556	Sierra de Güira
38	HAC 41769	Aguada de Pasajeros			
39	HAC 23425	Cayajabos			

Buscando evidenciar las causas que probablemente incidían en los agrupamientos encontrados, se llevó a cabo un análisis de correlación entre los datos obtenidos y factores ecológicos, entre ellos: alturas sobre el nivel del mar a que fueron realizadas las colectas (ICGC, 1972); los tipos de suelos en que aparecían (Hernández *et al.*, 1971); precipitación media anual de estas zonas (Izquierdo, 1989); además se analizó la distribución de las muestras sobre el mapa bioclimático de Cuba (Vilamajó, 1989).

### 3.2.2. Análisis de agrupamientos en el género *Tetracera*

Como base para la orientación del estudio del género *Tetracera* en Cuba, realizamos un análisis de morfología foliar. Se revisaron 20 materiales representativos del género existentes en los herbarios del Instituto de Ecología y Sistemática (HAC), Jardín Botánico Nacional (HAJB) y de la filial de Camagüey (HIPC) (Tabla 7).

Tabla 7. Lista de ejemplares y localidades utilizados en el análisis de agrupamientos del género *Tetracera*.

No.	Herbario	Ejemplar	Localidad	Provincia
1	HIPC	S/N	Sierra Najasa	Camagüey
2	HAJB	2970 L.F	San Diego de los Baños	Pinar del Río
3	HAJB	2420	Picote	Santiago de Cuba
4	HAJB	40223	Candelaria	Pinar del Río
5	HAJB	S/N	La Cajálbana	Pinar del Río
6	HAJB	40251	Valle del río Yara	Granma
7	HAJB	2420	Cajobabo	Guantánamo
8	HAJB	S/N	Estación Agronómica	Ciudad de la Habana
9	HAC	33667	Brazo Escondido	Santiago de Cuba
10	HAC	2245	Laguna Grande	Camagüey
11	HAC	1341	Caja de Agua	Camagüey
12	HAC	8205	San Blás	Villa Clara
13	HAC	1647	Candelaria	Pinar del Río
14	HAC	4372	San Diego de los Baños	Pinar del Río
15	HAC	482	Sierra Fania	Pinar del Río
16	HAC	4568	San Diego de los Baños	Pinar del Río
17	HAJB	32487	Arroyo cerca de Sagua	Pinar del Río
18	HAC	4694	Arroyo Santa Cruz	Habana
19	HAC	673	Estación Agronómica	Ciudad de la Habana
20	HAC	754	Granja Agrícola	Camagüey

Se determinaron los siguientes índices para el análisis:

A. Longitud del limbo

B. Anchura del limbo

C. Longitud del pecíolo

D. Ángulo de la base

E. Margen: 1- subentero y algo revoluto; 2- aserrado con grandes dientes que aumentan en número a medida que nos acercamos al ápice; doblemente aserrado; 4- aserradito

F. Tipo de ápice: 1- redondeado; 2- redondeado y abruptamente corto apiculado; 3- agudo

G. Tipo de venación: 1- craspedodroma simple; 2- semicraspedodroma

#### H. Pubescencia del tejido y de los nervios del haz y envés:

1. Haz: tejido glabro, pelos simples dispuestos perpendicularmente en el nervio principal

Envés: tejido glabro, pelos simples dispuestos perpendicularmente en el nervio principal y secundarios

2. Haz: pelos simples esparcidos por el tejido, aplicados en el nervio principal y secundarios

Envés: tejido glabro, pelos simples aplicados en el nervio principal y secundarios

3. Haz: pelos simples y estrellados en el tejido, los primeros más largos y en mayor cantidad que los segundos

Envés: pelos simples en el tejido y perpendiculares al nervio principal y secundarios

4. Haz: pelos simples esparcidos en el tejido y nervio principal

Envés: pelos pequeños y estrellados en el tejido y pelos simples más largos en el nervio principal y secundarios, además en los bordes del limbo

Con esta información se realizó un análisis de agrupamiento por el método de unión promedio no ponderado. Se confeccionó una matriz de similitud entre las unidades taxonómicas, aplicando un coeficiente 1-correlación de Pearson, al que se aplicó la técnica de ligamiento completo, los datos fueron estandarizados con el objetivo de homogeneizar los caracteres y hacerlos comparables. Se obtuvo un fenograma a partir de la matriz.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales aplicando una técnica R de asociación de caracteres, a partir de un método de agrupamiento no ponderado para obtener los caracteres que más influyen en la separación de las muestras en estudio.

Todos estos análisis se realizaron con la aplicación del paquete de análisis estadístico multivariado NTSYS- PC (Rohlf, 1971). También se calcularon los coeficientes de correlación entre los valores medios de los índices y las longitudes y latitudes geográficas de las localidades en que se colectaron las muestras (Tabla 8), para ello se revisaron 20 ejemplares de los herbarios del Instituto de Ecología y Sistemática (HAC) y Jardín Botánico Nacional (HAJB) (Tabla 9). En el caso que resultó significativa la correlación, se construyeron las curvas de regresión en los casos del largo y ancho del limbo y largo del pecíolo. También se calcularon las correlaciones entre los índices medidos y las precipitaciones y evaporaciones medias anuales, y las temperaturas medias y mínimas absolutas anuales del aire (Tabla 10) (Izquierdo, 1989, Crespo, 1989, Lapinel, 1989, Lecha, 1989). Al igual que en el caso anterior se confeccionaron las curvas de regresión cuando esas correlaciones fueron significativas. Para esos cálculos se usaron los programas Excel'97 y Statistica 1999.

Tabla 8. Matriz de datos utilizada para determinar los coeficientes de correlación entre las variables morfológicas y las longitudes y latitudes geográficas de las localidades de colectas de *Tetracera volubilis*. L.- largo; A. - ancho; Ang.- ángulo; Diam.- diámetro; Long.- longitud; Lat.- latitud.

No.	Ejemplar	L. Limbo	A. Limbo	L. Pecíolo	Ang. Base	Ang. Apice	Diam. Pecíolo	Long.	Lat.
1	HAJB 32487	12.10	5.40	1.40	98.40	64.60	0.14	-83.40	22.46
2	HAC 40607	15.50	6.80	2.30	60.00	99.00	0.13	-77.68	21.47
3	HAJB 2970 L.F	11.20	3.60	2.20	41.00	60.00	0.14	-83.37	22.38
4	HAJB 2420	20.40	5.40	2.00	47.80	50.00	0.20	-75.08	19.55
5	HAJB 40223	19.20	4.60	1.20	35.00	42.00	0.13	-83.18	22.45
6	HAJB S/N	16.40	7.20	1.50	82.30	98.00	0.15	-83.45	22.47
7	HAJB 40251	19.20	6.00	1.60	55.00	89.60	0.18	-76.92	20.24
8	HAJB 2420	29.50	9.90	2.50	50.00	65.00	0.27	-74.51	20.04
9	HAJB S/N	18.40	6.50	1.70	47.00	98.50	0.18	-82.39	22.58
10	HAC 33667	14.00	5.30	1.40	48.30	79.50	0.12	-81.01	22.45
11	HAC 28556	15.10	6.20	1.40	67.50	100.00	0.15	-83.43	22.39
12	HAC 6050	21.40	6.70	3.00	50.00	80.00	0.19	-77.87	21.21
13	HAC 8205	10.00	6.40	1.70	92.50	174.50	0.14	-80.22	21.59
14	HAC 1647	10.90	4.20	1.50	55.00	122.00	0.20	-83.18	22.45
15	HAC 4372	8.90	4.80	1.20	72.50	125.00	0.24	-83.37	22.38
16	HAC 482	11.80	5.20	1.60	59.00	107.00	0.18	-83.84	22.33
17	HAC 4568	5.20	3.50	0.80	100.00	142.30	0.17	-83.37	22.38
18	HAC 4694	12.40	5.90	1.40	60.00	121.30	0.19	-82.05	23.01
19	HAC 673	9.60	5.10	1.30	74.00	147.30	0.12	-82.39	22.58
20	HAC 754	27.10	7.80	2.70	65.00	107.00	0.21	-77.87	21.21

Tabla 9. Lista de ejemplares y localidades utilizados en el análisis de correlación entre las variables morfológicas y ambientales del género *Tetracera*.

No.	Ejemplar	Localidad	Provincia
1	H AJB 32487	Arroyo cerca de Sagua	Pinar del Río
2	HAC 40607	Sierra Najasa	Camagüey
3	H AJB 2970 L.F	San Diego de los Baños	Pinar del Río
4	H AJB 2420	Picote	Santiago de Cuba
5	H AJB 40223	Candelaria	Pinar del Río
6	H AJB S/N	La Cajálbana	Pinar del Río
7	H AJB 40251	Valle del río Yara	Granma
8	H AJB 2420	Cajobabo	Guantánamo
9	H AJB S/N	Estación Agronómica	Ciudad de la Habana
10	HAC 33667	Brazo Escondido	Santiago de Cuba
11	HAC 28556	Sierra de la Güira	Pinar del Río
12	HAC 6050	Granja Agrícola	Camagüey
13	HAC 8205	San Blás	Villa Clara
14	HAC 1647	Candelaria	Pinar del Río
15	HAC 4372	San Diego de los Baños	Pinar del Río
16	HAC 482	Sierra Fania	Pinar del Río
17	HAC 4568	San Diego de los Baños	Pinar del Río
18	HAC 4694	Arroyo Santa Cruz	Habana
19	HAC 673	Estación Agronómica	Ciudad de la Habana
20	HAC 754	Granja Agrícola	Camagüey

Tabla 10. Variables ambientales de las localidades de colectas, utilizadas en el Análisis de correlación de los ejemplares de *Tetracera*.

Ejemplar	Precipitación (mm)	Evaporación (mm)	Temperatura Media (°c)	Temperatura Mínima (°c)
H AJB 32487	1500	1900	24	9
HAC 40607	1500	1900	24	11
H AJB 2970 L.F	2000	1900	22	7
H AJB 2420	1300	2100	24	9
H AJB 40223	1300	1700	24	9
H AJB S/N	1700	1900	24	9
H AJB 40251	1300	2300	24	11
H AJB 2420	900	2100	26	11
H AJB S/N	1500	1900	24	9
HAC 33667	2400	1700	20	7
HAC 28556	2000	1900	22	7
HAC 6050	1300	2100	24	9
HAC 8205	1300	1900	22	7
HAC 1647	1300	1700	24	9
HAC 4372	2000	1900	22	7
HAC 482	2000	1700	22	7
HAC 4568	2000	1900	22	7
HAC 4694	1300	2100	24	11

HAC 673	1500	1900	24	9
HAC 754	1300	2100	24	9

### 3.3. Métodos fenológicos

Para este estudio se seleccionaron los estados fenológicos de cada especie, contenidos en la información de las etiquetas y especímenes revisados de los diferentes herbarios.

En cuanto a la Información fenológica de herbario, Croat (1969) apuntó la limitante de la fenología de herbario, la cual es el alargamiento excesivo de los períodos de floración y fructificación ya que un individuo puede un año florecer y fructificar fuera de época, dando como resultado lo anteriormente señalado, sin embargo, los picos máximos de floración y fructificación son en extremo confiables.

Para establecer los patrones de floración y fructificación de las especies, se tomaron la frecuencia con que aparecía en cada ejemplar de herbario el estado fenológico (botones, flores y frutos) en cada mes del año y se confeccionaron gráficos en el programa Excel'97.

En cuanto a la floración, se clasificaron las especies de acuerdo con Sarmiento y Monasterio (1983) en:

Continua (Cont.)= especie que florece y fructifica durante todo el año

Temprana =especie que florece al comienzo de la estación lluviosa (Abril-Mayo)

Retardada =especie que florece en la segunda mitad de la estación lluviosa (Jun-Oct);

Tardía =especie que florece en período de seca (Nov-Mar)

Oportunista = especie que florece en cualquier época del año, en que las condiciones le sean favorables.

En cuanto a la duración de la floración y fructificación se clasificaron las especies en:

Corta = especie que florece o fructifica entre 1-3 meses

Larga = especie que florece o fructifica durante más de 4 meses

Lluvia (Lluv)= cuando el fruto se desarrolla en período lluvioso

Seca = cuando el fruto se desarrolla en período de seca,

Cualquiera (Cualq) = cuando desarrolla los frutos en cualquier período del año, siempre que las condiciones le sean favorables.

En cuanto a la fructificación seguimos el criterio de Castillo y Carabias (1982), en dependencia de la duración y época de fructificación, los taxones se comportan como: a) especies de fructificación continua, b) de fructificación irregular, c) de fructificación estacional, d) fructificadas durante una temporada amplia (de 4-10 meses y e) durante una temporada corta (1-3 meses)

### 3.4. Métodos fitogeográficos

Se utilizó la información contenida en las etiquetas de herbario, observaciones de campo y la consulta con especialistas y conocedores de las especies en su hábitat, para definir las formaciones vegetales donde viven los taxones en Cuba. Para la distribución geográfica en Cuba se utilizaron las siguientes abreviaturas para identificar las provincias: PR- Pinar del Río, IJ- Isla de la Juventud, H- Habana, C Hab- Ciudad de la Habana, Ci- Cienfuegos, VC- Villa Clara, SS- Sancti Spíritus, CA- Ciego de Ávila, C- Camaguey, Gr- Granma, SC- Santiago de Cuba, G- Guantánamo y se confeccionaron los mapas de distribución geográfica a escala 1: 250 000 en el programa MapInfo Profesional versión 6.5.

Para analizar la variación en la presencia de los taxones en función de las características ecológicas, se aplicaron métodos de ordenación utilizando el paquete estadístico CANOCO para Windows v 4.02 (Ter Braak y Smilauer, 1998). Se realizó un Análisis de Correspondencias Canónico (CCA) a partir de una matriz de datos de 6 especies por 19 distritos fitogeográficos (Borhidi, 1996) y una matriz de 6 variables ambientales y ecológicas en esos distritos, con el objetivo de conocer la correspondencia que existe entre las especies y las siguientes variables ambientales: precipitación, temperatura, altitud (ICGC, 1972); suelos (Hernández *et al.* 1971) índice de aridez (Ferrás *et al.*, 1999) y formaciones vegetales (Capote y Berazaín, 1984). La presencia de formaciones vegetales en cada distrito se ha considerado como variable dummy (cualitativa), utilizando valores ordinales para cada variable, tal como propusieron Ter Braak (1986) y Bonet (2004).

Para testar la significación de las variables ambientales nominales en el modelo, se realizó un análisis de permutaciones al azar de Monte Carlo (Ter Braak y Verdonschot, 1995) mediante el programa CANOCO y una correlación no paramétrica entre la riqueza

de especies y variables ambientales. Los métodos de correlación no paramétricos entre las variables ambientales y la riqueza de especies fueron aplicados mediante el programa SPSS (Anónimo, 1990).

### 3.5. Métodos filogenéticos

En 1950, el entomólogo alemán Willi Hennig, presentó las bases de un método al que denominó sistemática filogenética (también se le reconoce bajo el término cladismo) (Crisci, 1998), que actualmente se ha convertido en el enfoque más aceptado para reconstruir la historia de la vida (Donoghue, 1994; Kitching *et al.*, 1998). El cladismo busca reconstruir las genealogías de los organismos y elaborar clasificaciones que las reflejen (Crisci y Katinas, 1997).

El axioma fundamental del cladismo es que, como producto de la evolución, la naturaleza posee un orden jerárquico ramificado (árbol o cladograma). Este diagrama se construye sobre la base de conjuntos replicados de novedades evolutivas compartidas (sinapomorfías) expresadas de la manera más económica posible (*parsimony* o principio de simplicidad) (Farris, 1983). Los organismos pueden parecerse por compartir caracteres que se hallaban en un ancestro lejano o por caracteres presentes en la especie que dio origen al grupo del que forman parte.

Para el estudio de la Sistemática Filogenética de Dilleniaceae se siguieron los siguientes pasos:

#### 3.5.1. Selección del grupo en estudio

Se realizó el estudio filogenético de la familia Dilleniaceae, para lo cual se siguió el postulado básico del cladismo de que sólo los grupos monofiléticos, es decir, aquellos que incluyen al ancestro común y a todos sus descendientes, pueden ser considerados como entidades históricas (Hennig, 1966; Nelson y Platnick, 1981), definidas únicamente por sinapomorfías o novedades evolutivas (caracteres homólogos derivados y restringidos a dicho grupo). Dentro del universo de trabajo, se analizó la familia

Dilleniaceae como grupo natural, y todos los géneros que la integran como taxones terminales.

### 3.5.2. Selección del grupo externo

Se pueden aplicar varios criterios (Crisci y Stuessy, 1980; Weston, 1994) para saber cuando un carácter es apomorfo o evolucionado. El criterio más utilizado para determinar los caracteres apomorfos es la comparación del grupo en estudio con el grupo externo o grupo hermano, es decir el más afín al grupo estudiado. Si el carácter que se observa aparece en el grupo en estudio y en su grupo hermano, se le considera plesiomorfo, pues se infiere que se hallaba presente en el ancestro común a ambos grupos. Si el carácter examinado sólo aparece en el grupo en estudio, se le considera apomorfo, pues se infiere que es una novedad evolutiva. En Pérez (1998) se utilizó simultáneamente como grupos externos a las familias Paeoniaceae y Crossosomataceae, las cuales han sido ubicadas por diferentes autores dentro o fuera del orden Dilleniales (Corner, 1946; Camp, 1950; Eames, 1953, 1961; Lemesle, 1955; Cronquist 1957, 1965, 1981, 1988; Thorne, 1958; Takhtajan, 1969, 1980, 1987), ya que no se contaba con información previa de estudios filogenéticos sobre la familia. Según la hipótesis filogenética propuesta para la familia por Pérez (1998), se utilizó para selección del grupo externo al género *Paeonia* (Paeoniaceae), el cual resultó el grupo más afín con las dilleniáceas.

### 3.5.3. Selección y polarización de los caracteres

Los caracteres a emplear en el análisis cladístico, se obtuvieron a partir de la revisión de ejemplares depositados en las colecciones de los herbarios mencionados, así como de literatura referida a la familia (Hoogland, 1951; Craven y Dunlop, 1992; Wilson, 1965, 1974; Dickison, 1967a,b, 1968, 1970 a,b, 1971; Kubitzki, 1970, 1971, 1973, 1980, 1981; Aymard, 1991, 1992, 1993, 1992, 1995, 1997a, 1997b; Aymard y Miller, 1994; Pérez y Cejas, 1993; Pérez, 1994 y Pérez *et al.*, 1995; Pérez, 1998).

El estado de los caracteres apomórficos fueron identificados por el método de comparación del grupo hermano (Humphries y Funk, 1984; Maddison *et al.* 1984; Watrous y Wheeler, 1981). Se definió como plesiomórfico (con valor 0) el estado en que

aparecen los caracteres en *Paeonia*. Los apomórficos, sólo presentes en el grupo de estudio, son codificados según la cantidad de estados, asignándoseles valores desde 1 hasta n.

Se definieron 23 caracteres tomados de la morfología, anatomía y embriología, exclusivamente de tipo cualitativo, que constituyesen novedades evolutivas al menos para uno de los taxones. De ellos, 20 son considerados como caracteres doble estado y 3 multiestados: fruto (8), contorno de los miembros de los vasos (12) y números de carpelos (22). Una vez codificados los caracteres, se procedió a la construcción de la matriz de datos (Tabla 11).

Los caracteres utilizados para el análisis cladístico de Dilleniaceae fueron:

- 0 Hábito 0- herbáceo o pequeños arbustos 1- lianas 2- arbustos o árboles;
- 1 Rafidios 0- ausente 1- presente;
- 2 Estípulas 0- presente 1- ausente;
- 3 Pelos glandulares 0- ausente 1- presente;
- 4 Simetría floral 0- actinomorfa 1- zigomorfa;
- 5 Estaminodios 0- ausente 1- presente;
- 6 Dehiscencia en las tecas 0- longitudinal 1- poricida 2- ambas;
- 7 Filamento 0- no dilatado 1- dilatado;
- 8 Fruto 0- folículo 1- cápsula 2- nuez 3- baya;
- 9 Dehiscencia del fruto 0- presente 1- ausente;
- 10 Semilla 0- arilada 1- exarilada;
- 11 Superficie crustácea (semilla) 0- ausente 1- presente;
- 12 Contorno de los miembros de los vasos 0- angular 1- angular a circular 2- circular;
- 13 Presencia del Flavonoide Miricetina 0- ausente 1- presente;
- 14 Disco nectarífero 0- presente 1- ausente;
- 15 Estambres 0- libres 1- fusionados;
- 16 Conectivo de los estambres 0- linear bien diferenciado en filamento y antera

- 1- ensanchado y grueso 2- ambos;
- 17 Disposición de los estambres en 0- fascículo 1- sin fascículo;
- 18 Anatomía del tallo 0- sin estructuras anómalas 1- con estructuras anómalas  
2- ambas;
- 19 Inflorescencia 0- no ramifloras 1- ramifloras 2- ambas;
- 20 Carpelos 0- libres 1- connados en la base 2- completamente fusionados;
- 21 Hojas 0- presentes 1- ausentes;
- 22 Número de carpelos 0- (1-5) 1- (1) 2- (1-10) 3- (4-20)

Tabla 11. Matriz de datos utilizada en el análisis cladístico de la familia Dilleniaceae.  
Caracteres y estado de los caracteres.

Géneros	Caracteres																						
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Paeonia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Davilla	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0
Doliocarpus	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	2	1	1	1	0	0	1
Curatella	2	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	0	2	0	0
Pinzona	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	1	1	1	0	2	0	0
Tetracera	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0
Hibbertia	2	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2
Schumacheria	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	2
Didesmandra	1	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1
Dillenia	2	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3
Acrotrema	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Pachynema	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0
Neodillenia	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	?	1	0	0	1	1	2	0	0	0

### 3.5.4. Construcción de cladogramas

Una vez halladas las sinapomorfias, es posible construir sobre esa base, numerosos cladogramas (hipótesis) que reflejen las relaciones genealógicas entre los organismos estudiados. Sin embargo, se elige aquel o aquellos cladogramas que impliquen la menor cantidad de pasos evolutivos (longitud del cladograma) (Crisci, 1982). Para su aplicación se empleó el programa WINCLADA ver. 0.9 (BETA) (Nixon, 1999).

Como criterio de optimización se emplearon, el algoritmo de Fitch (Fitch, 1971) que trata a los caracteres multiestados como no aditivos o desordenados y el algoritmo de Farris (Farris, 1970) para los caracteres aditivos u ordenados.

Se utilizaron métodos heurísticos de búsqueda implícitos en el programa, seleccionando la opción de Múltiple TBR+TBR (tree bisection-reconnection). Este algoritmo aplica el método de "branch swapping" o búsqueda aleatoria de topologías y determinación de los árboles con menor número de cambios; es decir, generan una familia de clados por corte y unión de las ramas del cladograma original, tratando de hallar topologías más simples; el primer algoritmo retiene sólo uno de los clados resultantes mientras que el segundo muestra todos aquellos que le permita el espacio de memoria disponible.

Una manera de trabajar con una serie de árboles igualmente parsimoniosos pero con una topología diferente es combinar la información que proporcionan, y para ello se realizó una técnica de consenso a los árboles resultantes, que reduce considerablemente el número de árboles originales, obteniéndose una única topología que teóricamente debe haber estado contenida en las iniciales y que constituye, de hecho, la más probable. Se utilizó el consenso estricto que es el método más usado y que contiene sólo los grupos monofiléticos comunes en todos los cladogramas originales (Sokal y Rolf, 1981).

Para cuantificar la homoplasia (carácter que se desarrolla independientemente a partir de ancestros diferentes) en el cladograma se calculan los índices de consistencia (Kluge y Farris, 1969) y de retención (Farris, 1989), implícitos en los cálculos del programa.

Para determinar la confianza en los resultados y medir la robustez del análisis se realizaron 100 réplicas utilizando el método de bootstrap y así obtener el número de veces en que aparece cada componente, el cual se considera un índice de su soporte (Felsenstein, 1985).

### **3.6. Métodos de biogeografía cladística**

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en tiempo y espacio. A finales de los años setenta un grupo de biólogos asoció algunos conceptos ya establecidos en biogeografía con la cladística, dando origen a la biogeografía

cladística (Nelson y Planick, 1981; Humphries y Parenti, 1999). La biogeografía cladística busca determinar los patrones de distribución comunes, mediante la comparación entre cladogramas de áreas de distintos taxones (Morrone y Crisci, 1995).

Algunos autores (Crisci *et al.*, 1991a, b; Henderson, 1991; Platnick, 1991) han enfatizado la importancia de la identificación de las áreas de endemismo por un estudio de biogeografía cladista. Existen varios métodos cladísticos que emplean un algoritmo de parsimonia para obtener cladogramas de áreas, entre ellos tenemos el Análisis de Parsimonia de Endemismo (PAE) (Rosen, 1988). Crisci *et al.* (2000) distinguen tres tipos de PAE de acuerdo con sus unidades de estudio: localidades, áreas de endemismo y cuadrantes. El PAE con base en localidades permite obtener cladogramas de áreas, en donde las localidades se encuentran agrupadas por la presencia de sinapomorfías geográficas directamente a partir de las distribuciones geográficas de los organismos. El PAE con base en áreas de endemismo fue empleado inicialmente por Craw (1988), al utilizar áreas de alto y bajo endemismo como unidades y agregando información de cladogramas. Finalmente, el PAE con base en cuadrantes fue propuesto por Morrone (1994), donde se utilizan las distribuciones de los taxones en una cuadrícula sobrepuesta al área de estudio, donde los cuadrantes se toman como unidades (Crisci *et al.*, 2000) y se garantiza una delimitación más precisa de las áreas reconocidas en el cladograma obtenido, aunque éste método no explica los fenómenos que pudieron haber acontecido con la biota particular, lo que de alguna manera es posible lograr a partir de un enfoque panbiogeográfico (Croizat, 1964).

### 3.6.1. Determinación de áreas de endemismo

Para el análisis se tomaron los datos de distribución de 115 *taxones* de los géneros Neotropicales de la familia Dilleniaceae: *Doliocarpus* (64 especies), *Davilla* (25 especies), *Tetracera* (21 especies), *Curatella* (1 especie), *Pinzona* (1 especie) y *Neodillenia* (3 especies). Las subespecies y variedades fueron tratadas en el análisis.

Los pasos básicos del PAE para delimitar áreas de endemismo (Morrone, 1994) son los siguientes:

1. Ubicación en un mapa del área en estudio (Neotrópico) de las localidades en que aparecen las especies de cada género de Dilleniaceae.

2. Parcelación del mapa en cuadrantes, en nuestro caso 32 cuadrantes de 3x3 grados (Fig. 2). Considerar únicamente aquellos cuadrantes donde exista al menos una localidad para un taxón.
3. Construir una matriz de datos de presencia - ausencia, donde las columnas representen a los taxones y las filas las áreas (cuadrantes). Si un taxón está presente en un área se utiliza un '1' y si está ausente, un '0'. Para enraizar el árbol, se adiciona un área hipotética codificada con '0' en todas las columnas.
4. Aplicación a la matriz resultante del Análisis de Parsimonia de Endemismo, éste método emplea un algoritmo de parsimonia con el propósito de obtener un cladograma de áreas, basado en los taxones que habitan las áreas (Rosen, 1988), el cual ha sido aplicado por varios autores para establecer relaciones entre diferentes unidades biogeográficas. Para realizar el análisis se utilizó el programa WINCLADA ver. 0.9 (BETA) (Nixon, 1999) y se utilizaron métodos heurísticos de búsqueda.
5. Para preservar los grupos de cuadrículas más robustos y minimizar la influencia de las especies de amplia distribución, se realizó un consenso estricto (Morrone, 1994).
6. Identificar la o los grupos de cuadrículas que contienen áreas de endemismo, a partir de la topología del cladograma, basándonos en aquellos clados definidos por dos o más sinapomorfías, en nuestro caso especies, las que se sobrepone en las cuadrículas.
7. Delimitar en el mapa, mediante un trazo que une los puntos de distribución de las especies endémicas de cada grupo, el límite real de las áreas de endemismo.
8. Con los registros de distribución de las especies presentes en las áreas de endemismo que se definiesen, y de otras áreas que se considerasen de interés, se confecciona una matriz de datos, de la cual se excluyen aquellos taxones que se ubiquen fuera de las áreas en cuestión.
9. Aplicación del Análisis de Parsimonia de Endemismo. Como los datos empleados son todos de doble estado, para buscar los árboles más parsimoniosos se empleó el método de búsqueda exhaustiva, también conocido como enumeración implícita (Farris, 1989; Goloboff, 1998), mediante el algoritmo de simplicidad de Wagner (Kluge y Farris, 1969; Farris, 1970; Wiley, 1981; Crisci y López Armengol, 1983),

que va conectando los taxones de uno en uno, minimizando en cada caso el número de pasos.

10. Trazado y superposición de los trazos individuales para las especies analizadas, buscando obtener trazos generalizados para cada género, orientados a partir de las áreas de endemismo. Se debe cuidar, en aquellos taxones ampliamente distribuidos, que la orientación sea a partir del área de mayor diversidad.
11. Contrastar los resultados con la información disponible sobre la paleogeografía del área.

### 3.6.2. Panbiogeografía

Este método, inspirado en los postulados de Croizat (1958), se basa en tres conceptos básicos: trazo individual, trazo generalizado y nodo (Morrone y Crisci, 1995; Craw *et al.*, 1999; Morrone, 2001a). El trazo individual consiste en una línea que conecta en un mapa las localidades de registro de un taxón o de un grupo de taxones relacionados, de tal forma que la longitud de la línea sea mínima, para obtener un árbol de tendido mínimo, el cual representa las coordenadas espaciales del taxón. El trazo generalizado se delinea cuando coinciden dos o más trazos individuales de diferentes taxones, representa un componente biótico ancestral fragmentado por eventos físicos o geológicos. El nodo es un área donde se interceptan dos o más trazos generalizados, representando una zona compuesta donde fragmentos bióticos y geológicos ancestrales estuvieron en contacto, por lo que posee alta riqueza de especies en cuanto a orígenes históricos. Para obtener los trazos individuales de las especies Neotropicales de la familia, se construyó para cada especie un mapa con las localidades de registro (115 especies), representadas mediante puntos. A partir de cada mapa de distribución puntual, se dibujó el trazo individual de cada especie, aplicando el método de distancia mínima para construir árboles de tendido mínimo.

Pese a las diferencias que existen entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística, se ha propuesto que es posible integrarlas como etapas diferentes de un mismo análisis, para responder a distintas preguntas (Morrone y Crisci, 1990, 1995).

### 3.6.3. Análisis de complementariedad

El análisis de complementariedad puede ser utilizado para clasificar los nodos en orden prioritario, considerando la mayor diversidad biológica posible y asignando mayor importancia a los que posean mayor riqueza de especies (Vane-Wright *et al.*, 1991; Faith y Walker, 1996; Scott, 1997). Este análisis permite identificar la diversidad biológica máxima en un número mínimo de áreas, lo que es un requisito fundamental para la conservación (Vane-Wright *et al.*, 1991; Scott, 1997). De acuerdo con Humphries *et al.* (1991), el principio de complementariedad consiste en la elección de dos áreas (en este caso nodos) que juntas posean la mayor diversidad biológica posible. El primer nodo debe tener la mayor riqueza de especies y el segundo debe poseer el mayor número de especies adicionales, es decir aquellas que no estén representadas en el primer nodo elegido; el valor complementario de un par de nodos está dado por las especies no compartidas entre ambos (Faith, 1994; Faith y Walker, 1996). Para establecer prioridades entre los nodos con base en la biodiversidad máxima, se empleó el complemento residual, que es el valor de la diferencia entre el número total de especies analizadas y el número de especies presentes en un nodo (Faith, 1994).

Para establecer el número mínimo de nodos requeridos que permita representar el porcentaje total de las especies empleadas en el análisis, se utilizó la porción complementaria acumulada, que se determina a partir de la suma del porcentaje de especies adicionales de cada nodo elegido. Se escogió el nodo cuyo valor de complemento residual fue menor entre todos, luego se eligió el siguiente de acuerdo con el número máximo de especies adicionales, es decir aquel nodo que contara con el número mayor de especies no compartidas; con el mismo criterio se continuó la selección de nodos adicionales hasta tener representados en las áreas elegidas el 100% de los taxones utilizados (Vane-Wright *et al.*, 1991). Para el caso de valores porcentuales iguales de áreas diferentes se consideró la ubicación geográfica, eligiendo aquel nodo que estuviera en alguna provincia biogeográfica adicional, con el objeto de tener representado el mayor número de historias biogeográficas diversas.

Para calcular el valor de la diferencia respecto a la composición mantenida entre un par de nodos, se empleó el Índice de Complementariedad (IC) de Colwell y Coddington (1994), mediante el algoritmo:

$$IC = (A+B-2j) / (A+B-j)$$

donde A: número de especies en el área 1, B: número de especies en el área 2, j: número de especies compartidas entre ambas áreas.

El valor de complementariedad varía de 0 a 1. Cero indica coincidencia total respecto a la composición de especies del par de nodos y uno que la complementariedad es total, es decir ninguna especie es compartida entre ambos nodos. El IC x 100 es el porcentaje de especies complementarias para cada par de nodos.

A partir de la congruencia entre las áreas de endemismo, nodos panbiogeográficos y refugios pleistocénicos, basados en un análisis de la distribución geográfica de las especies Neotropicales de la familia Dilleniaceae, se reconocieron los 'hotspots' para la misma.

## 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 4.1. Consideraciones taxonómicas de los géneros *Tetracera*, *Davilla* y *Doliocarpus* de la familia Dilleniaceae en Cuba.

En Cuba la familia está representada por cinco géneros. En *Tetracera*, *Davilla* y *Doliocarpus*, se han planteado diferentes criterios en cuanto a la clasificación de las especies (León y Alain, 1953), de ahí el estudio más detallado de estos géneros, ya que *Curatella* es monotípico y *Dillenia* es cultivado.

#### 4.1.1. Género *Tetracera* L.

Constituye el único género pantropical de la familia Dilleniaceae. Aunque para Cuba se reporta la existencia de dos especies: *Tetracera volubilis* L. y *T. ovalifolia* DC (León y Alain, 1953; Alain, 1974), todos los ejemplares contenidos en los herbarios revisados aparecen identificados bajo el epíteto de la primera.

En el suplemento para la Flora de Cuba, Alain (1974), siguió la opinión de Marshall (1949) de añadir *T. ovalifolia* ubicada en la provincia de Pinar del Río y hace una descripción que no se ajusta con la original del taxón. No tenemos conocimiento de los materiales utilizados por Marshall para su determinación.

Marshall (1949) señaló que las características de *T. ovalifolia*, descrita por De Candolle (1820), están representadas en las poblaciones de América Central. Sin embargo, actualmente esta especie es considerada sinónimo de *T. costata* Mart. ex Eichl. subsp. *rotundifolia* (J. E. Sm.) Kubitzki, confinada a las Guyanas, Brasil, Venezuela, Colombia y Cayena.

Al parecer el material observado por Marshall (1949) corresponde en realidad a *T. hydrophila* Tr. y Pl. ya que la descripción que él hace de la especie, coincide con la original de este taxón, que si está representado en Centroamérica, desde Belice hasta Ecuador, y que Croat (1978) le rectificó a Hunter (1965) cuando éste la menciona en la Flora de Panamá como *T. ovalifolia*, basado en una descripción de esta especie idéntica

a la de Marshall. No obstante, ningún espécimen estudiado por nosotros coincide morfológicamente con *T. hydrophila*.

Por otra parte, una recolección de Sierra Fania en Pinar del Río (Expedición Humbolt #482, HAC) fue determinada por Aymard en una visita realizada al herbario HAC en 1990, como *Tetracera volubilis* subsp. *mollis* (Standl.) Kubitzki. Al estudiar este ejemplar, pudimos determinar que el mismo no se corresponde con los caracteres diagnósticos referidos para esta subespecie, que además está limitada al sureste de México (Chiapas) y regiones limítrofes (Guatemala, Belice) (Kubitzki, 1970) y que si concuerdan con la especie *Tetracera volubilis*.

Al revisar los ejemplares del género presentes en Cuba, observamos que pertenecen a *Tetracera volubilis*, ya que coinciden con la descripción original de la especie y con la de otros autores (Standley y Williams, 1961; Kubitzki, 1970; Adams, 1972; Croat, 1978).

#### 4.1.2. Género *Davilla* Vand.

Constituye uno de los géneros estrictamente americano de la familia, hasta el momento se citaba para Cuba, la existencia de la especie *Davilla rugosa* Poir (León y Alain, 1953), pero a partir de los criterios de Kubitzki (1971) y Croat (1978), se determinó que los especímenes cubanos estudiados coinciden morfológicamente con la especie *D. nitida*, aunque se observan valores mayores en la longitud de la hoja que los mencionados para la especie, además se revisaron los materiales tipos y descripciones originales de ambas especies que corroboraron nuestros criterios.

La descripción de *D. nitida* se ajusta también a las características de un material colectado en Belice (HAC 33247), identificado por J. S. Flores como *D. kunthii* St.-Hil, también Adams (1972) menciona la existencia en Jamaica de *D. rugosa*, especie que se estableció antes que *D. nitida*, ya que se distribuye por las regiones geológicamente más antiguas de Sur América y sólo llega hasta el oeste de Venezuela. Si a esto añadimos que Croat (1978) destaca como un error de Standley (1927) el planteamiento de la presencia de *D. rugosa* y *D. kunthii* en Barro Colorado (Panamá), existe entonces la probabilidad de que muchos de los materiales citados bajo estos epítetos en América

Central sean en realidad *D. nitida*.

#### 4.1.3. Género *Doliocarpus* Roland

Las características vegetativas de este género eminentemente Neotropical (Gentry, 1993), lo convierten en el menos típico de las dilleniáceas.

En Cuba, León y Alain (1953) señalaban la existencia de dos especies, *D. multiflorus* Standl. y *D. dentatus* (Aubl.) Standl.; más tarde *D. multiflorus* es incluido en la sinonimia de *D. guianensis* por Hunter (1965), a quien sigue Alain (1974) con la misma opinión.

Asumiendo los criterios de Kubitzki in Croat (1978), *D. guianensis*, de ovarios glabros, está restringida a la Guyana y Venezuela, mientras que *D. multiflorus*, con ovarios pubescentes (Kubitzki, 1971), ha llegado más al norte.

Por tanto, las colecciones señaladas por Alain (1974) en Cuba, como *D. guianensis* han de corresponder con *D. multiflorus*. Otro tanto puede que ocurra con otras identificaciones de materiales centroamericanos y antillanos, como es el caso de las que Hunter (1965) cita de Panamá.

Tal error se repite al identificar como *D. major* (especie que todavía no se ha encontrado en las Antillas) algunos ejemplares de *D. multiflorus*. Si aceptamos que la primera especie difiere del resto de sus congéneres por la presencia de hojas punteadas por el envés (Croat, 1978). Kubitzki (1971) coloca estas dos especies en secciones diferentes, *Calinea* y *Doliocarpus* respectivamente.

Los representantes de *D. dentatus*, resultaron ser los más variables para Cuba en cuanto a su morfología foliar. Las plantas cubanas, como todas las de México y América Central y todos los sinónimos citados para la especie, pertenecen a *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus*, de amplia difusión en toda el área de la especie, que en América del Sur se presenta sumamente variable. Kubitzki (1971) y Aymard (1991,

1995) reconocen 8 subespecies suramericanas adicionales, de áreas más restringidas pero todas simpátricas con la subespecie típica, la mayoría de las cuales habían sido descritas anteriormente como especies distintas.

Los caracteres más importantes por su valor diagnóstico para las especies cubanas, están relacionados con el tipo de inflorescencia, como ocurre para la familia en general (Dickinson, 1967), en la que es prácticamente imposible reconocer las especies por otras particularidades, y donde el tratamiento taxonómico ha sido basado mayormente en un número limitado de características.

El estudio del material de herbario nos conduce a reconocer la existencia de estas dos especies en Cuba; *D. multiflorus* de inflorescencias en fascículo de racimos con flores pediceladas y *D. dentatus* subsp. *dentatus* de inflorescencias en fascículo simples.

En la península de Guanahacabibes, Cuba occidental, aparecen plantas que a diferencia de las dos anteriores, se distingue por sus flores sésiles o cortamente pediceladas, reunidas en glomérulos sobre los nudos de las ramas. Buscando congéneres de flores sésiles o casi, nos encontramos que:

- Kubitzki (1971) señala a *D. prancei* Kubitzki con inflorescencias no racemosas (unifloras).
- *D. sessiliflorus* Mart. tiene hojas menores, cortamente acuminadas y margen menos aserrado que las plantas cubanas. Se estudió en tipo del herbario de (MO) y herbario del Staatsammlung Munich (M).
- *D. brevipedicellatus* Garcke posee hojas agudas, de margen aserrado en toda su longitud y pedicelos de 1-2 mm. Se estudió en tipo del herbario de Gottingen, Alemania (GOET).

Tal búsqueda nos confirmó en la idea de que el material cubano constituye una nueva especie del género, nueva para la ciencia, *D. herrerae* J. Pérez (Pérez, 1994),

pertenciente a la misma sección que los demás *Dolioscarpus* cubanos (sect. *Calinea* Eichler in Mart.).

## 4.2. Estudios de taxonomía numérica.

### 4.2.1. Género *Davilla*

Tratando de explicar la variabilidad presente a nivel de morfología foliar entre las muestras cubanas del género *Davilla* (Fig. 3), se realizó un primer Análisis de Componentes Principales con los 18 caracteres, que mostró un 51.3 % de la varianza total y permitió definir las variables activas para otro ACP, donde los tres primeros ejes explican respectivamente un 34.7, 20.3 y 16.9 % de la varianza presente en el tratamiento para un 71.9 % total (Tabla 12).

Tabla 12. Valores de los vectores propios en los ACP realizados sin definir variables suplementarias (ACP 1) y tomando en cuenta las variables activas (ACP 2) de las muestras de *Davilla*.

Variable	ACP 1			ACP 2		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 1	Eje 2	Eje 3
A	0,4553	-0,0608	-0,0530	0,4771	0,0422	-0,0793
B	0,3253	-0,3275	-0,1035	0,3378	0,3216	-0,2126
A/B	0,2360	0,3734	0,0861	0,2468	-0,3852	0,1913
C	0,4420	-0,0910	-0,1357	0,4610	0,0607	-0,1505
A/C	-0,0160	0,2051	0,3420	-0,0089	-0,1542	0,3143
D	0,2866	-0,3869	0,2851	0,3144	0,4321	0,1984
A/D	0,2384	0,3993	-0,3064	0,2367	-0,4603	-0,2431
E	0,2465	-0,0415	-0,2941	0,2683	0,0027	-0,3940
D/E	0,1364	-0,3261	0,4679	0,1489	0,3923	0,4520
F	-0,2192	0,1118	0,1409			
G	-0,0739	-0,0211	-0,1203	-0,3025	0,3551	-0,1741
H	-0,2872	-0,3643	-0,1131			
I	-0,1873	-0,1264	0,0898	-0,1395	0,1551	-0,3618
J	-0,1309	-0,2004	-0,3290	-0,1571	0,1278	-0,4138
K	-0,1481	-0,1743	-0,3509			
L	-0,0582	-0,1338	-0,0302			
M	-0,0506	-0,1709	-0,1824			
N	-0,0328	-0,0526	-0,2056			



Fig. 3. Variabilidad en la morfología foliar de la especie *Davilla nitida*.

Se observó que los caracteres cuantitativos son los que más aportan en los tres primeros componentes, por lo que tienen un considerable valor desde el punto de vista taxonómico. Entre los caracteres de mayor peso en la formación de dichos ejes aparecieron la longitud del limbo, relación longitud del limbo y longitud del pecíolo y relación longitud y diámetro del pecíolo respectivamente.

La variabilidad existente no excluye la formación en el ACP de una gran agrupación central de individuos, de la que se separan muestras solitarias o pequeños grupos (Fig. 4).

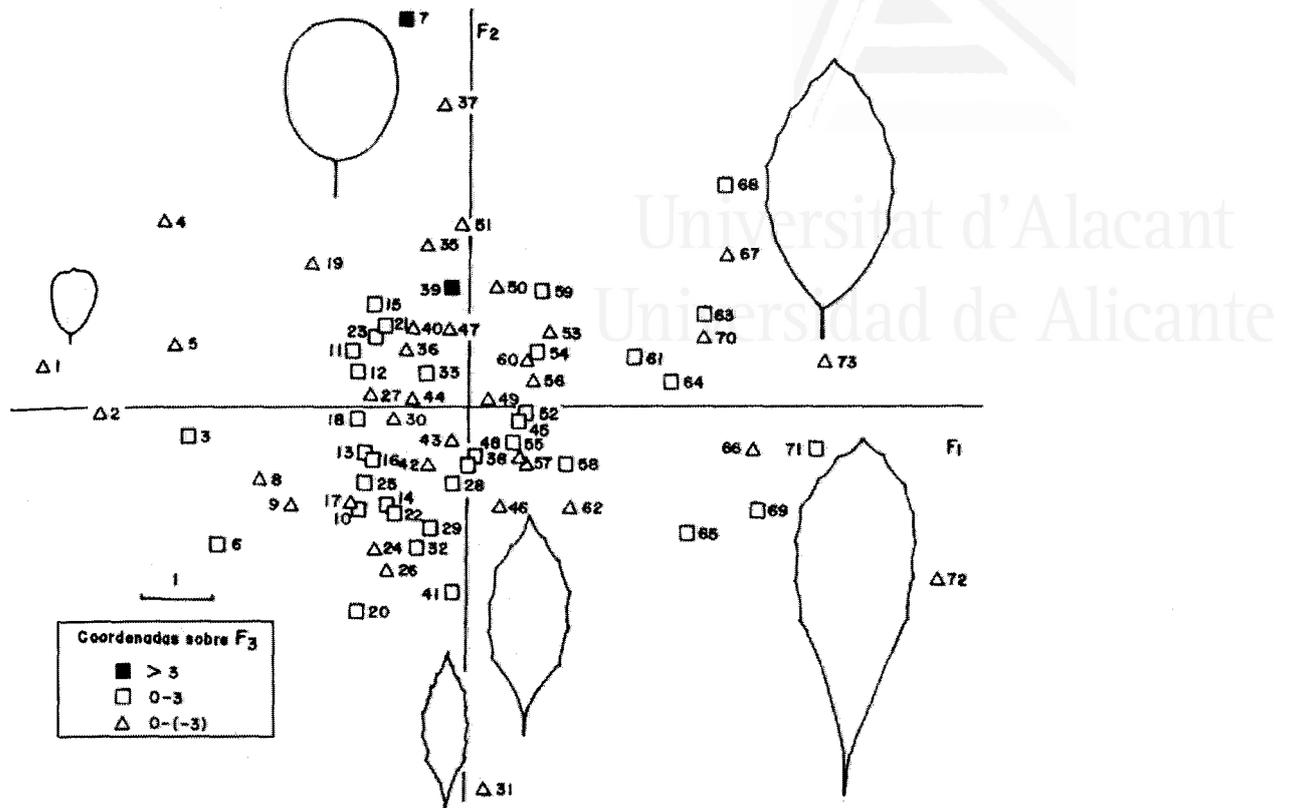


Fig. 4. Gráfico del Análisis de Componentes Principales para las muestras de *Davilla nitida*.

Ejemplo de estas muestras solitarias lo constituyen un ejemplar colectado en Anafe (31), de hojas relativamente estrechas, pecíolo extremadamente grande y ápice muy agudo, y otro procedente de Pinar del Río (7), que, a diferencia de la anterior, tiene una lámina foliar más ancha y ápice redondeado.

Por otra parte, aparece una agrupación, ubicada a la derecha del gráfico, que se distingue por el gran tamaño de sus hojas que forma parte de su variabilidad, las que sobrepasan los 13 cm que se dan como promedio para los ejemplares cubanos (León y Alain, 1953), y ápice generalmente agudo. Dentro de estas se destaca la muestra de Rangel (72) por sus valores extremos en los parámetros mencionados, así como por su base aguda y margen dentado.

Los miembros de la agrupación anterior se ubican mayormente sobre calizas de la región occidental. Sin embargo, otras muestras que también ocupan suelos calizos (5 y

6) se caracterizan por tener las hojas más pequeñas con ápices obtusos, casi redondeados en algunos casos, y a su vez aparecen mezcladas con ejemplares colectados en serpentinitas (3) y pizarras (2).

Tenemos una muestra de la Sierra Maestra (51), sector Cuba Oriental (Samek, 1973), con la que aumenta el área de distribución de la especie para el país; reportada sólo para el occidente y centro del archipiélago, que a pesar de su localización geográfica se ubica en el gráfico hacia los bordes de la agrupación central.

Aunque se evidencia una gran variabilidad del grupo en base a los caracteres utilizados, podemos afirmar como válida la especie *D. nitida*.

### Utilización de métodos de reconocimiento de patrones en su enfoque lógico-combinatorio.

Con la aplicación del algoritmo de Teoría de Test (De la Cruz, 1984) para la selección de variables pesadas con todos los caracteres (18) (Tabla 13), se obtuvo un conjunto de variables: longitud del limbo (A), pelosidad en el nervio central (J) y en el pecíolo (K), prominencia de los nervios en el haz (L) y en el envés (M), margen de la hoja (N), que inciden en el problema de manera determinante y facilitan la clasificación (Tabla 14). Estas variables coinciden con algunos de los caracteres que más aportaron en la formación de los tres primeros ejes del ACP (Fig. 4).

Tabla 13. Definición de las variables. No.- número, para la obtención del dendrograma por el Sistema integrado de reconocimiento de patrones (SIRP).

No.	Nombre	Tipo	Rango	Criterio de comparación
1	longitud del limbo (A)	cuantitativa	3.62- 15	intervalos
2	anchura (B) del limbo	cuantitativa	2.56- 8.5	intervalos
3	relación entre largo y anchura del limbo (A/B)	cuantitativa	1.05- 3.04	intervalos
4	largo del pecíolo (D)	cuantitativa	0.5- 1.8	intervalos
5	diámetro del pecíolo (E)	cuantitativa	0.1- 0.21	error admisible
6	número de nervios secundarios en un cent.(F)	k- valente	1-3	igualdad
7	ángulo de inserción de los nervios secundarios con relación al nervio principal (G)	cuantitativa	22.2- 44.7	error admisible
8	ángulo del ápice (H)	cuantitativa	36.5- 167.2	error admisible
9	ángulo de la base (I)	cuantitativa	44- 156	error admisible
10	pelosidad en el nervio central (J)	k- valente	1- 6	igualdad
11	pelosidad en el pecíolo (K)	k- valente	1- 4	igualdad
12	prominencia de los nervios en el haz (L)	k- valente	1- 3	igualdad

13	prominencia de los nervios en el envés (M)	booleana	0- 1	igualdad
14	margen de la hoja (N).	k- valente	1-4	igualdad
15	distancia desde la base al punto de anchura máxima del limbo (C)	cuantitativa	2.14- 9.20	intervalos
16	relación entre A y C (A/C)	cuantitativa	1.67- 1.99	error admisible
17	relación entre A y D (A/D)	cuantitativa	3.50- 17	intervalos
18	relación entre D y E (D/E)	cuantitativa	2.94- 15	intervalos

Tabla 14. Selección de variables. No.- No. de variables: 18, No. de individuos: 76, No. de grupos: 1, Modo de cálculo: informacional. Tipo de comparación: estricta. Cantidad de Test Típicos: 233

No.	Identificación	Pesos	No. test
1	<b>A long. limbo</b>	1.00	233
2	B ancho limbo	0.21	50
3	A/B relación entre A y B	0.45	106
4	D long. del peciolo	0.51	120
5	E diámetro del peciolo	0.29	69
6	F número de nervios secundarios en un centímetro	0.56	132
7	G ángulo de inserción de nervios secundarios con relación al principal	0.59	138
8	H ángulo del ápice	0.51	121
9	I ángulo de la base	0.56	131
10	C distancia desde la base al punto de anchura máxima del limbo	0.50	117
11	A/C relación entre A y C	0.57	135
12	A/D relación entre A y D	0.42	99
13	D/E relación entre D y E	0.50	118
14	<b>J pelosidad en el nervio central</b>	0.73	172
15	<b>L prominencia de los nervios en el haz</b>	0.69	163
16	<b>M prominencia de los nervios en el envés</b>	1.00	233
17	<b>N margen de la hoja</b>	0.70	164
18	<b>K pelosidad en el peciolo</b>	0.83	195

Se conoció el grado de influencia de estas variables en la clasificación y se redujo notablemente el espacio de representación de los objetos de un total de 18 caracteres disminuyó a 6 caracteres de mayor peso, cuyos valores oscilan entre 0.69 y 1.00, ganando en eficiencia en los demás pasos de solución del problema.

La longitud del limbo es un carácter interesante a tener en cuenta, ya que al igual que en este análisis, en el ACP, este rasgo constituyó una de las variables de mayor peso.

Una de las características determinantes en la segregación de las especies *Davilla nitida* y *D. rugosa* es la pubescencia, constituyendo en nuestro análisis la pelosidad en el nervio central y en el peciolo, rasgos que el algoritmo les asignó un gran peso, no así en el ACP, en el que se excluyeron las muestras dudosas de *D. rugosa*.

A pesar del alto valor asignado por el algoritmo de selección de variables, la prominencia de los nervios en el haz y en el envés generalmente no se consideran rasgos determinantes en la sistemática del género, aunque según el método de reconocimiento de patrones, pueden ser considerados como criterios taxonómicos complementarios dentro de la variabilidad del grupo.

El margen de la hoja es otro de los rasgos variables dentro del grupo, ya que pueden distinguirse hojas de margen entero, entero algo dentado hacia el ápice, así como dentado.

#### **Cálculo del Peso y Coeficiente de Separación entre variables.**

Se observa que de un total de 18 variables, 14 son las más determinantes en la separación de objetos (Tabla 15), cuyos valores oscilan entre 0.61 y 1.00 para los pesos de separación y 0.41 y 0.77 para los coeficientes.

Tabla 15. Valores de los pesos de separación para cada carácter.

No.	Carácter / Índice	$P_s(x_i)$	$C_i$
1	A	0.352	0.442
2	B	0.142	0.282
3	A/B	0.614	0.601
4	D	0.245	0.542
5	E	0.823	0.417
6	F	0.058	0.216
7	G	0.695	0.352
8	H	0.944	0.478
9	I	0.999	0.506
10	C	0.449	0.574
11	A/C	0.994	0.504
12	A/D	0.063	0.532
13	D/E	0.101	0.560
14	J	0.104	0.773
15	L	0.769	0.625
16	M	1.000	0.507
17	N	0.045	0.556
18	K	0.497	0.688

Los caracteres A/B, D, E, G, H, I, C, A/C, A/D, D/E, J, L, M y K, presentan los pesos y coeficientes de separación más altos.

Aunque en este análisis el algoritmo utilizado (Componentes Conexas) no le asigna un gran peso a la longitud del limbo (A), variable importante en los análisis anteriores, sí reconoció como útiles las relaciones A/B y A/C, en las cuales la variable A, está implícita.

Entre los caracteres más significativos se encuentran el ángulo del ápice (H) y el ángulo de la base (I) que constituyeron rasgos de mayor peso en el ACP. Estas variables demuestran la variabilidad morfológica del grupo, ya que podemos encontrar hojas de ápices agudos hasta redondeados, así como hojas de base muy decurrente hasta obtusas.

La prominencia de los nervios en el haz y envés reinciden nuevamente como rasgos interesantes a tener en cuenta como criterio taxonómico complementario.

Aunque morfológicamente, la pubescencia se considera un carácter importante en la segregación de especies del género *Davilla* y en nuestro análisis el algoritmo utilizado reafirma este criterio, en nuestro caso este índice no tiene valor taxonómico, pues en Cuba sólo existe una especie.

Otro rasgo importante según el algoritmo aplicado, es el diámetro del pecíolo, que coincide con los resultados del ACP.

Después de analizar el peso informacional de las variables, observamos que se obtuvo el mismo resultado que en los análisis anteriores, donde se utilizaron métodos diferentes.

Todos los caracteres mencionados son considerados por taxónomos como Croat (1978), Kubitzki (1971), Aymard (1997a), como caracteres morfológicos distintivos en la separación de especies dentro del género.

En los dendrogramas (Figs. 5 y 6) se observan que con los algoritmos utilizados de los métodos de Componentes Conexas y Centroides, al igual que en el ACP (Fig. 4), una

gran mezcla de individuos que coinciden morfológicamente con la descripción de Kubitzki (1971) y Croat (1978) para *D. nitida* (Vahl) Kub.: hojas subcoriáceas, que van desde elípticas a oblongas, redondeadas y lanceoladas, de ápice agudo a cortamente acuminado o redondeado con un corto apículo descendente, con envés glabro o laxamente pubescente, margen generalmente entero, plano a subrevoluto, a veces aserradito, pubescente, sépalos exteriores 3 suborbiculares y 2 internos elípticos. Carpelo 1, glabro. Fruto en cápsula. Semilla 1.

En base a los caracteres morfológicos foliares, podemos afirmar como válida la especie *Davilla nitida* con una gran variabilidad, que evidencia la plasticidad de la especie. Aunque Aymard determinó que las muestras 8, 37 y 50 (Tabla 6) eran más o menos *D. rugosa* por la pelosidad y a pesar de que este carácter constituyó una de las variables de mayor peso, en nuestro análisis, estas muestras dudosas se mezclaron con el resto de los individuos sin llegar a constituir un taxón infraespecífico.

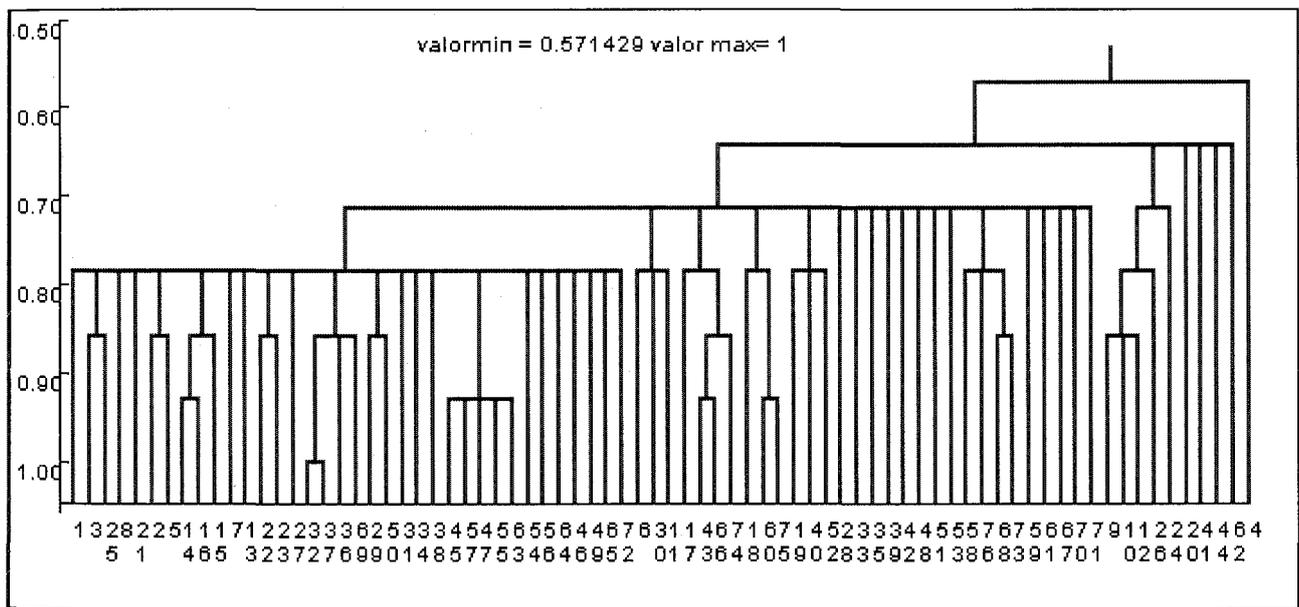


Fig. 5. Dendrograma obtenido por el método de Componentes Conexas para las muestras de *Davilla*.

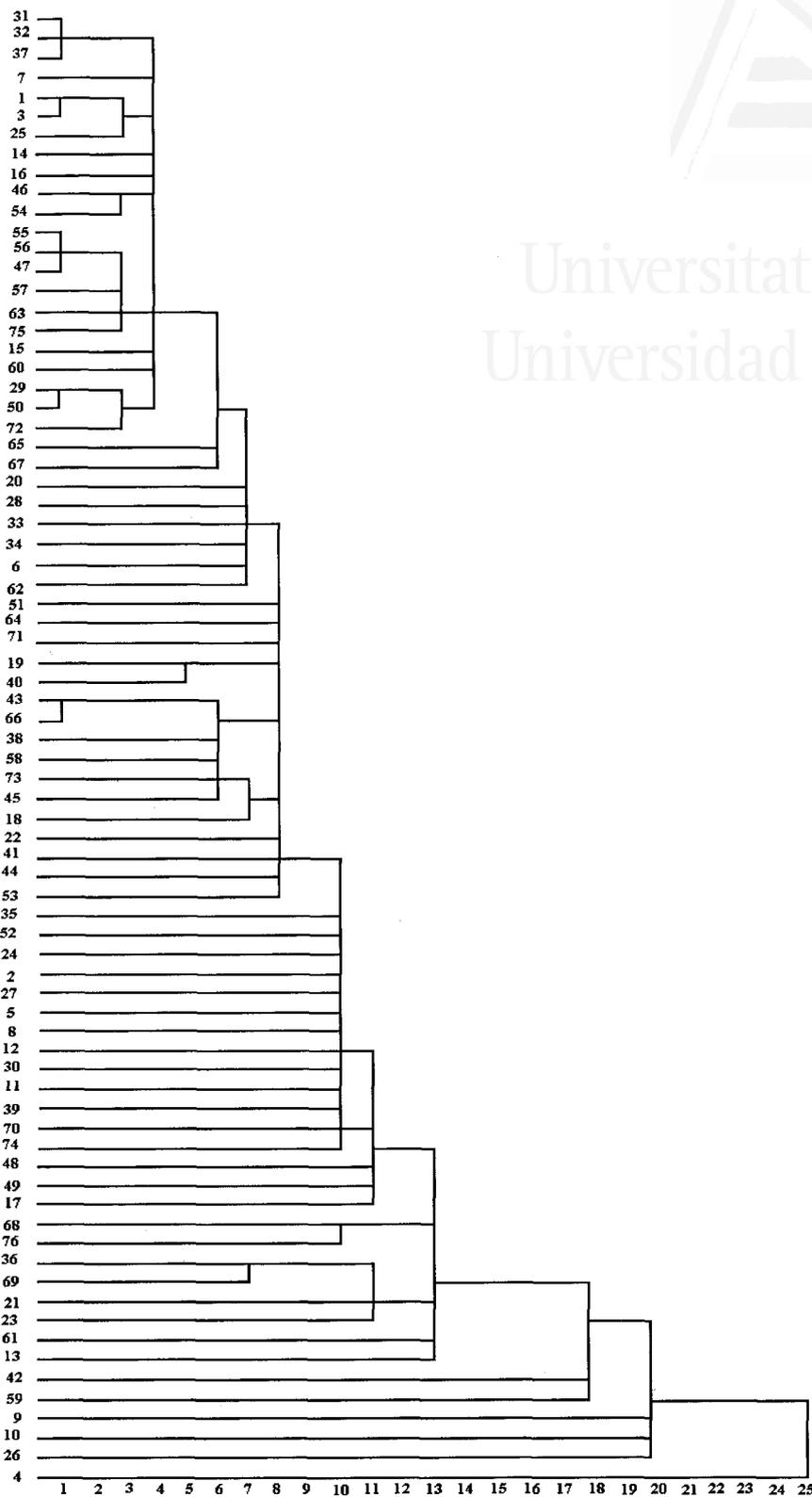


Fig. 6. Dendrograma obtenido aplicando el método de Centroides a las muestras cubanas del género *Davilla*.

La correlación efectuada con los parámetros ecológicos analizados (Tabla 16), muestra que estos no influyen en la variabilidad aparecida; propia de la especie, que conserva en su genoma la potencialidad para ello, sin llegar a constituir nuevos taxones infraespecíficos, al menos con los caracteres estudiados.

Tabla 16. Correlación de las variables en estudio contra la altura y precipitación de las zonas de colectas de la especie *Davilla nitida*.

Variable	Altura	Precipitación
A	- 0,02143	0,05709
B	- 0,0144	0,11131
A/B	-0,00235	-0,08066
C	0,03563	0,07709
A/C	-0,22996	-0,08457
D	-0,06601	0,17720
A/D	0,04122	-0,10950
E	-0,09390	0,02396
F	<b>-0,37700</b>	-0,19247
G	0,09301	<b>0,29281</b>
H	0,16594	-0,01386
I	<b>-0,34465</b>	<b>-0,27310</b>
J	0,20906	-0,06842
K	0,12968	-0,10453
L	0,01698	-0,17407
M	0,05522	-0,16236
N	-0,01956	0,02191
Valor crítico $\pm 0,25614$		

De lo anterior se concluye que no es el factor "distancia entre poblaciones", el responsable de la variabilidad encontrada. Igualmente, al ser la especie selectivamente higrófito y aparecer siempre en cañadas y lugares húmedos, tampoco ajusta su distribución a los suelos o a los tipos de bioclima en que aparece regularmente: termoxerochimérico medianamente seco con un período de 3 a 4 meses de sequía, termoxerochimérico subhúmedo con 1 a 2 meses de sequía y Ecuatorial húmedo sin períodos secos (Vilamajó, 1989).

Se confirma en alguna medida el criterio de Gentry (1982) de que familias originadas en la Amazonia difícilmente especian fuera del área de distribución; además de evidenciar la relativa juventud de *D. nitida*.

La especie proveniente de la Amazonia, pasó a través de Centroamérica a las islas caribeñas más occidentales, Cuba y Jamaica, después del Plioceno y con el istmo de Panamá ya formado, hace no más de tres millones de años, ruta ya señalada para la migración a larga distancia para otras especies (Little y Dorman (1954), Müller (1955) y Raven y Axelrod (1974).

No es entonces de extrañar que en Cuba se distribuya de manera bastante uniforme por la zona occidental, y sólo se encuentre raras veces en el centro y el oriente, quizás indicando su incipiente migración hacia el este.

#### 4.2.2. Género *Tetracera*

A partir de la matriz obtenida de 20 UTOs por 9 caracteres (Tabla 17) y con la aplicación de un análisis de agrupamiento de unión promedio no ponderado se obtuvo un dendrograma (Fig. 7) del que se separan dos grandes agrupaciones, contentiva la primera del grupo de ejemplares determinados bajo el epíteto de *Tetracera volubilis* y la segunda con las muestras no identificadas y con caracteres que difieren en los valores con respecto al primer grupo.

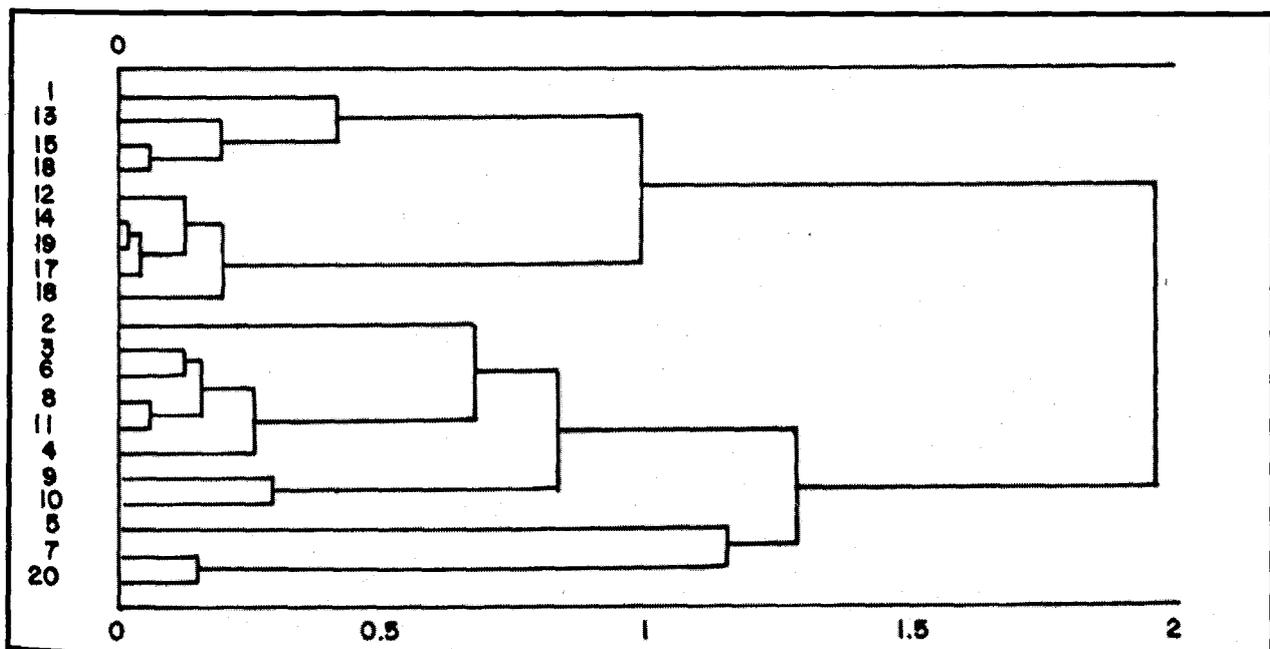


Fig. 7. Dendrograma resultante del análisis multivariado de las muestras cubanas del género *Tetracera*.

Tabla 17. Matriz de datos utilizada en los análisis de agrupamiento para el género *Tetracera*. Long.- longitud; Pubesc.- pubescencia del tejido y de los nervios del haz y envés.

No.	Ejemplar	Caracteres							
		Long. limbo	Ancho limbo	Largo peciolo	Ángulo base	Margen limbo	Tipo ápice	Venación	Pubesc.
1	HIPC S/N	14.3	4.9	2.3	49.6	1	1	1	4
2	HAJB 2970 L.F	11.2	3.6	2.2	41	2	3	1	2
3	HAJB 2420	20.4	5.4	2.0	47.8	2	3	1	2
4	HAJB 40223	19.2	4.6	1.2	35	2	3	1	2
5	HAJB S/N	16.4	7.2	1.5	82.3	4	2	2	1
6	HAJB 40251	19.2	6.0	1.6	55	2	3	1	2
7	HAJB 2420	29.5	9.9	2.5	50	2	3	1	2
8	HAJB S/N	18.4	6.5	1.7	47	2	3	1	2
9	HAC 33667	14.0	5.3	1.4	48.3	2	3	1	3
10	HAC 2245	12	4.4	0	40	3	3	1	2
11	HAC 1341	23.1	7.0	1.9	38.3	2	3	1	2
12	HAC 8205	10.0	6.4	1.7	92.5	1	1	1	4
13	HAC 1647	10.9	4.2	1.5	55	1	1	1	4
14	HAC 4372	8.9	4.8	1.2	72.5	1	1	1	4
15	HAC 482	11.8	5.2	1.6	59	1	1	1	4
16	HAC 4568	5.2	3.5	0.8	100	1	1	1	4
17	HAJB 32487	9.9	5.1	1.1	73.3	1	1	1	4
18	HAC 4694	12.4	5.9	1.4	60	1	1	1	4
19	HAC 673	9.6	5.1	1.3	74	1	1	1	4
20	HAC 754	27.1	7.8	2.7	65	2	3	1	2

Para evidenciar la variabilidad en la morfología foliar observada en algunos ejemplares de la especie (Fig. 8), se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con todos los caracteres, cuyos gráficos bidimensionales representan el 71,90 % en el primer caso (I x II) y el 68,46 % en el segundo caso (I x III) de la variación presente en el tratamiento, para un total de 89, 70 % (Tabla 18).

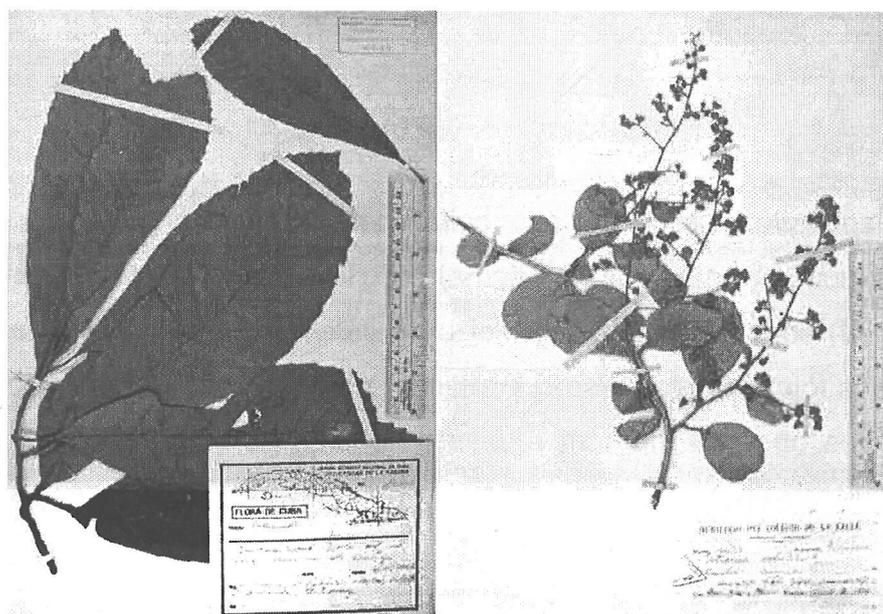


Fig. 8. Variabilidad morfológica de la especie *Tetracera volubilis* ssp. *volubilis*.

Tabla 18. Valores de los Vectores Propios en el Análisis de Componentes Principales de los ejemplares del género *Tetracera*.

	Eje1	Eje2	Eje3
A	<b>0.891</b>	0.310	-0.218
B	0.665	0.090	<b>-0.626</b>
C	0.490	0.478	<b>-0.564</b>
D	-0.536	-0.448	<b>-0.596</b>
E	0.755	-0.598	0.220
F	<b>0.870</b>	0.112	0.406
G	0.300	<b>-0.867</b>	-0.279
H	<b>-0.934</b>	0.210	-0.141

Entre los caracteres que más contribuyeron en la formación de dichos ejes, se encuentran:

Eje 1: la longitud del limbo, tipo de ápice y pubescencia en el tejido y nervios del haz y envés

eje 2: margen del limbo y tipo de venación

eje 3: anchura del limbo, longitud del pecíolo y ángulo de la base

En el gráfico del ACP (Fig. 9) aparecen dos grandes agrupaciones, de las que se separan muestras aisladas. La agrupación ubicada a la izquierda del gráfico se corresponde con los ejemplares identificados como *T. volubilis* subsp. *volubilis*, al igual que en el dendrograma (Fig. 7), confirmando la importancia de los caracteres utilizados, con hojas más pequeñas de hasta 13 cm. de longitud promedio, elíptico- obovadas, ápice de obtuso a redondeado a veces truncado, o con un corto apículo, margen subentero a menudo aserradito hacia el ápice o algo revoluto, con pubescencia en el tejido y nervios principal y secundarios del tipo 4 y en su mayoría colectados en la zona occidental de la isla.

El grupo de la derecha- superior del gráfico, con muestras localizadas generalmente en la zona oriental se distingue por el gran tamaño de sus hojas, las cuales sobrepasan los 18 cm. que se dan como promedio para los ejemplares cubanos (León y Alaín, 1953; Alaín, 1974), como es el caso de la muestra 7 procedente de Cajobabo que llega casi a los 30 cm., además esta agrupación presenta margen aserrado con dientes que van aumentando en tamaño a medida que nos acercamos al ápice agudo, la pubescencia es del tipo 2.

Dentro del grupo de la izquierda, el ejemplar más alejado hacia el este (1) presenta mayores valores en los parámetros; mientras que en el grupo de la derecha- inferior, los dos ejemplares procedentes del occidente del país (2 y 4) tienen los limbos más pequeños, oblanceolados y con ápices más agudos.

Se distingue un ejemplar (10) de Laguna Grande de Vertientes, con hojas de ápice agudo, pero sentadas, margen doblemente aserrado de la serie compuesta (Hickey y Wolfe, 1975), con dientes más pequeños que los de la segunda agrupación, cada vena terminada en un diente, situación esta que no se presenta en el resto de las muestras, la pubescencia es del tipo 3.

Otro ejemplar (5) colectado en los Pinares de Cajálbana se encuentra bastante alejado del resto en nuestro análisis, caracterizándose por tener limbo redondeado, abruptamente corto apiculado, margen aserradito con cada denticulo rematado por una pequeña seta, la pubescencia es del tipo 1. Esta muestra, a diferencia del resto que presenta venación *Craspedódroma* simple, tiene venación *Semicraspedódroma* (Hickey y Wolfe, 1975).

Esta muestra crece en suelos derivados de las serpentinas más antiguas de nuestro país, cretácico superior según Berazaín (1987), altamente tóxicos y con una sequía edáfica notable. Siendo las dilleniáceas selectivamente higrófitas, y como la sequía es un factor muy importante en la evolución de las especies, el ejemplar (5) pudiera ser un ecomorfo o posible ecotipo propio de las serpentinas (ofiolitas), capaz de adaptarse a las condiciones adversas en que evolucionó.

En contraposición, la muestra (20) también colectada sobre serpentinas en la llanura de Camagüey sobre asociación ofiolítica, pertenece al grupo de las hojas de mayor tamaño. Según Bisse (1975) y Borhidi y Pócs (1985) existen tres centros evolutivos de flora serpentínica en Cuba: Moa, Nipe y Cajálbana, por lo que consideran que los núcleos situados en la parte centro – oriental son más jóvenes y derivados

florísticamente de los anteriores. Si bien el núcleo serpentinitico camagüeyano es reciente (Portela *et al.*, 1989) y debió sufrir los eventos de extinciones masivas ocurridos en el Plio – Pleistoceno, pudiera considerarse como un centro evolutivo que ha podido enriquecer otras zonas serpentínícolas del centro de la Isla.

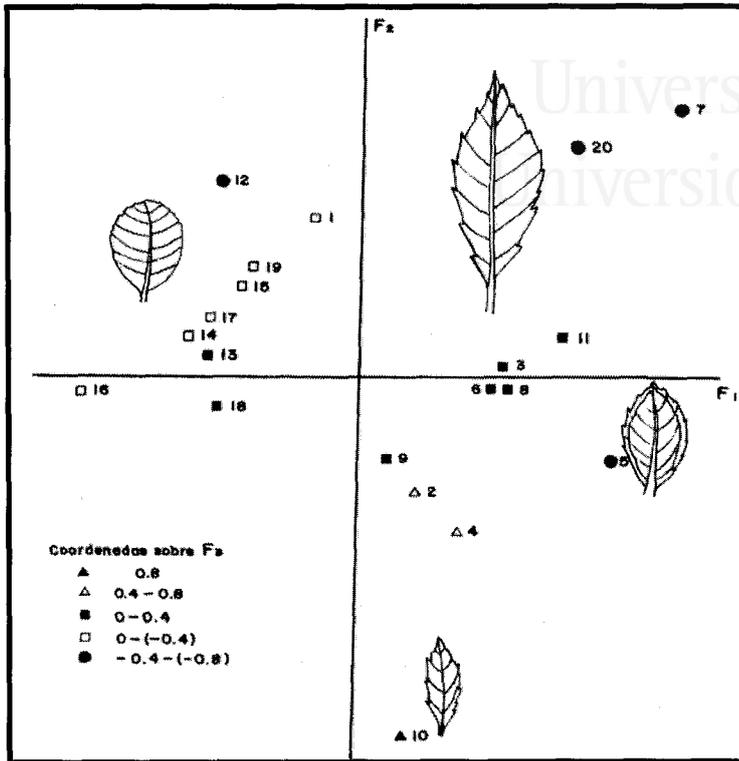


Fig. 9. Gráfico del Análisis de Componentes Principales para las muestras cubanas del género *Tetracera*.

### Determinación de los coeficientes de correlación entre los índices medidos y variables abióticas.

Los coeficientes de correlación (Tabla 19) y las curvas de regresión se construyeron a partir de las medias aritméticas muestrales de los índices: largo y ancho del limbo y largo del pecíolo y la longitud geográfica de las localidades en que se recogieron las muestras (Fig. 10). Los tres índices disminuyen significativamente sus dimensiones de E a W, lo que sugiere una variación clinal en las poblaciones cubanas de la especie.

La variación longitudinal de algunos órganos vegetales es mencionada para otros géneros cubanos (López, 1985; Cejas y Pérez, 1989), y se dice que probablemente hay en Cuba una tendencia general de este tipo en dirección E- W en especies arbóreas de

origen tropical, aunque en nuestro caso se trata de una trepadora, por lo que podría ser una regla para otras muchas especies.

Tabla 19. Y calculada para las variables morfológicas más significativas.

Ejemplar	Y calculado		
	Longitud limbo	Ancho limbo	Longitud pecíolo
HAJB 32487	11.85	5.08	1.41
HAC 40607	20.10	6.81	2.12
HAJB 2970 L.F	11.89	5.08	1.42
HAJB 2420	23.86	7.60	2.44
HAJB 40223	12.16	5.14	1.44
HAJB S/N	11.78	5.06	1.41
HAJB 40251	21.20	7.04	2.22
HAJB 2420	24.68	7.77	2.51
HAJB S/N	13.31	5.38	1.54
HAC 33667	15.29	5.80	1.71
HAC 28556	11.80	5.07	1.41
HAC 6050	19.83	6.75	2.10
HAC 8205	16.44	6.04	1.81
HAC 1647	12.16	5.14	1.44
HAC 4372	11.89	5.08	1.42
HAC 482	11.22	4.94	1.36
HAC 4568	11.89	5.08	1.42
HAC 4694	13.80	5.48	1.58
HAC 673	13.31	5.38	1.54
HAC 754	19.83	6.75	2.10

Al buscar una posible explicación a esta variación, se calculó la correlación entre el largo y ancho del limbo con las precipitación media (Fig. 11) y evaporación media anuales y las temperaturas medias (Fig. 12) y mínimas (Fig. 13) de las localidades de colectas de la especie (Tabla 20), que en nuestro análisis constituyeron las variables que más influyeron en la variación morfológica.

De acuerdo a los resultados, observamos que las temperaturas son las más correlacionadas positivamente con la longitud y ancho del limbo, seguidas en menor escala por las precipitaciones, en este último caso la correlación es negativa, lo cual significa una disminución de las dimensiones con el aumento en las precipitaciones. Esta especie vive fundamentalmente sobre latosotes derivados de rocas ultrabásicas que inducen un déficit de agua igual a 500 mm en relación con los suelos derivados de otras rocas (Borhidi, 1996).

Aunque hasta el momento Cuba ha sido tratada como un Archipiélago orientado linealmente de *E* a *W*, realmente tiene una diferencia de casi 3,5° de latitud entre los extremos *N* y *S* situados en el occidente y oriente respectivamente. Por tanto las correlaciones encontradas entre los índices morfométricos, la longitud geográfica y la temperatura podrían ser debidos a la influencia de un factor que hasta el momento no se tiene en cuenta, lo que obliga a estudiar este asunto con más profundidad por las implicaciones que de ello pueden derivarse para el conocimiento de las migraciones y evolución de las plantas en el archipiélago cubano.

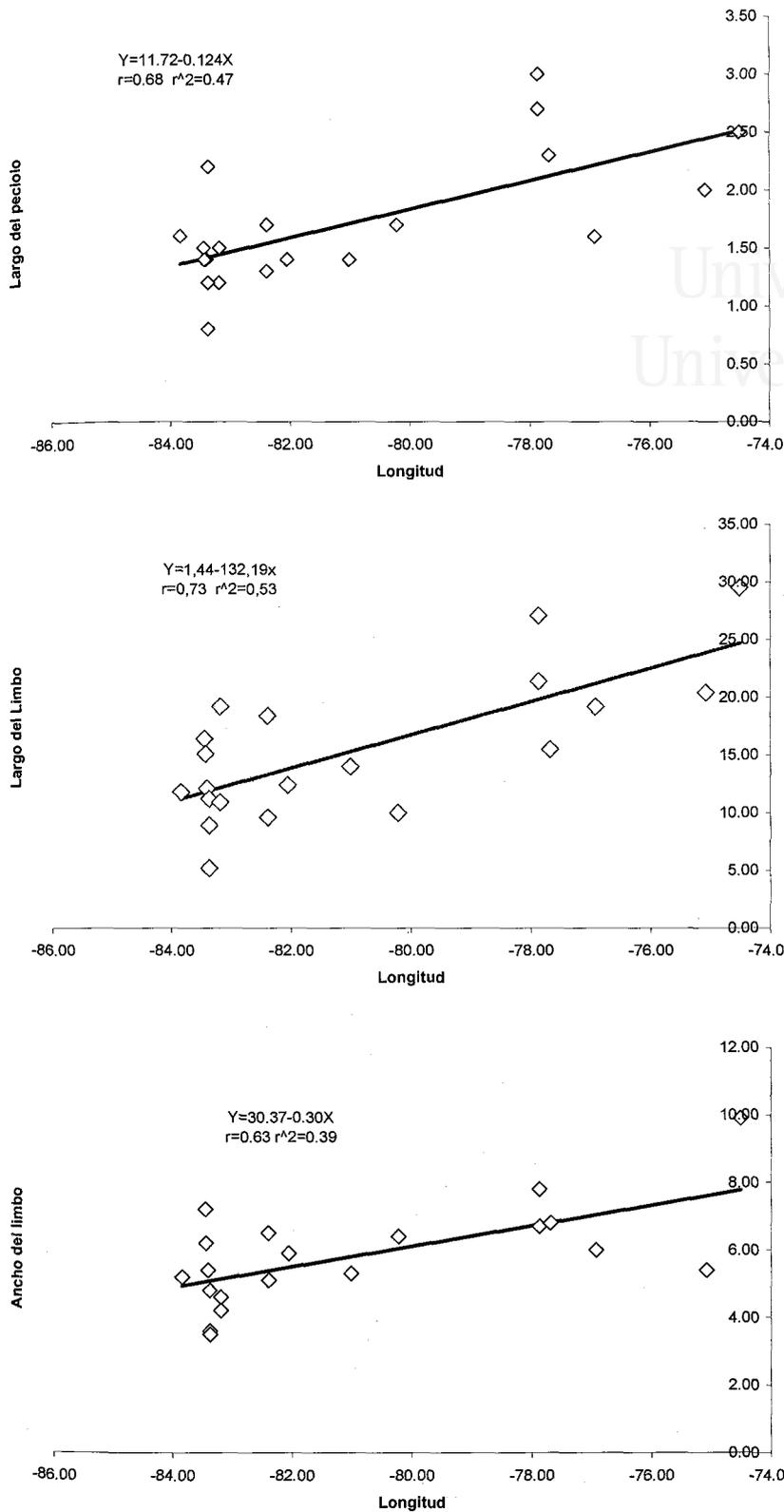


Fig.10. Regresión entre el largo y ancho del limbo, largo del peciolo y las longitudes geográficas en que se colectaron las muestras de *Tetracera volubilis*.  $y = a + bx$ ; a- 10. intersección; b- pendiente; r- coeficiente de correlación.

**Tabla 20. Matriz de datos utilizada en el análisis de correlación entre las variables morfológicas y algunas variables ambientales.**

Variabes morfológicas: Limbo- largo del limbo, Alimbo- ancho del limbo. Variables ambientales: Precip- precipitación, TMedia- temperatura media anual, TMin- temperatura mínima absoluta. ^ : Y calculada para las diferentes variables morfológicas.

Ejemplar	Precip		Precip		Precip		Precip		TMedia		TMedia		TMin		TMin	
	Limbo	Alimbo	Limbo	Alimbo	Limbo	Alimbo										
HAC 32487	1500	12.10	16.08	5.40	5.97	24	12.10	17.35	5.40	6.25	9	12.10	16.08	5.40	5.98	
HAC 40607	1500	15.50	16.08	6.80	5.97	24	15.50	17.35	6.80	6.25	11	15.50	20.50	6.80	7.03	
HAC 2970 L.F	2000	11.20	11.34	3.60	4.92	22	11.20	11.83	3.60	5.04	7	11.20	11.66	3.60	4.93	
HAC 2420	1300	20.40	17.97	5.40	6.39	24	20.40	17.35	5.40	6.25	9	20.40	16.08	5.40	5.98	
HAC 40223	1300	19.20	17.97	4.60	6.39	24	19.20	17.35	4.60	6.25	9	19.20	16.08	4.60	5.98	
HAC S/N	1700	16.40	14.18	7.20	5.55	24	16.40	17.35	7.20	6.25	9	16.40	16.08	7.20	5.98	
HAC 40251	1300	19.20	17.97	6.00	6.39	24	19.20	17.35	6.00	6.25	11	19.20	20.50	6.00	7.03	
HAC 2420	900	29.50	21.77	9.90	7.23	26	29.50	22.87	9.90	7.46	11	29.50	20.50	9.90	7.03	
HAC S/N	1500	18.40	16.08	6.50	5.97	24	18.40	17.35	6.50	6.25	9	18.40	16.08	6.50	5.98	
HAC 33667	2400	14.00	7.55	5.30	4.08	20	14.00	6.31	5.30	3.82	7	14.00	11.66	5.30	4.93	
HAC 28556	2000	15.10	11.34	6.20	4.92	22	15.10	11.83	6.20	5.04	7	15.10	11.66	6.20	4.93	
HAC 6050	1300	21.40	17.97	6.70	6.39	24	21.40	17.35	6.70	6.25	9	21.40	16.08	6.70	5.98	
HAC 8205	1300	10.00	17.97	6.40	6.39	22	10.00	11.83	6.40	5.04	7	10.00	11.66	6.40	4.93	
HAC 1647	1300	10.90	17.97	4.20	6.39	24	10.90	17.35	4.20	6.25	9	10.90	16.08	4.20	5.98	
HAC 4372	2000	8.90	11.34	4.80	4.92	22	8.90	11.83	4.80	5.04	7	8.90	11.66	4.80	4.93	
HAC 482	2000	11.80	11.34	5.20	4.92	22	11.80	11.83	5.20	5.04	7	11.80	11.66	5.20	4.93	
HAC 4568	2000	5.20	11.34	3.50	4.92	22	5.20	11.83	3.50	5.04	7	5.20	11.66	3.50	4.93	
HAC 4694	1300	12.40	17.97	5.90	6.39	24	12.40	17.35	5.90	6.25	11	12.40	20.50	5.90	7.03	
HAC 673	1500	9.60	16.08	5.10	5.97	24	9.60	17.35	5.10	6.25	9	9.60	16.08	5.10	5.98	
HAC 754	1300	27.10	17.97	7.80	6.39	24	27.10	17.35	7.80	6.25	9	27.10	16.08	7.80	5.98	

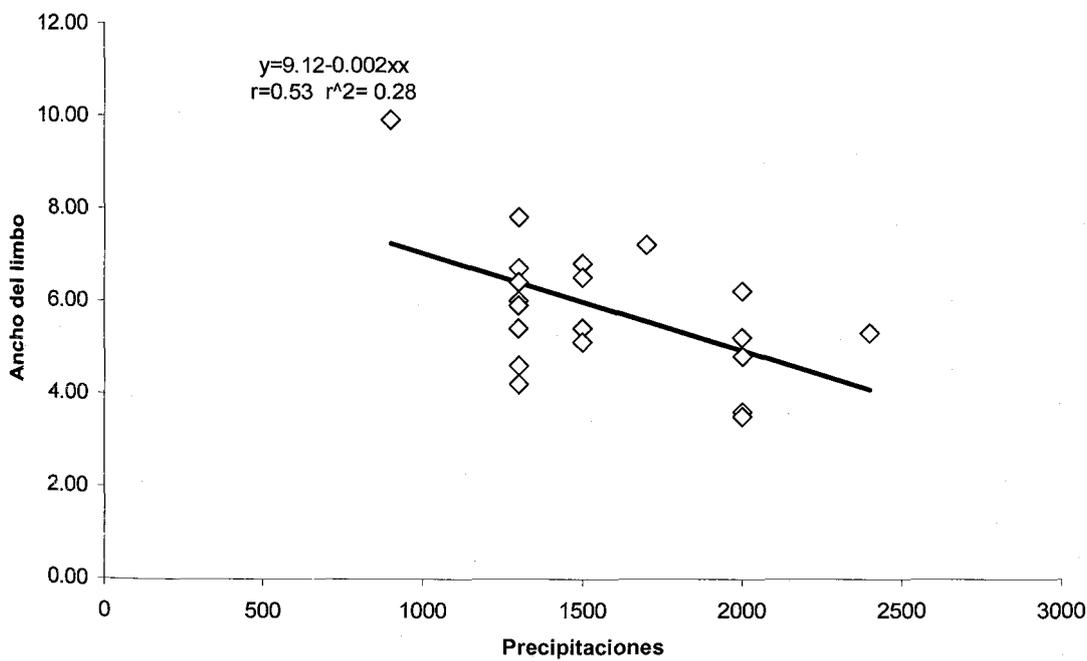
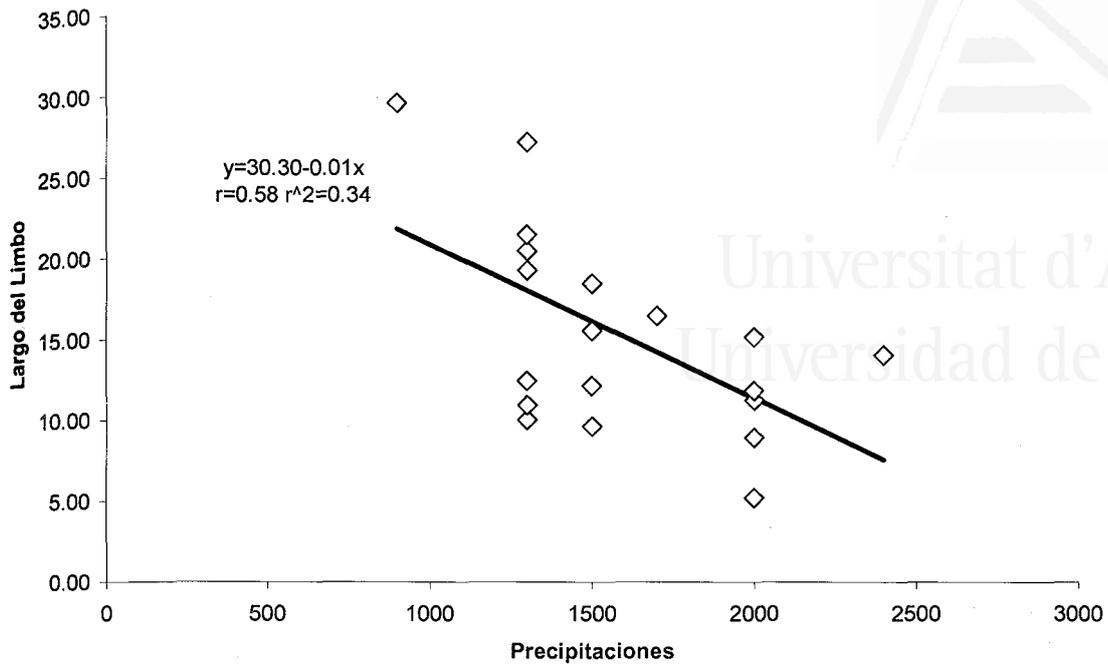


Fig. 11. Regresión efectuada entre el largo y ancho del limbo y la precipitación media anual en las localidades de colectas de los ejemplares de *Tetracera volubilis*.  $y=a+bx$ ; a- intersección; b- pendiente; r- coeficiente de correlación.

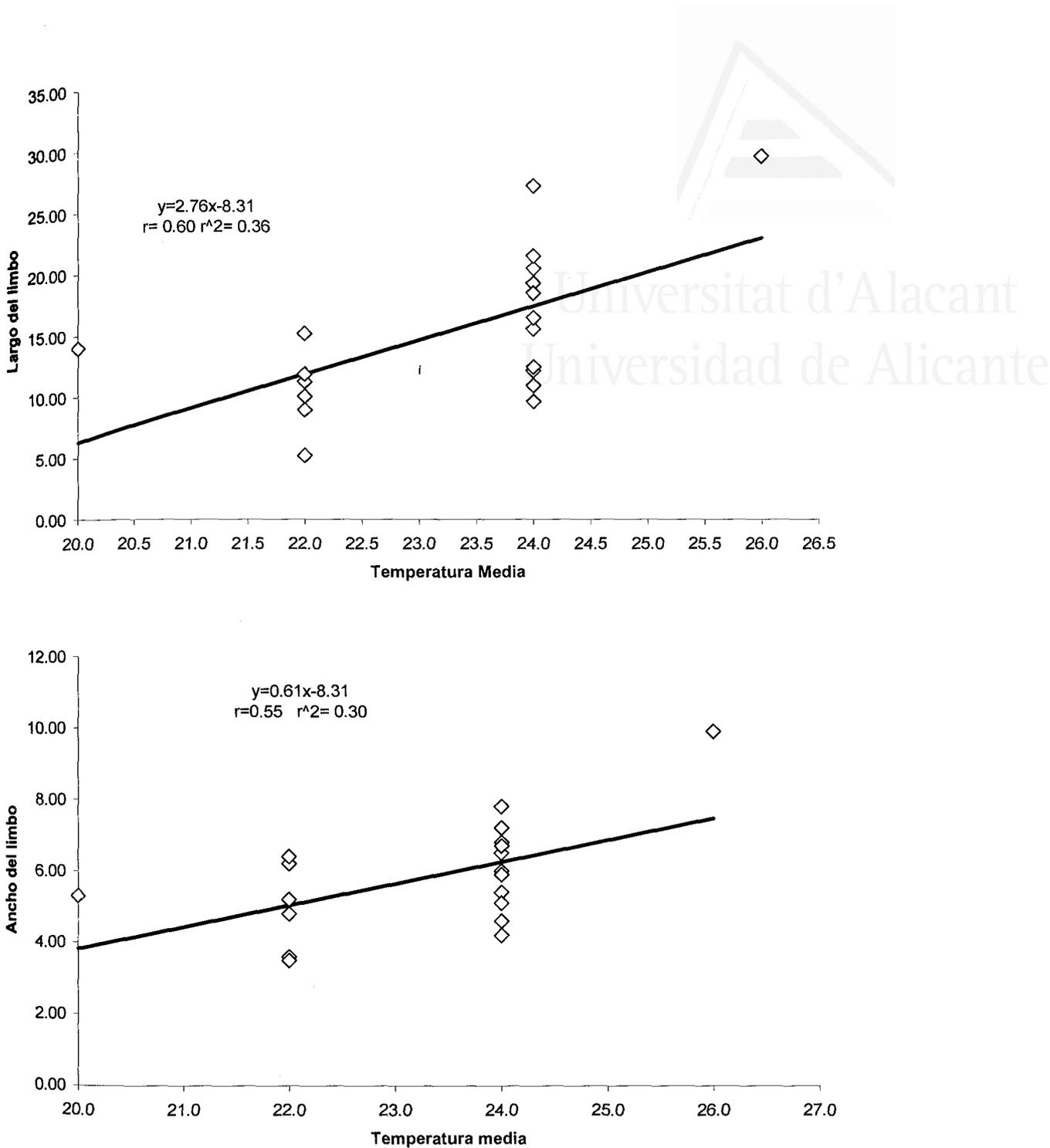


Fig. 12. Regresión efectuada entre el largo y ancho del limbo y la temperatura media anual en las localidades de colectas de los ejemplares de *Tetracera volubilis*.  $y= a+bx$ ; a- intersección; b- pendiente; r- coeficiente de correlación.

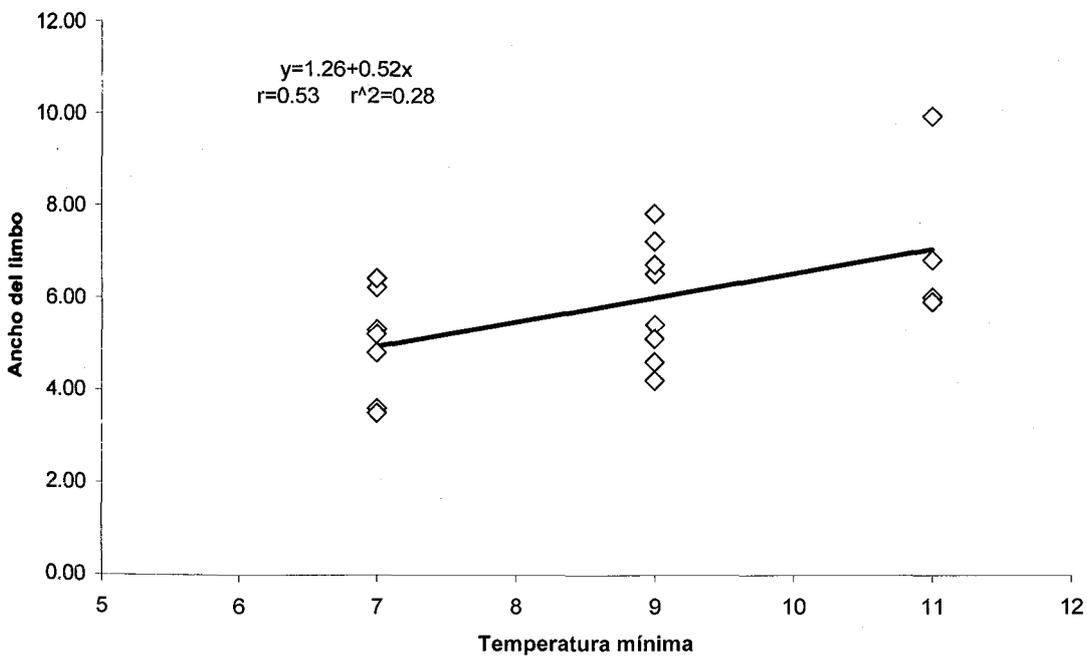
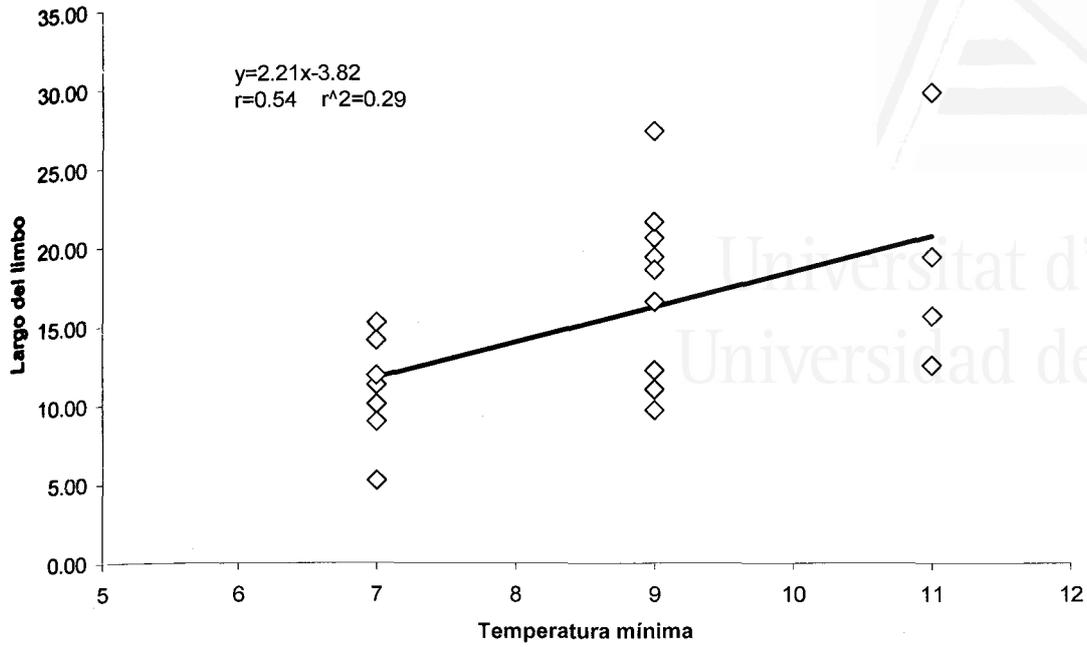
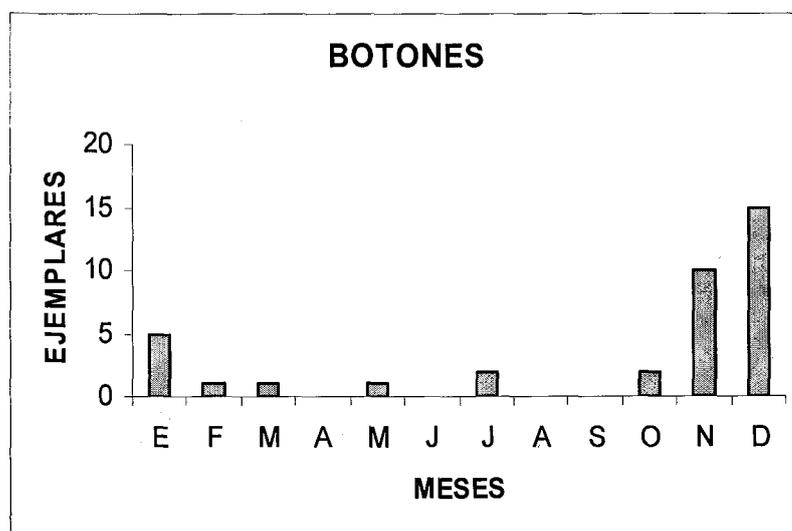


Fig. 13. Regresión efectuada entre el largo y ancho del limbo y la temperatura mínima absoluta en las localidades de colectas de los ejemplares de *Tetracera volubilis*.  $y=a+bx$ ; a- intersección; b- pendiente; r- coeficiente de correlación.

### 4.3. Fenología

#### 4.3.1. *Davilla nitida*

Esta especie posee una gran diversidad fenológica ya que prácticamente durante la mayor parte del año, hay algún individuo en las diferentes fenofases fenológicas (Fig. 14). La floración es a partir de Noviembre hasta Febrero, aunque puede encontrarse algún que otro individuo con flores en el mes de Mayo, el máximo de floración se observa entre Diciembre y Febrero, por lo que puede catalogarse como una especie de de floración larga y tardía según Ramírez y Brito (1987) y Sarmiento y Monasterio (1983) (Tabla 21). Con relación a los frutos, obtuvimos que excepto en los meses de Septiembre y Octubre la especie puede estar fructificada durante el resto de año, es decir durante una temporada amplia según Castillo y Carabias (1982), fundamentalmente se observan los mayores picos en los meses de seca (Noviembre- Marzo). La fenología de herbario nos indica floración y fructificación durante la mayor parte del año, lo que demuestra que esta es una especie que clasificarían Sarmiento y Monasterio (1983) como oportunista, ya que es capaz de florecer en cualquier época del año, siempre que las condiciones ambientales le sean favorables. Esta especie es selectivamente higrófito y se encuentra fundamentalmente en sitios relacionados con una constante humedad, y al parecer necesita que esta disminuya para poder florecer y fructificar.



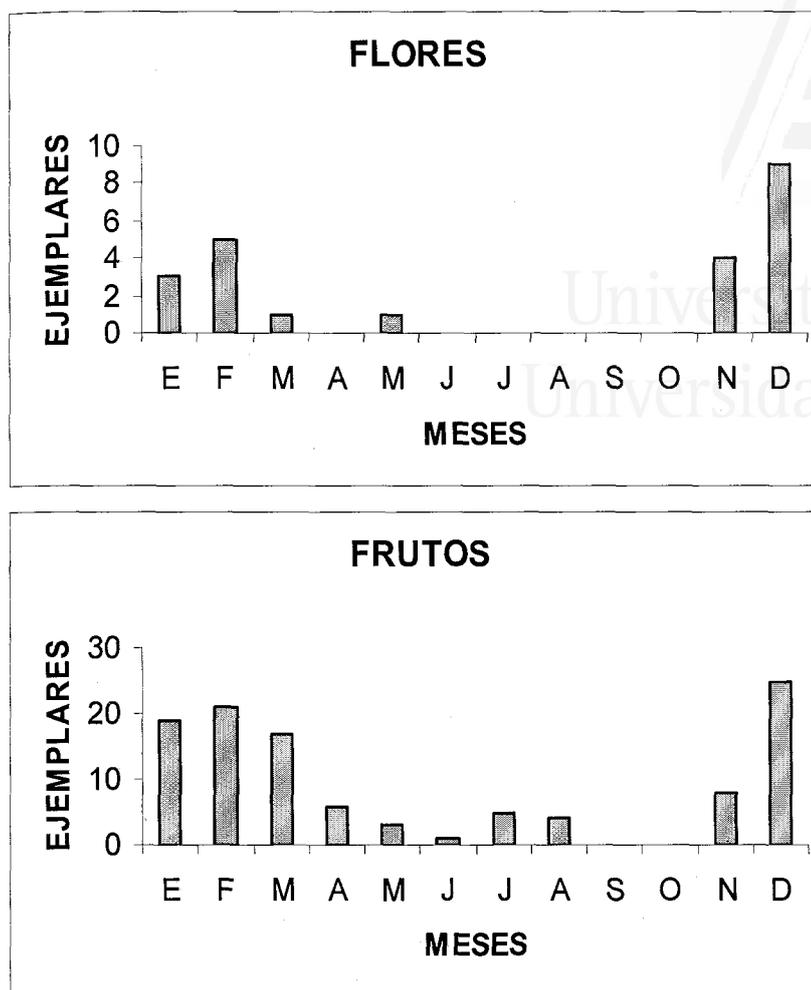


Fig. 14. Fenología de *Davilla nitida*.

#### 4.3.2. *Dolioscarpus dentatus* subsp. *dentatus*

No encontramos ningún ejemplar de herbario en estadio de botón, pero esta especie presenta una floración tardía y de duración corta según Sarmiento y Monasterio (1983) (Tabla 21), en período de seca (Diciembre-Marzo), la fructificación es estacional (Castillo y Carabias, 1982), durante los meses de Diciembre- Marzo, alcanzando sus máximos picos en Febrero y Marzo, a finales de la época de seca (Fig. 15).

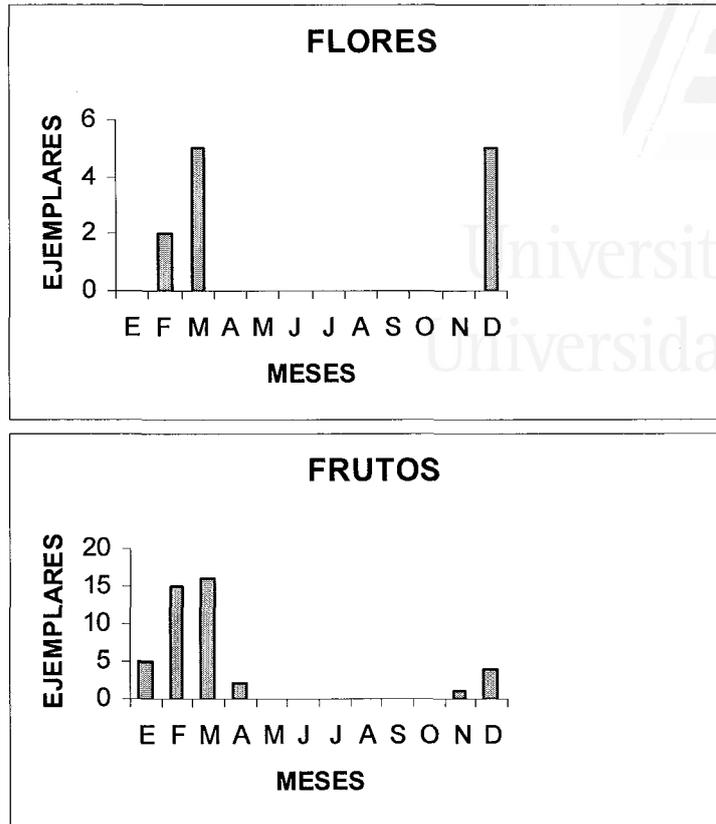


Fig. 15. Fenología de *Doliosarpus dentatus* ssp. *dentatus*.

#### 4.3.3. *Doliosarpus herrerae*

Esta especie está colectada en dos localidades de la región occidental país, (Guanahacabibes y Pan de Guajaibón) y todas en el mes de Noviembre donde aparecen los tres estadios de la fenología (botón, flor y fruto), al parecer tiene floración tardía (Fig. 16). Al haber muy pocos ejemplares no podemos sacar una conclusión acerca de su fenología.

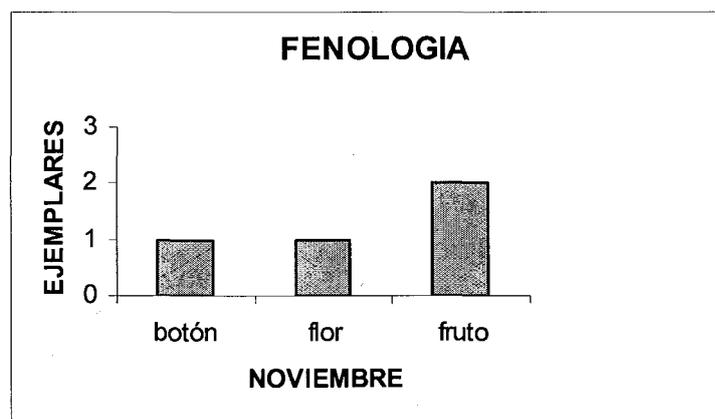


Fig. 16. Fenología de *Doliosarpus herrerae*.

#### 4.3.4. *Doliocarpus multiflorus*

Esta especie también está colectada en sólo tres localidades de la región occidental y oriental del país (Batabanó, Sierra Las Peladas y en los ríos Yao y Buey en Bayamo), en el mes de Diciembre aparece la fenofase de floración y en los meses lluviosos (Marzo-Abril) fructifica (Fig. 17), lo que indica que la floración y fructificación son estacionales, la primera en los meses secos y la segunda en los lluviosos, pero al igual que *Doliocarpus herrerae*, hay muy poco material colectado y no queremos dar una opinión conclusiva con respecto a la fenología.

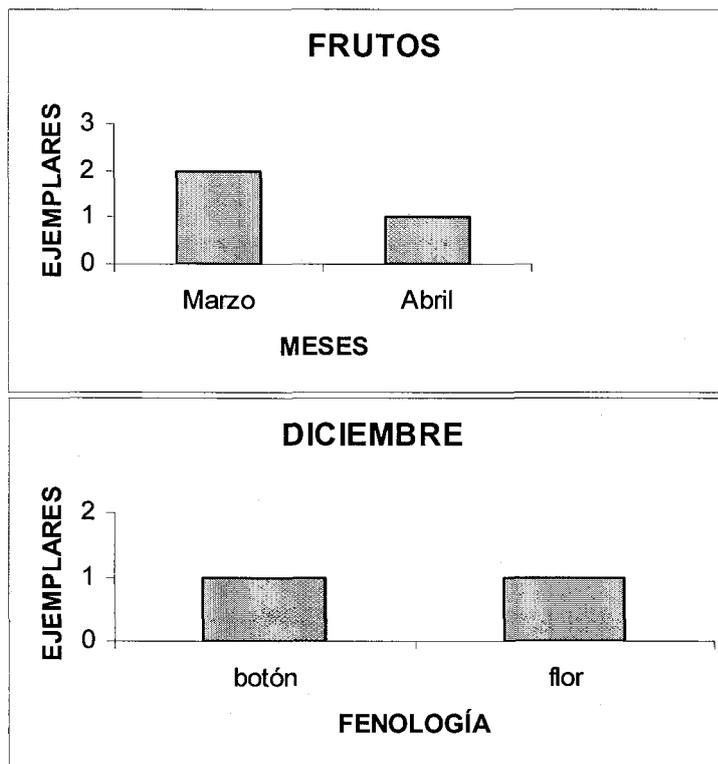


Fig. 17. Fenología de *Doliocarpus multiflorus*

#### 4.3.5. *Tetracera volubilis* subsp. *volubilis*

La fenofase de floración es tardía (Tabla 21), aunque se pueden encontrar muy pocos ejemplares con flores aún en los meses de Enero y Febrero, ubicándose el mayor pico en el mes de Agosto. La fructificación es de duración larga, comienza en la época de seca a partir del mes de Noviembre (Fig. 18).

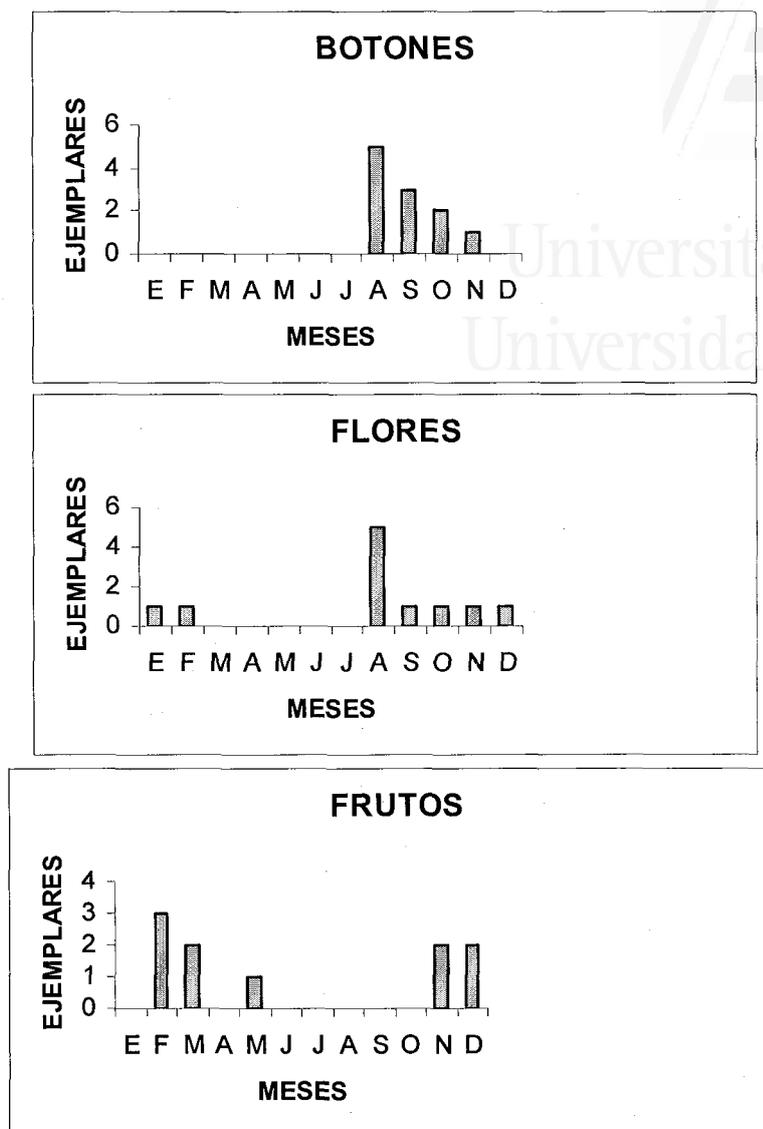


Fig. 18. Fenología de *Tetracera volubilis*.

#### 4.3.6. *Curatella americana*

La floración comienza a finales de la época de seca y comienzo de la época lluvias (Febrero- Mayo) de forma tal que puede catalogarse como una especie de floración temprana (Tabla 21) de acuerdo con la clasificación de Sarmiento y Monasterio (1983) y de floración corta según Ramírez y Brito (1987). La fructificación comienza en el mes de Mayo, donde encontramos el mayor pico (Fig. 19)

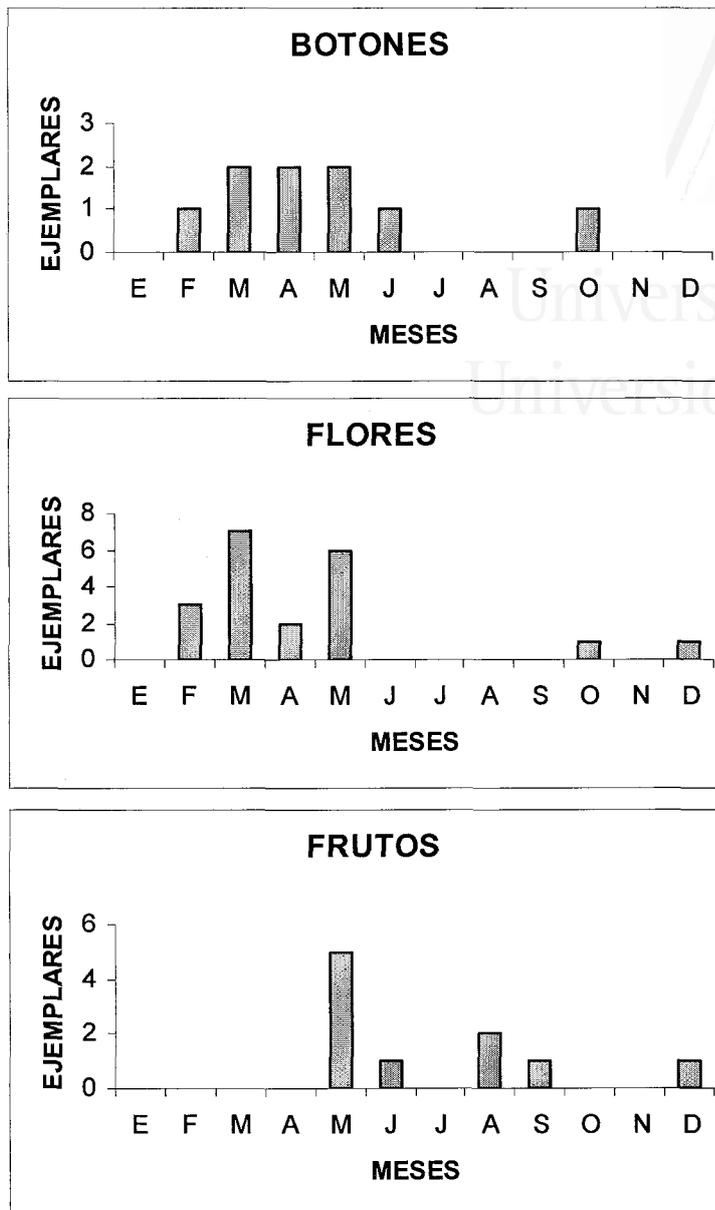


Fig. 19. Fenología de *Curatella americana*.

Tabla 21. Tabla resumen de la fenología de las especies cubanas de Dilleniaceae

Especie	Flor	Duración Flor	Fruto	Duración fruto	Fruto maduro
<i>Davilla nitida</i>	tardía	larga	estacional	larga	larga
<i>Doliocarpus dentatus</i>	tardía	corta	estacional	corta	corta
<i>Tetracera volubilis</i>	retardada	larga	estacional	larga	larga
<i>Curatella americana</i>	temprana	corta	estacional	corta	corta

#### 4.4. Nomenclatura y tipificación de la familia Dilleniaceae en Cuba

##### Claves de identificación de los géneros en Cuba

- 1 Flores de  $\pm$  25 cm de diámetro; carpelos numerosos ..... 5. *Dillenia*
- 1\* Flores mucho más pequeñas; carpelos 1-5..... 2
- 2 Carpelos 1-2; fruto en cápsula, folículo o baya..... 3
- 2\* Carpelos 3-5; fruto de 3-5 folículos distintos..... 3. *Tetracera*
- 3 Sépalos desiguales, los dos internos mayores, coriáceos y persistentes, envolviendo el fruto; fruto seco, en folículo monospermo..... 2. *Davilla*
- 3\* Sépalos de tamaño  $\pm$  igual, nunca envolviendo el fruto; fruto en cápsula o en folículo carnoso..... 4
- 4 Carpelo 1; fruto en folículo carnoso; inflorescencias en fascículo o glomérulo..... 1. *Doliocarpus*
- 4\* Carpelos 2; fruto en cápsula dídima; inflorescencias en panícula ..... 4. *Curatella*

1. *Doliocarpus* Rol. in Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 17: 260. 1756.

Tipo (Britton y Wilson 1924: 577): *Doliocarpus rolandri* J. F. Gmel.

= *Soramia* Aubl., Hist. Pl. Guiane: 552. 1775  $\equiv$  *Mappia* Schreb., Gen.: 806. 1791, *nom. illeg.* (non *Mappia* Heister ex Fabr. 1759, *nom. rejic.*; nec *Mappia* Jacq. 1797, *nom. cons.*).

Tipo: *Soramia guianensis* Aubl.

= *Calinea* Aubl., Hist. Pl. Guiane: 556. 1775. Tipo: *Calinea scandens* Aubl.

= *Othlis* Schott in Sprengel, Syst. Veg. 4(2): 407. 1827. Tipo: *Othlis castaneifolia* Schott.

= *Ricaurtea* Triana in Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 4, 9: 47. 1858. Tipo no designado.

Bejucos, sufrútices o arbustos erectos, rastreros o sarmentosos. Ramas gruesas. Hojas pecioladas, estipuladas; lámina cartácea o subcoriácea, lisa al tacto, con indumento de pelos simples, de margen dentado o entero, penninervia. Inflorescencias ramifloras, en fascículo de racimos, fascículo simple o glomérulo. Flores sésiles o cortamente pediceladas, bisexuales. Sépalos 4-6, subiguales, no cubriendo los frutos, obovados u

obovado-elípticos. Pétalos 2-5, deciduos. Estambres numerosos. Ovario monómero, unilocular, glabro o pubescente; primordios seminales 2, anátropos; estilo terminal; estigma peltado. Fruto en baya capsular, raramente indehiscente o rompiéndose irregularmente. Semillas 1-2.

Distribución: Género Neotropical con 46 especies; tres están presentes en Cuba, una de ellas endémica.

### Clave para las especies

- 1 Inflorescencias en glómulo; flores sésiles o cortamente pediceladas ..... 1.1. *D. herrerae*
- 1\* Inflorescencias en fascículo; flores pediceladas..... 2
- 2 Inflorescencias en fascículo de racimos 2-7-floros; hojas con lámina obovado-elíptica, de base obtusa..... 1.2. *D. multiflorus*
- 2\* Inflorescencia en fascículo simple; hojas con lámina lanceolado-elíptica de base cuneiforme..... 1.3. *D. dentatus*

**1.1. *Doliocarpus herrerae*** J. Pérez in Fontqueria 40: 43. 1994. Holotipo: [espécimen] Cuba, provincia de Pinar del Río, " Península de Guanahacabibes, camino del Valle San Juan a Tapaste", 20-XI-1976, *García y Köhler HFC 33323* (HAJB!; isotipos: B [n.v.], HAJB [*HFC 33323a!*], JE [n.v.]).

Bejuco. Ramas en ocasiones geniculadas; corteza fisurada, pardo-grisácea. Hojas con pecíolo canaliculado por la haz, de 1-2,5 × 0,17-0,24 cm, pubérulos o ± pubescentes; lámina cactácea, parda o pardo oscuro cuando seca, oval u obovado-lanceolada, de 5-18 × 3-8 cm, acuminada, glabras en la haz, por el envés con pelos amarillentos aplicados sobre los nervios y escasos entre los nervios, de base cuneiforme o largamente decurrente, de margen sinuado, a menudo sinuado-dentado hacia el tercio superior por dientes rematados en una pequeña cerda algo pungente; nervadura craspedódroma mixta, prominente por el envés, nervios laterales 8-11 a cada lado, los proximales

formando lazadas imperceptibles, los distales simples, nervios terciarios delimitando aréolas estrechamente rectangulares. Inflorescencias axilares o ramifloras, en glomérulo, bracteoladas. Flores sésiles o con pedicelos pubescentes de hasta 1,2 mm de largo. Sépalos 4, pubérulos en la cara adaxial, en ocasiones ciliados. Pétalos 2-3, pubérulos. Estambres 30, erguidos, persistentes. Ovario con estigma  $\pm$  dilatado, persistente en la madurez. Fruto globoso, ligeramente pubescente. Semillas no vistas. – Fl.: XI; Fr.: XI. (Fig. 20)

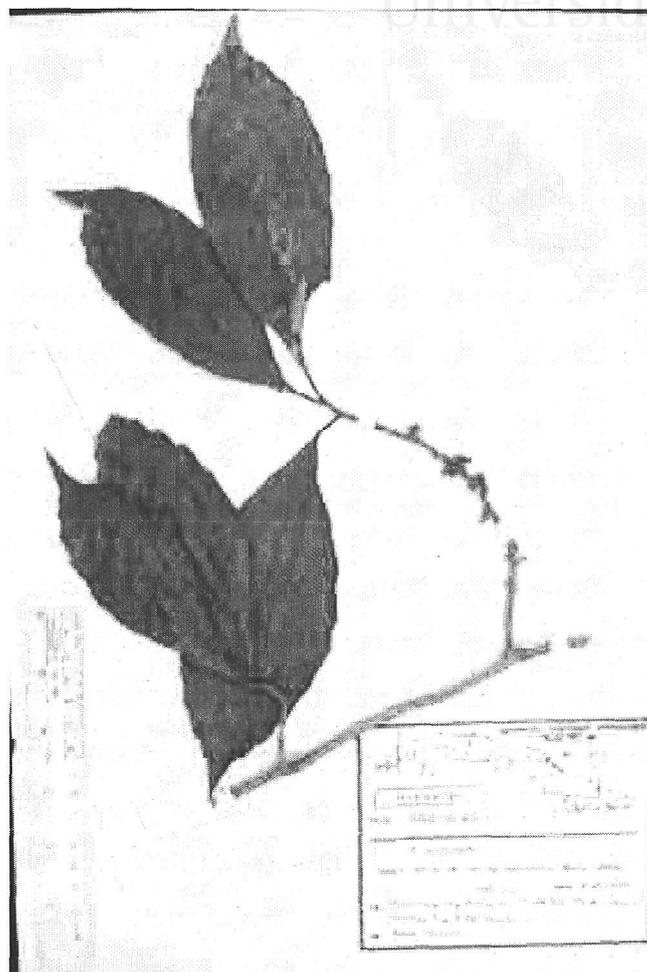


Fig. 20. Ejemplar de herbario de la especie *Dolíocarpus herrerae*.

Distribución: Endémica en Cuba occidental: PR (Guanahacabibes: Valle San Juan a Tapaste; Bahía Honda: Pan de Guajaibón) (Fig. 21)

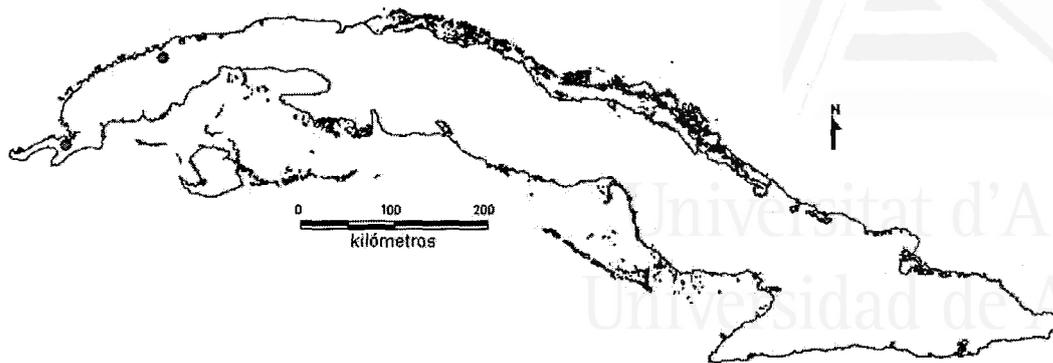


Fig. 21. Mapa de distribución de *Doliocarpus herrerae*

**1.2. *Doliocarpus multiflorus* Standl.** in J. Wash. Acad. Sci. 15: 285. 1925. Holotipo: Panamá, "Colón, near Catival", 9-I-1924, *Standley 30285* (US #1219187 [n.v.]; isotipo: K![n.v.]).

Bejuco. Ramas más gruesas que en las otras especies cubanas, de color carmelita, las jóvenes densamente pelosas, glabrescentes y fisuradas. Hojas con pecíolo canaliculado, peloso, de 1-2 cm de largo; lámina obovado-elíptica, de 4-10 × 10-20 cm, subcoriácea, glabra, obtusa a redondeada o cortamente acuminada, de base obtusa y decurrente en el pecíolo y margen entero a subrevoluto y el tercio superior aserrado; nervadura hundida por la haz y muy prominente por el envés, nervios laterales 9-11 a cada lado. Inflorescencias ramifloras, raramente axilares, en fascículo de racimos 2-7-floros, las flores laterales generalmente caedizas; pedúnculos y pedicelos juntos en la madurez; bractéola una por pedicelo, aovado-lanceolada. Capullo globoso. Sépalos 3-4, obovados a obovado-elípticos, de 3-5 mm de largo, con cara abaxial laxamente pelosos en el exterior, glabros en el interior. Estambres numerosos. Ovario viloso. Fruto subgloboso, de 1-1,5 cm de diámetro, con pelos esparcidos, de color rojo y olor dulce, a veces con dehiscencia irregular. Semillas 1-2, aplanado-reniformes, de 5 × 4 mm, incluidas en un arilo carnoso. – Fl.: ? y Fr.: III-IV. (Fig. 22)

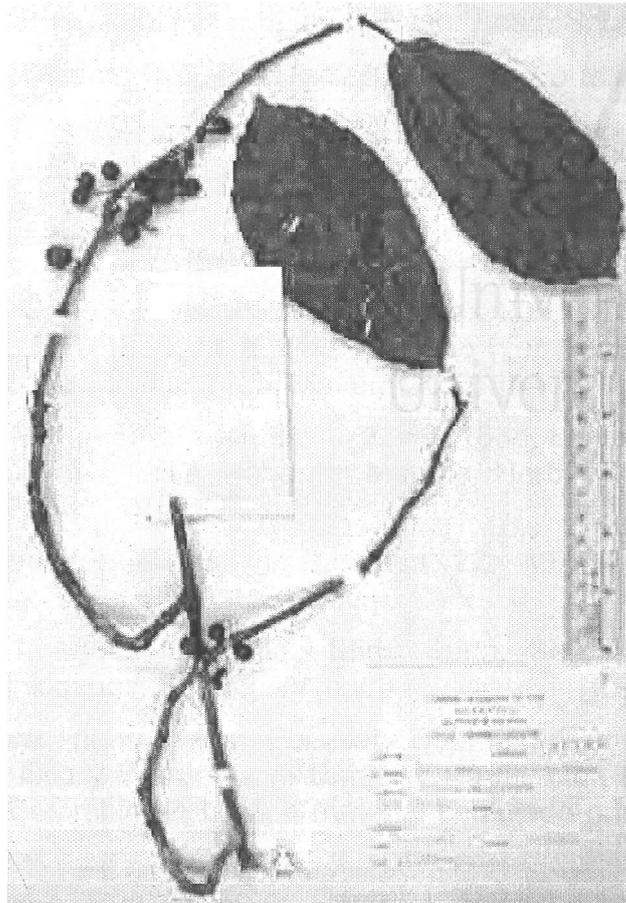


Fig. 22. Ejemplar de herbario de la especie *Doliocarpus multiflorus*.

Distribución: América Central y oeste de América del Sur desde Colombia hasta Bolivia (Aymard 1997b). Presente en Cuba occidental: PR (Las Peladas), Hab (La Mora, Batabanó) y Cuba oriental: Gr (río Yao; río Buey) (Fig. 23)

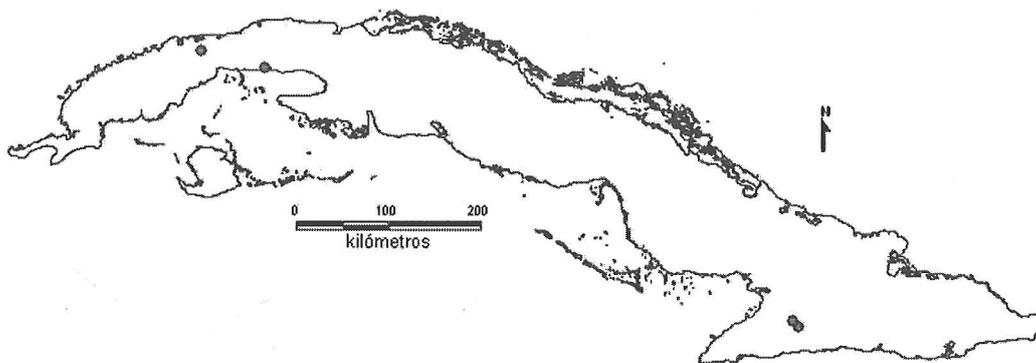


Fig. 23. Mapa de distribución de *Doliocarpus multiflorus*

**1.3. *Doliocarpus dentatus*** (Aubl.) Standl. in J. Wash. Acad. Sci. 15: 286. 1925 = *Tigarea dentata* Aubl., Hist. Pl. Guiane: 920, t. 351. 1775 ≡ *Tetracera tomentosa* Willd., Sp. Pl. 2: 1241. 1799, *nom. illeg.* ≡ *Delima tomentosa* E. Mey. in Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 12(2): 816. 1825, *nom. illeg.* Lectotipo (Kubitzki 1971: 53): Guiana francesa, *Aublet* (BM! [n.v.]).

= *Tetracera cuspidata* G. F. W. Mey., Prim. Fl. Essq.: 205. 1818 ≡ *Delima dasyphylla* Miq., Stirp. Surin. Sel.: 107. 1850, *nom. illeg.* Holotipo (ver Kubitzki 1971: 53): Guayana inglesa, isla "Arowabisch", s. coll. ex herb. Meyer (GOET [n.v.]).

= *Doliocarpus pubens* Mart. in Flora 21, Beibl. 2: 49. 1838. Lectotipo (Kubitzki 1971: 53): Brasil, Mato Grosso, Cuyabá, *Silva Manso* in Martius, Herb. Fl. Brasil. #218 (BR [n.v.]; isolectotipos: M [n.v.], P [n.v.], W [n.v.]).

= *Doliocarpus semidentatus* Garcke in Linnaea 22: 48. 1849. Sintipos: Surinam, Paramaribo, *Kegel 191* y *Kegel 457* (GOET [n.v.]).

= *Delima dasyphylla* f. *angustifolia* Miq., Stirp. Surin. Sel.: 108. Holotipo: Surinam, *Hostmann 707* (U [n.v.]; isotipos: P [n.v.], W [n.v.]).

= *Ricaurtea congestiflora* Triana in Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 4, 9: 48. 1858 ≡ *Doliocarpus congestiflorus* (Triana) Gilg y Werderm. in Engler y Prantl, Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 21: 21. 1925. Descrito de Colombia en base a material colectado por *Triana* (COL?); tipo no designado.

= *Delima oaxacana* Szysz., Pug. Pl. Amer. Centr.: 1. 1894. Lectotipo (Kubitzki 1971: 53): México, *Franco 291* (W [n.v.]).

= *Curatella glaziovii* Gilg in Bot. Jahrb. Syst. 25, Beibl. 60: 25. 1898. Holotipo: Brasil, Minas Gerais, Ribeirão de Taquarussú, V-1892, *Glaziou 18838* (B†; isotipos: C [n.v.], P [n.v.]).

= *Doliocarpus platystigma* Pilger in Bot. Jahrb. Syst. 30: 173. 1901. Holotipo: Brasil, Mato Grosso, parte superior del río "Kulisehu", VII-1899, *Pilger 737* (B†).

– "*Doliocarpus rolandri*" auct. plur. (non *Doliocarpus rolandri* J. F. Gmel.).

Bejuco. Ramas jóvenes de color gris cenizo, ± densamente pubescentes, al tiempo glabrescentes y fisuradas. Hojas con peciolo ± viloso, canaliculado, de 0,7-0,12 × 2,9-0,20 cm; lámina lanceolado-elíptica, de 7-18,5 × 2,8-9,2 cm, cartácea o subcoriácea, raramente coriácea, muy pubescente cuando joven pero subglabra entre los nervios en la haz, acuminada, de base agudamente cuneiforme y largamente decurrente en el peciolo y margen ciliolado, entero, aserrado en la mitad superior por dientes rematados en una cerda; nervios laterales 7-12 a cada lado, terminando en los dientes. Pedicelos delgados, de 7-19 mm de largo. Inflorescencias ramifloras, raramente axilares, en fascículo simple. Pedicelos bracteados en la base, de 0,3-1,6 cm de largo, pubescentes. Capullo globoso. Sépalos 4-5, ovales a obovados, 3-6 mm de largo, laxamente pubescentes en el exterior, glabros en el interior. Estambres numerosos, persistentes. Ovario de 1-1,3 mm de largo,

glabro; estigma de 0,1-0,5 mm de largo. Fruto en baya monosperma de 4-7 mm de diámetro. Semilla reniforme, incluida en un arilo glutinoso. – Fl.: XII-III; Fr.: XI-IV. (Fig. 24)

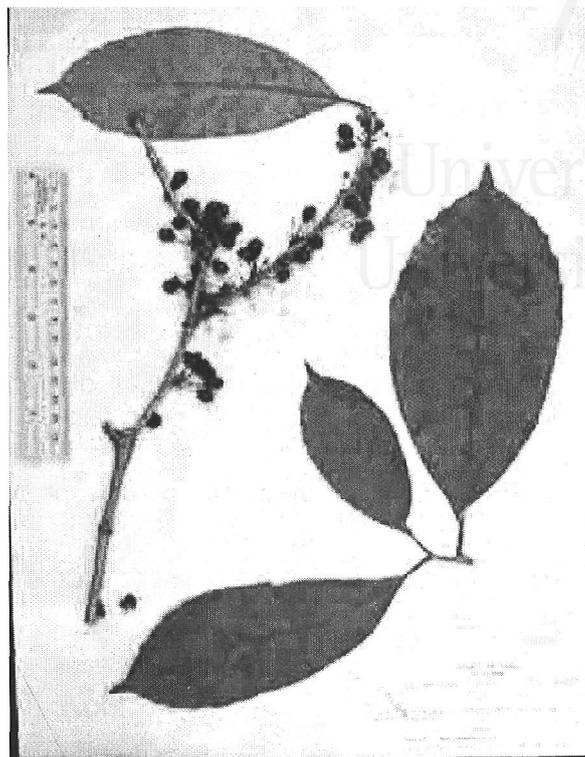


Fig. 24. Ejemplar de herbario de la especie *Doliocarpus dentatus*.

Distribución: México, América Central, mitad norte de América del Sur hasta Bolivia y Paraguay, Trinidad y Tobago, pero ausente de las otras Antillas. Presente en Cuba occidental: PR, IJ, Cuba central: Ci, SS (sur de Sancti Spiritus; Buenos Aires), Cam (Viaro; La Gloria; Florida Blanca) y Cuba oriental: Gr (río Yao), SC. (Fig. 25)

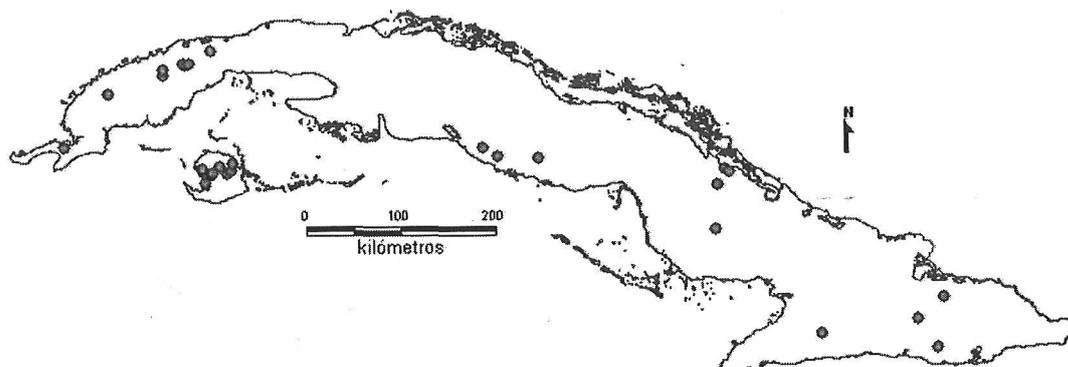


Fig. 25. Mapa de distribución de *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus*

## 2. *Davilla* Vand., Fl. Lusit. Brasil.: 35. 1788.

Tipo: *Davilla rugosa* Poir.

= *Hieronía* Vell., Fl. Flum.: 234. 1829. Tipo: *Hieronía scabra* Vell.

Pequeños arbustos o bejucos. Hojas pecioladas; lámina cartácea o coriácea, lanceolada, ovada, suborbicular u oval, glabra o con indumento de pelos simples. Inflorescencias terminales o laterales, en panícula glabra o con indumento ferrugíneo. Flores bisexuales. Sépalos 5, desiguales, los tres exteriores suborbitales, los dos interiores ovales, envolviendo el fruto completamente. Pétalos 3-6 obovados, glabros, amarillos, deciduos. Estambres numerosos. Ovario 1-2-mero; carpelos libres, glabros; primordios seminales 2 por carpelo; estilos sublaterales; estigma peltado o capitado. Fruto en folículo globoso. Semillas 1-2 por folículo, completamente envueltas por el arilo.

Distribución: Género Neotropical con cerca de 25 especies, una sola presente en Cuba.

**2.1. *Davilla nitida* (Vahl) Kubitzki in Mitt. Bot. Staatssamml. München 9: 95. 1971** ≡ *Tetracera nitida* Vahl, Symb. Bot. 3: 70. 1794. Holotipo: probablemente de La Trinidad, Rohr (C! [n.v.]).

= *Tetracera multiflora* DC., Syst. Nat. 1: 400. 1817 ≡ *Davilla multiflora* (DC.) A. St.-Hil., Pl. Usuel. Bras.: 5 ad t. 22. 1825. Holotipo (ver Kubitzki 1971: 95): Brasil, Pará, s. coll. (P [n.v.]).

= *Davilla macrophylla* St. Hil., Fl. Bras. Mér. 1, ed. 4º: 18; ed. fº: 14. 1825. Holotipo: Brasil, Minas Gerais, Minas Novas, *Saint-Hilaire* (P [n.v.]).

= *Davilla sagraeana* A. Rich. in Sagra, Hist. Phys. Cuba, Pl. Vasc.: 17, t. 2. 1841. Lectotipo (Kubitzki 1971: 95): Cuba, [Vuelta de Abajo, Potrero de la Rosa], *Sagra ex herb. Richard* (P [n.v.]).

= *Davilla ciliata* A. Rich. in Sagra, Hist. Phys. Cuba, Pl. Vasc.: 19, t. 3. 1841. Lectotipo (Kubitzki 1971: 95): Cuba, [Vuelta de Abajo, Potrero de la Rosa], *Sagra ex herb. Richard* (P [n.v.]).

= *Davilla itaparicensis* Casar., Nov. Stirp. Bras.: 19. 1842. Holotipo: Brasil, Bahía, isla Itaparica, *Casaretto 2268* (TO [n.v.]).

= *Davilla lacunosa* var. *minor* Eichl. in Martius, Fl. Bras. 13(1): 105. 1863. Holotipo (ver Kubitzki 1971: 95): Brasil, Pará, *Martius* (M [n.v.]).

= *Davilla suaveolens* Glaziou in Bull. Soc. Bot. France 52, Mém. 3: 8. 1905. Lectotipo (Kubitzki 1971: 95): Brasil, Goias, Meia Ponte, *Glaziou 20631* (P [n.v.]; isolectotipos: B, BR [n.v.], C [n.v.]).

= *Davilla matudae* Lundell in Phytologia 1: 371. 1940 a *Davilla aspera* var. *matudae* (Lundell) L. O. Williams in Fieldiana, Bot. 29: 350. 1961. Holotipo: [especimen] México,

Chiapas, \_Javalinero near Palenque , 7 a 9-VII-1939, Matuda 3647a (MICH [n. v.]; isotipos: F [n.v.], NY!).

– "*Davilla rugosa*" auct. Fl. Cub. (non *Davilla rugosa* Poir. 1812).

Bejuco o arbusto de hasta 1,2 m de alto. Hojas con pecíolo recurvo, alado, de 0,5-1,8 × 0,1-0,21 cm; lámina oval a obovado-lanceolada, de 3,62-15 × 2,56-8,5 cm, cartácea, glabra a laxamente pubescente en ambas caras pero densamente pubescente por el envés en el nervio medial, aguda a cortamente acuminada o redondeada y brevemente deflexo-apiculada, de base cuneiforme u obtusa y borde entero o algo dentado hacia el ápice; nervios hundidos o indistintos en la haz, ± prominentes en el envés. Inflorescencias laterales o terminales; brácteas aovadas, de 2,2 mm de largo, retusas. Pedicelos de 2,5-5 mm de largo, pubescentes. Pétalos 5, obovados, de 2-5,8 mm de largo, glabros, membranosos, truncados a redondeados o retusos. Sépalos 5, los tres exteriores de 1,4-2,7 mm de largo, de color carmelita más claro que los dos interiores que son suborbiculares u ovales, de 3,5-7,2 mm de largo, coriáceos, pubescentes. Estambres 30-50; antera de 0,3-1,3 mm de largo. Ovario monómero, de 0,8-1,5 × 0,5-1 mm; dos primordios seminales de 0,3-0,8 mm de largo; estilo de 1,7-3 mm de largo; estigma capitado, de 0,2-0,8 de largo. Semilla una sola. – Fl.: XI-V; Fr.: I-XII. (Fig. 26)

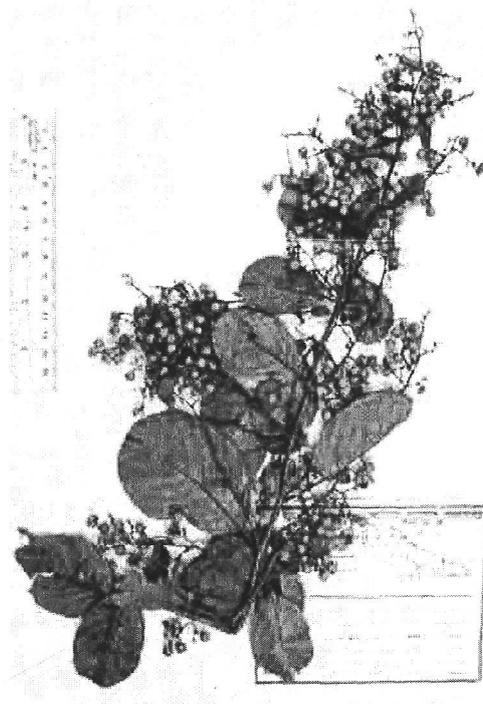


Fig. 26. Ejemplar de herbario de la especie *Davilla nitida*.

Distribución: Sur de México, América Central y mitad norte de América del Sur, Jamaica. Presente en Cuba occidental: PR, Hab (Laguna Ariguanabo), C Hab (Punta Brava; Rincón), Mat (Corralillo de Prendes), IJ, Cuba central: Ci (Aguada de Pasajeros; Cieneguita), SS (Buenos Aires; Banao; San Blas) y Cuba oriental: Gr (Pino Verde), SC (río Yara). (Fig. 27)

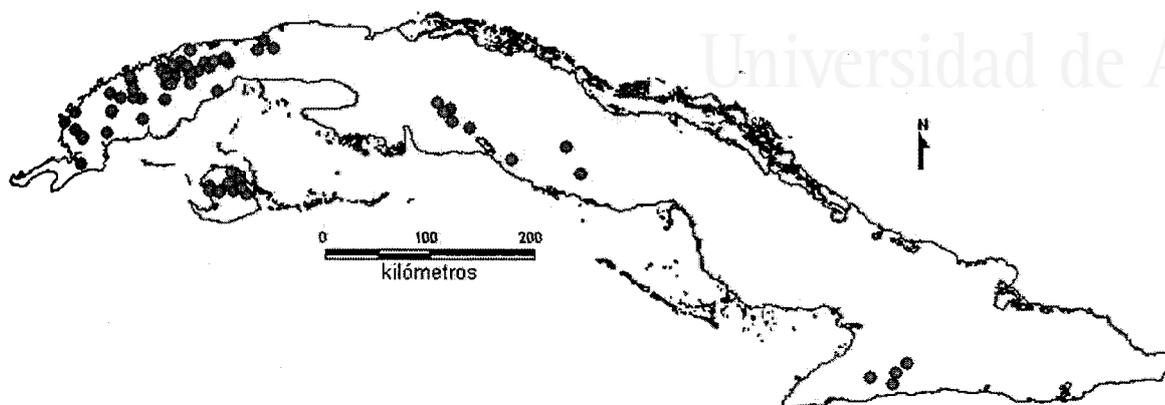


Fig. 27. Mapa de distribución de *Davilla nitida*

3. *Tetracera* L., Sp. Pl.: 533. 1753  $\equiv$  *Gynetera* Raf., Sylva Tellur.: 165. 1838, *nom. illeg.*

Tipo: *Tetracera volubilis* L., *nom. cons.*

= *Delima* L., Gen. Pl., ed. 5: 231. 1754. Tipo: *Delima sarmentosa* L.

= *Tigarea* Aubl., Hist. Pl. Guiane 2: 917. 1775. Tipo: *Tigarea aspera* Aubl.

= *Empedoclea* A. St.-Hil., Fl. Bras. Mérid. 1, ed. 4<sup>o</sup>: 19; ed. f<sup>o</sup>: 15. 1824. Tipo: *Empedoclea alnifolia* A. St.-Hil.

Bejucos o arbustos, polígamos (androdioicos) en las especies Neotropicales. Hojas ásperas al tacto, con indumento mixto de pelos simples y fasciculados, penninervias. Inflorescencias terminales o ramifloras, raramente axilares, en racimo; brácteas lanceoladas. Flores actinomorfas, fragantes. Sépalos 4-7(-12), orbiculares, glabros, hispídicos o seríceos. Pétalos 3-5, obovados u oblongo-ovales. Estambres numerosos; filamentos filiformes; anteras cortas y dilatadas. Ovario 1-5-mero; carpelos libres; primordios seminales anátropos; estilo muy corto; estigma peltado. Fruto de folículos coriáceos, dispuestos en estrella. Semillas 1-4 por carpelo, negras, con arilo laciniado de color rojo.

**Distribución:** Género pantropical con cerca de 50 especies, una sola presente en Cuba.

**3.1. *Tetracera volubilis* L., Sp. Pl.: 533. 1753, *nom. cons.* ≡ *Gynetera volubilis* (L.) Raf., Sylva Tellur.: 165. 1838. Tipo:** México, Veracruz: Zacupan, Sulphur Spring, XII-1906, *Purpus* 2206 (F; isotipo: US #840326!), *typ. cons.*

= *Tetracera acuminata* DC., Syst. Nat. 1:399. 1817. Holotipo: [espécimen] "*Tetracera volubilis*. 10", probablemente de Suramérica, [Thibaud] (G-DC [foto!, microficha IDC]).

= *Tetracera erecta* DC., Syst. Nat. 1: 404. 1817. Holotipo: [ícono inéd.] "*Tetracera erecta*", copia hecha por Candolle de las "icones florae mexicanae" de Sessé y Mociño (G [n.v.]).

= *Tetracera japurensis* Mart. y Zucc. in Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 1: 367. 1832. Holotipo (ver Kubitzki 1970: 44): Brasil, Amazonia, río Jaipurá, *Martius* (M [n.v.]).

= *Tetracera poeppigiana* Schltld. in Linnaea 8: 174. 1833. Holotipo: Cuba, Limones grandes, *Poeppig* (B†).

= *Tetracera alata* C. Presl, Reliq. Haenk. 2: 71. 1835. Holotipo: México, *Haenke* (PRC [n.v.]).

= *Tetracera salicifolia* C. Presl, Reliq. Haenk. 2: 71. 1835. Holotipo (ver Kubitzki 1970: 43): México, *Haenke* 155 (PRC [n.v.]; isotipos: BM [n.v.], HAL [n.v.], MICH [n.v.], W [n.v.]).

= *Tetracera rhamnifolia* C. Presl, Reliq. Haenk. 2: 72. 1835. Holotipo (ver Kubitzki 1970: 43): Panamá, *Haenke* 154 (PRC [n.v.]; isotipos: BM [n.v.], HAL [n.v.], MICH [n.v.], W [n.v.]).

= *Tetracera castaneifolia* Triana y Planch. in Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 4, 17: 22. 1862. Holotipo (ver Kubitzki 1970: 44): Colombia, Apiai, llanos de San Martín, *Triana* (COL [n.v.]; isotipo: P [n.v.]).

= *Tetracera mexicana* Eichler in Martius, Fl. Bras. 13(1): 87. 1863. Holotipo: México, Onitaco, *Otto* (B†).

= *Tetracera williamsii* J. F. Macbr. in Candollea 6: 14. 1934. Holotipo: Perú, río Itaya, *Williams* 54 (F [n.v.]).

– "*Tetracera ovalifolia*" sensu Alain, Fl. Cuba, Supl.: 110. 1969 (non *Tetracera ovalifolia* DC. 1817).

Bejuco. Hojas con pecíolo de 0,8-2,7 cm de largo, con parte distal alada; lámina elíptico-obovada, de 5-30 × 3,5-10 cm, pubescente por pelos simples esparcidos en la haz y en el envés por pequeños pelos estrellados en la superficie y pelos simples más largos en los nervios y los bordes, obtusa a redondeada o truncada y apiculada, de base cuneiforme y margen subentero, a menudo aserradito hacia el ápice o algo revoluto; nervadura craspedódroma simple o semicraspedódroma, nervios laterales 7-23 a cada lado. Sépalos 3, de 5,8-7 mm de largo, ciliolados, con pubescencia aplicada internamente. Pétalos 3, de

9 mm de largo. Estambres en las flores masculinas numerosos, de 3,5-4,5 mm de largo, con tecas amarillo claro; en las flores bisesuales menos numerosos, de 3,3 mm de largo, de color carmelita oscuro. Ovario mayormente 4-mero; carpelos de 1,5 mm de largo, con una barba apical de tricomas amarillos; estilo de 2,2 mm de largo; estigma de 3,3 mm de largo. – Fl.: VIII-IX; Fr.: XI-XII. (Fig. 28)

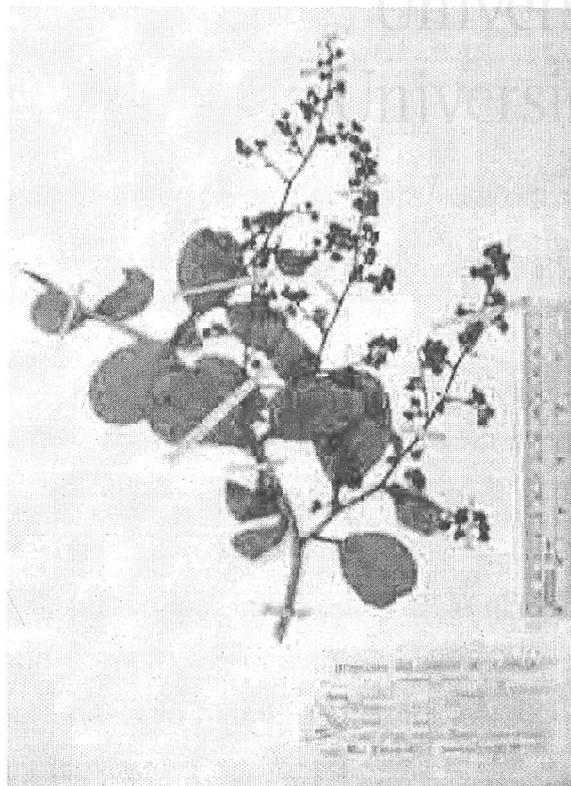


Fig. 28. Ejemplar de herbario de la especie *Tetracera volubilis*.

Distribución: Sur de México, América Central, noroeste de América del Sur (desde Venezuela hasta Perú) y Jamaica. Fue señalada de Barbados por error (ver Bornstein 1989). Presente en Cuba occidental: PR, C Hab (Punta Brava; Loma de Coca; Arroyo Santa Cruz), Mat (Camarioca), Cuba central: Ci (San Blas; Limones; Arroyo de Santiago), Cam (Lomas de Santa Agueda; La Gloria) y Cuba oriental: SC (Valle del río Yara), Ho (Monte Picote, Sierra de Nipe), SC, Gu (Cajobabo). (Fig. 29)

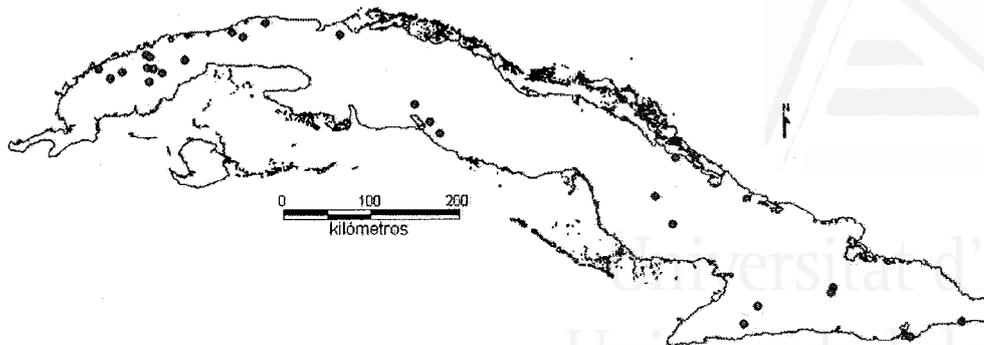


Fig. 29. Mapa de distribución de *Tetracera volubilis* subsp. *volubilis*

#### 4. *Curatella* Loebl., Iter Hispan.: 260. 1758.

Tipo: *Curatella americana* L.

Arbustos o árboles pequeños. Ramas retorcidas. Hojas con pecíolo canaliculado, alado; lámina con incrustaciones de sílice, coriácea y áspera al tacto, pubescente en ambas caras, penninervia. Inflorescencias axilares, tomentosas, en panícula. Flores blancas, hermafroditas. Sépalos 3-5, pubérulos, imbricados. Estambres numerosos, persistentes; filamentos glabros. Ovario 2-mero, 2-locular, cubierto por pelos hispídos; carpelos concrecentes ventralmente hasta la mitad; primordios seminales 2 por lóculo; estilos 2, filiformes, glabros; estigma capitado. Fruto en cápsula dídima, coriácea, pelosa. Semillas 2 por lóculo, obovoides, negras, completamente envueltas por un arilo estriado de color blanco.

Distribución: Género unispecífico Neotropical.

4.1. *Curatella americana* L., Syst. Nat., ed. 10: 1079. 1759. Neotipo (Todzia y Barrie 1991): Venezuela, Guarico, around San Juan de los Morros, 500 m, 29-XI-1938, *Williams y Alston* 97 (LL![n.v.]; isoneotipo: BM![n.v.]).

= *Curatella cambaiba* St.-Hil., Fl. Bras. Mér. 1, ed. 4º: 22; ed. fº: 17. 1824. Holotipo: Brasil, catingas cerca del río S. Francisco, *Saint-Hilaire* (P [n.v.]).

= *Curatella grisebachiana* Eichler in Martius, Fl. Bras. 13(1): 69. 1863. Sintipos: Española, Santo Domingo, *Schomburgk* 38 y *Mayerhoff* 230 (B†).

= *Curatella americana* var. *pentagyna* Donn. Smith in Bot. Gaz. 46: 109. 1908. Holotipo: Guatemala, departamento Baja Verapaz, Salamá, III-1907, *Kellermann* 6499 (US [n.v.]).

Árboles de 8 m de altura o arbustos achaparrados. Ramas con corteza gruesa de color gris pardusco, formando escamas cuando seca. Hojas con lámina elíptica a aovado-elíptica, coriácea, cuando joven con pubescencia densa de color pardo amarillento por ambas caras, de pelos simples por el envés y mixtos simples y fasciculados por la haz, obtusa o redondeado-emarginada, de base obtusa a redondeada y margen dentado ondulado. Pedicelo de 8,5 mm de largo. Sépalos 4. Pétalos 5, redondeados a obovados, blancos. Estambres  $\pm 80$ ; anteras oblongas. Ovario con estilo de 0,7 mm, glabro. – Fl.: XII-V; Fr.: V-XII. (Fig. 30)

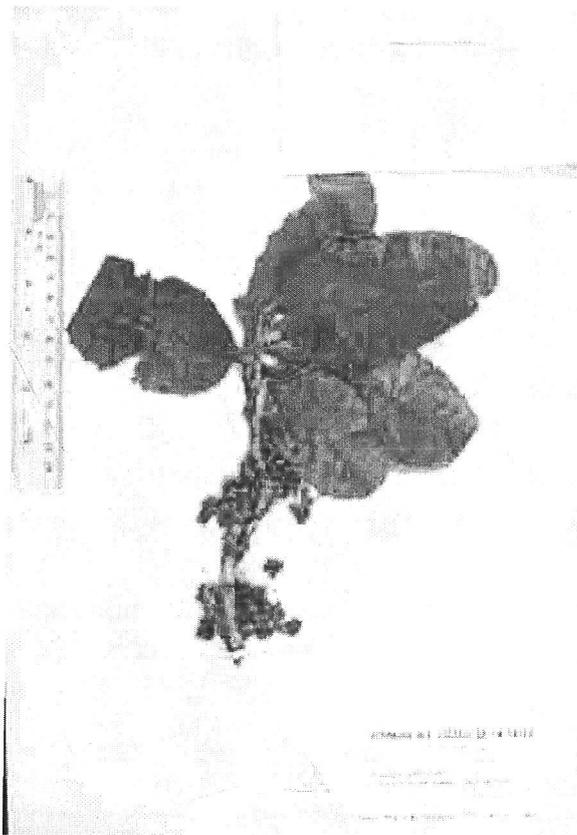


Fig. 30. Ejemplar de herbario de la especie *Curatella americana*.

Distribución: Sur de México, América Central, mitad norte de América del Sur, Trinidad y Española; sólo cultivada en las Antillas Menores (San Vicente, Bornstein 1989). Presente en Cuba occidental: PR, Hab (Caimito), IJ, Cuba central: SS (sur de Sancti Spíritus), CA (Ciénaga de Cunagua), Cam y Cuba oriental: Gu (Yao) (Fig. 31)

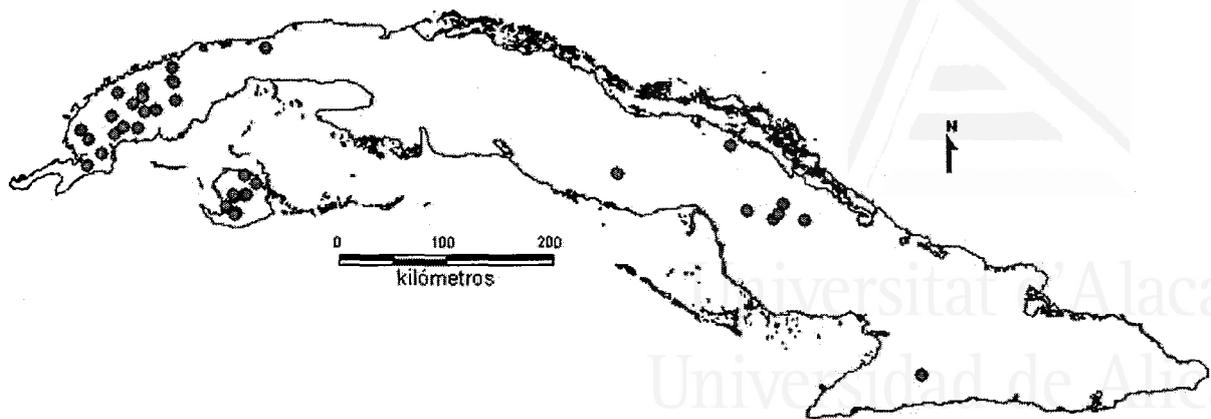


Fig. 31. Mapa de distribución de *Curatella americana*

5. *Dillenia* L., Sp. Pl.: 535. 1753  $\equiv$  *Lenidia* Thouars, Gen. Nov. Madagasc.: 17. 1806.

Tipo: *Dillenia indica* L.

= *Wormia* Rottb. in Nye Saml. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 2: 531. 1783. Tipo: *Wormia triquetra* Rottb.

= *Colbertia* Salisb., Parad. Lond.: ad t. 73. 1807. Tipo (Hoogland 1952: 4): *Dillenia pentagyna* Roxb.

= *Capellia* Blume, Bijdr.: 5. 1825. Tipo: *Capellia multiflora* Blume.

= *Reifferscheidia* C. Presl, Reliq. Haenk. 2: 74. 1835. Tipo: *Reifferscheidia speciosa* C. Presl.

= *Neowormia* Hutch. y Summerh. in Bull. Misc. Inform. Kew 1928: 388. 1928. Tipo: *Neowormia ferruginea* (Baill.) Hutch. y Summerh. (*Wormia ferruginea* Baill.).

Árboles o arbustos. Hojas grandes, con indumento simple. Inflorescencias en racimo, o flores solitarias. Flores hermafroditas, grandes, blancas o amarillas. Sépalos 4-6(-18). Pétalos 4-6. Estambres numerosos; filamentos libres o algo concrecentes en la base; anteras lineares, las interiores erguidas e introrsas, las exteriores recurvadas y extrorsas. Ovario 4-20-mero, sincárpico; primordios seminales 6-60 por lóculo. Fruto carnoso, encerrado por el cáliz acrescente. Semillas con arilo carnoso o cartilagíneo y indistinto.

Distribución: Género paleotropical de 55 especies (Hoogland 1952). En Cuba aparece una especie, de amplio cultivo en el Neotrópico.

**5.1. *Dillenia indica* L., Sp. Pl.: 535. 1753  $\equiv$  *Dillenia speciosa* Thunb. in Trans. Linn. Soc. London 1: 200. 1791. Lectotipo (Hoogland 1952: 109, 113): [ícono] “*Syalita*” in Rheede, Hort. Malab. 3: t. 38-39. 1682.**

**= *Dillenia elongata* Miq., Fl. Ned. Ind. 1(2): 12. 1858  $\equiv$  *Dillenia indica* f. *elongata* (Miq.) Miq. in Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavum 4: 79. 1868. Holotipo (ver Hoogland 1952: 109): Sumatra, costa occidental, “Lubu Alung”, *Teysmann 453 HB* (U [n.v.]; isotipos: BZ [n.v.], CAL [n.v.], L [n.v.]).**

Árbol de > 8 m de alto. Tronco grueso, muy ramoso. Hojas oblongo-lanceoladas, de \* 30 × 15 cm, acuminadas, estrechadas en la base y de margen aserrado. Flores solitarias, terminales, blancas, de ± 25 cm de diámetro. Sépalos 5, glabros en ambos caras, gruesos, carnosos. Pétalos obovados. Estambres numerosos. Ovario 14-20-mero. Fruto indehiscente, en falsa baya por el cáliz engrosado y carnosos. Semillas reniformes, de 4 × 6 mm, con arilo suberoso indistinto, rodeadas de pulpa. – Fl.: IV-XII; Fr.: VIII. (Fig. 32)

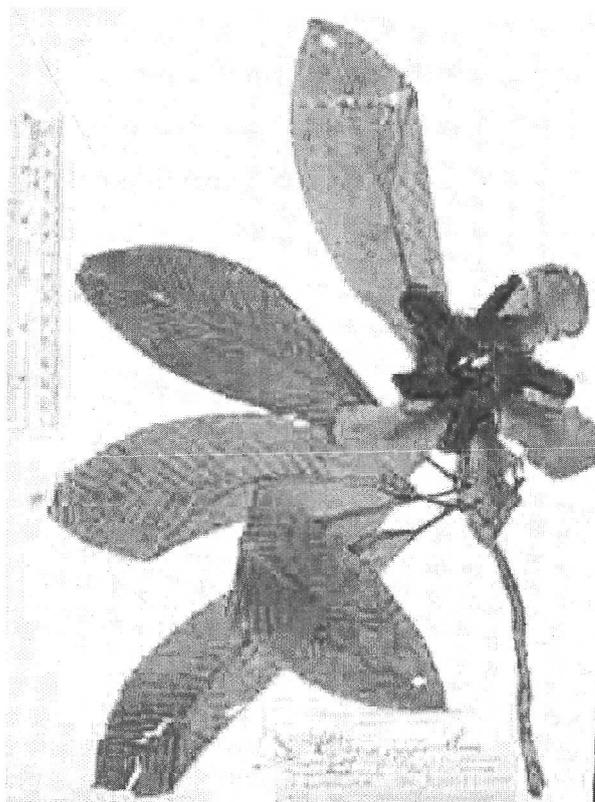


Fig. 32. Ejemplar de herbario de la especie *Dillenia indica*.

Distribución: Especie cultivada en Jardines. No espontánea, aunque Alain (1969: 111) y Ricardo Nápoles y al. (1995: 401) la dan como subsponánea (hemiagriófita). (Fig. 33)

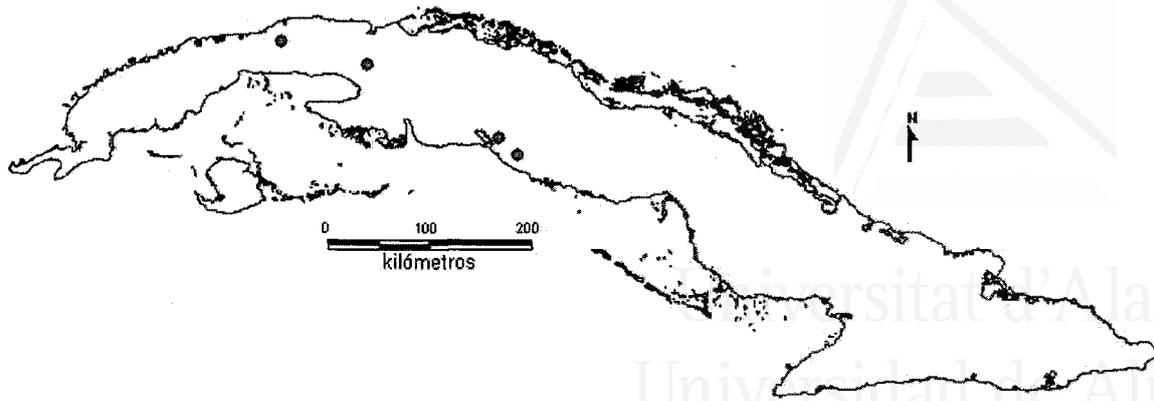


Fig. 33. Mapa de distribución de *Dillenia indica*

#### 4.5. Consideraciones ecológicas de las especies cubanas de Dilleniaceae.

Las informaciones obtenidas a partir del análisis de las etiquetas de herbario, de la literatura consultada (Pérez y Cejas, 1993; Pérez, 1994 y Pérez *et al.*, 1995; Pérez, 1998), así como por la interacción con los especialistas que han visitado a las localidades donde habitan las especies y por las observaciones “in situ” realizadas permitieron obtener los siguientes resultados (Tabla 22):

Tabla 22. Características bioclimáticas y distritos fitogeográficos donde se encuentran las especies cubanas de Dilleniaceae.

Especie	Subprovincia	Distrito fitogeográfico	Formaciones vegetales	Consideraciones ecológicas
<i>Davilla nitida</i>	Occidento- cubanicum	Guanahacabibense Pinarense Viñalense Sabaloense Rosariense Cajalbanense Geronense Güinense Jarucoense Spirituose Turquinense	Bosque pluvial montano, bosques de pinos, bosques semidecíduo mesófilo y siempreverde mesófilo y bosque de galería.	Lo encontramos en todo tipo de suelo (serpentinico, pizarras, caliza, calcáreos, areniscas silíceas y cuarcíticas), selectivamente higrófila, desde 20 hasta 800 msm. Aparece regularmente en los siguientes bioclimas: termoxerochimérico medianamente seco con un período de 3 a 4 meses de sequía, termoxerochimérico subhúmedo con 1 a 2 meses de sequía y Ecuatorial húmedo sin períodos secos, con un índice de aridez de 0,4 hasta 4,5. De 1000 a 2600 mm de precipitación media anual.
<i>Doloiocarpus herrerae</i>	Occidento- cubanicum	Guanahacabibense Rosariense	Bosques semidecíduo mesófilo y siempreverde mesófilo	De 1000 a 2600 mm de precipitación media anual, sobre suelos húmicos carbonatados y carmelitas tropicales y suelos cuarcíticos, índice de aridez de 0,8 hasta 2,2.
<i>Doloiocarpus multiflorus</i>	Occidento- cubanicum Centro- cubanicum	Rosariense Cautoense	Bosque siempreverde mesófilo y bosque de galería	De 1800 a 2200 mm de pluviosidad, sobre suelos aluviales y cuarcíticos, índice de aridez de 0,8 hasta 2,6.
<i>Doloiocarpus dentatus</i> subsp. <i>dentatus</i>	Occidento- cubanicum Centro- cubanicum Oriente- cubanicum	Guanahacabibense Pinarense Geronense Trinidadense Turquinense Cristalense Piedraense	Bosques semidecíduo mesófilo, y siempreverde mesófilo, bosque de pinos y bosque pluvial montano.	No tiene preferencia por el sustrato en que se desarrolla, puede ser: húmicos carbonatados y carmelitas tropicales, serpentinico y cuarcíticos. Crece hasta los 1000 msm., índice de aridez de 0,2 hasta 2,2. De 1000 a 2600 mm de precipitación media anual.
<i>Tetracera volubilis</i> subsp. <i>volubilis</i>	Occidento- cubanicum Centro- cubanicum	Pinarense Viñalense Rosariense Cajalbanense Trinidadense Guaimareense	Bosque de galería, bosque siempreverde mesófilo, bosque semidecíduo microfilo, bosque de pinos y bosque pluvial montano.	Se encuentra hasta 300 msm. en suelos calizos, serpentinicos, fersialíticos, pizarra, índice de aridez de 0,8 hasta 3. De 1000 a 2600 mm de precipitación media anual.
<i>Curatella americana</i>	Occidento- cubanicum Centro- cubanicum	Viñalense Sabaloense Rosariense Cajalbanense Geronense Sudpinoense Cautoense Gibareense	Pinares sobre areniscas cuarcíticas y sobre pizarras, matorral xeromorfo subespinoso (charrascal) sobre laterita o matorral xeromorfo espinoso sobre serpentina (cuabal) y bosque semidecíduo mesófilo.	En suelos calcáreos, cristalizados, arenosos-turbosos permanentemente húmedos, sobre roca ultrabásica, desde 100 hasta 300 msm., índice de aridez de 0,8 hasta 2,7. De 1000 a 2600 mm de precipitación media anual.

### **Análisis de Correspondencia Canónico (CCA)**

A partir de la matriz de datos de presencia de las especies por distritos fitogeográficos (Tabla 23) y la matriz de variables ambientales en distritos fitogeográficos (Tabla 24), se realizó un análisis de correspondencias canónico con todas las variables analizadas (Fig. 34) y se comprobó la existencia de variables que no realizaban un aporte significativo en el agrupamiento, debido posiblemente, a que son caracteres muy redundantes. Este primer análisis permitió definir aquellas variables más activas para un segundo CCA. (Fig. 35), el espacio bidimensional está definido por los primeros ejes, donde los tres primeros explican el 52.8 % de la varianza acumulada para las especies y entre especies y factores ambientales es del 81.3% (Tabla 25). Se observa que los elevados autovalores del eje 1 indican un gradiente ambiental marcado entre especies en ese eje.

Tabla 23. Matriz de datos utilizada para el Análisis de Correspondencia Canónica de las especies por distritos fitogeográficos. Distritos: 1 (Guanahacabibense), 2 (Pinarense), 3 (Viñalense), 4 (Sabaloense), 5 (Rosariense), 6 (Cajalbanense), 7 (Zapatense), 8 (Geronense), 9 (Guinense), 10 (Jarucoense), 11 (Spirituose), 12 (Turquinense), 13 (Cautoense), 14 (Cristalense), 15 (Piedraense), 16 (Trinidadense), 17 (Guaimareense), 18 (Sudpineroense) y 19 (Gibareense).

Especie	Distrito fitogeográfico																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Davilla nitida</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dollocarpus herrerae</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dollocarpus multiflorus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Dollocarpus dentatus</i> ssp. <i>dentatus</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Tetracera volubilis</i> ssp. <i>volubilis</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Curatella americana</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1

Tabla 24. Matriz de datos de distritos fitogeográfico (Borhidi, 1996) por factores ecológicos y ambientales utilizada para el Análisis de Correspondencia Canónica. Variables utilizadas: Precipitación: 1 (1000 -1400 ml), 2 (1400 - 1800 ml), 3 (1800 - 2600 ml); Temperatura: 1 (mayor o igual 19 -22 oC). 2 (22 -26 oC); Formaciones Vegetales: 1 (Bosque siempreverde mesófilo), 2 (Bosque de pinos), 3 (Sabana de arenas blancas), 4 (Bosque de galerías), 5 (Bosque semidecíduo mesófilo), 6 (Bosque pluvial montano); Suelos: 1 (suelos ferralíticos calcáreos), 2 (suelos de serpentinás), 3 (suelos aluviales), 4 (suelos cuarcíticos), 5 (suelos húmicos carbonatados y carmelitas tropicales); Altitud: 1 (1000 - 500 m), 2 (500 - 0 m). Cuando aparece un número entre paréntesis es que la especie en ese distrito está en las dos formaciones vegetales o en los dos tipos de suelos fundamentalmente fuera del paréntesis.

Distrito	Variables					
	Precipitación	Temperatura	Índice de aridez	Formación vegetal	Suelo	Altitud
Guanahacabibense	1	2	2.2	5	5	1
Pinarense	3	2	1.3	2	4	1
Viñalense	3	2	0.8	1(5)	5	2
Sabaloense	1	2	1.4	3	4	1
Rosariense	3	2	0.8	1(5)	5(4)	2
Cajalbanense	1	2	1.2	2	2	2
Zapatense	2	2	4.5	5	5	1
Geronense	2	2	1.2	3	4	1
Sudpineroense	1	2	2.5	5	5	1
Guinense	2	2	1.8	5	1	1
Jarucoense	2	2	1.5	5	5	1
Spirituense	3	2	0.7	1(5)	5	2
Trinidadense	3	1	2.2	1(5)	2	2
Gibarense	1	2	2.7	5(1)	1	1
Guaimarense	2	2	3	5	5	1
Cautoense	1	2	2.6	4	3	1
Cristalense	3	2	0.6	2(6)	2	2
Piedraense	1	1	0.2	6	5	2
Turquinense	3	1	0.4	6	5	2

Tabla 25. Valores por ejes del Análisis de Correspondencia Canónica.

Axes	1	2	3	4	Total inercia
Valores propios	0.470	0.273	0.173	0.116	1.735
Correlación entre las especies y variables ambientales	0.920	0.888	0.758	0.601	
Varianza acumulada entre las especies:	27.1	42.8	52.8	59.5	
relación de especies- variables ambientales:	41.8	66.0	81.3	91.6	
Total valores propios					1.735
Suma de todos los ejes canónicos					1.126

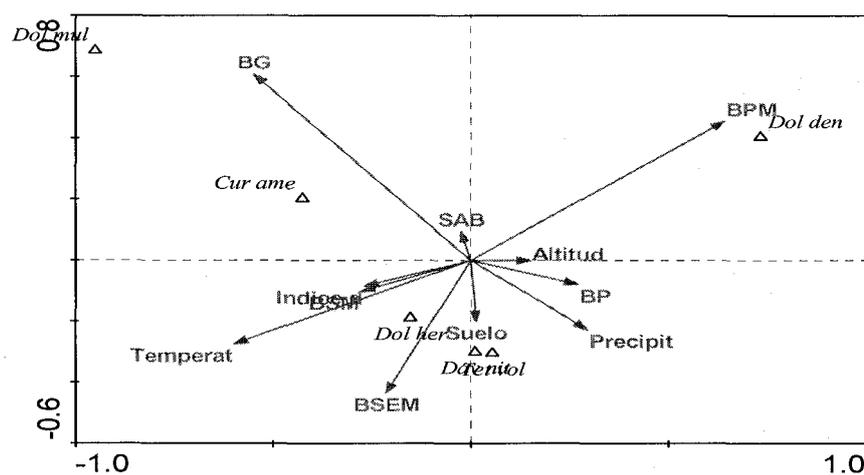


Fig. 34. Ordenamiento de las especies y las variables ambientales mediante el análisis de correspondencia.

En el segundo CCA con sólo las variables significativas (Fig. 35), se observa que *Dolioscarpus multiflorus* se sitúa en el extremo superior derecho muy cercana del bosque en galería, donde al parecer dicho taxón encuentra su óptimo ambiente y por ende su mayor riqueza. En el extremo opuesto *Dolioscarpus dentatus* tuvo los máximos valores en el bosque pluvial montano. Por último el resto de las especies, *Dolioscarpus herrerae*, *Davilla nitida* y *Tetracera volubilis* ocupan una posición intermedia entre las especies y variables mencionadas.

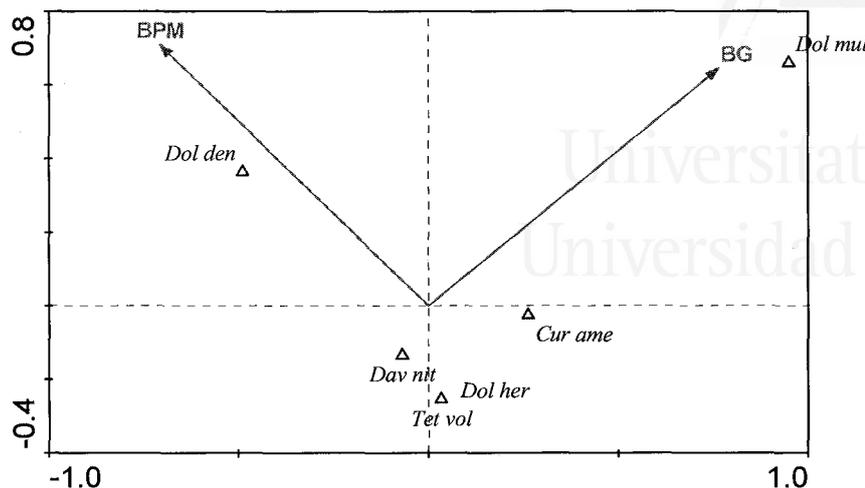


Fig. 35. Representación gráfica del análisis CCA con sólo las variables significativas.

#### Análisis de permutaciones de Monte Carlo

El test de significación de Monte Carlo para el primer eje, indica un autovalor de 0.324, con una F-ratio de 3.678 y un valor de  $P = 0.0058$  (significativo), mientras que para el total de ejes, la traza es de 0.526, con una F-ratio de 3.475 y un valor de  $P = 0.0005$  (significativo).

Para testar la significación de las variables ambientales utilizadas en el CCA, se realizó un análisis de permutaciones de Monte Carlo (Tabla 26), donde se comprobó la existencia de variables que no tenían un aporte significativo en el agrupamiento, debido posiblemente a que son caracteres muy redundantes y que sólo las variables cualitativas BG (bosque en galería) y BPM (bosque pluvial montano) son significativas para un nivel de  $p < 0.05$ .

Tabla 26. Análisis de permutaciones de Monte Carlo. BG- Bosque de galería, BPM- Bosque pluvial montano, BSM- Bosque semidecíduo mesófilo, BSEM- Bosque siempre verde mesófilo, BP- Bosque de pinos, SAB- Sabanas de arenas blancas.

Efectos Condicionales				
Variable	Var.N	LambdaA	P	F
BG	7	0.27	0.047	3.18
BPM	9	0.26	0.007	3.34
Precipitación	1	0.08	0.341	1.16
BSM	4	0.10	0.252	1.38
BSEM	8	0.07	0.434	0.96
Temperatura	2	0.07	0.459	0.91
BP	5	0.07	0.435	0.97
SAB	6	0.07	0.497	0.86
Suelo	10	0.06	0.494	0.77
Altitud	11	0.04	0.613	0.59
Índice de aridez	3	0.04	0.736	0.38

### Correlaciones no paramétricas entre la riqueza de especies y variables ambientales.

Los resultados del análisis de correlación indican una correlación negativa entre formaciones vegetales y riqueza (Tabla 27), mostrando un gradiente geográfico de riqueza específica que aumenta en dirección hacia los sectores biogeográficos más occidentales (Guanahacabibense). Por otra parte, el resto de variables utilizadas en el análisis no presentan resultados significativos, indicando que al menos a la escala analizada, la distribución de la diversidad de taxones tiene un fundamento principalmente biogeográfico frente a otras posibles interpretaciones. En esta interpretación juega un papel importante una mayor diversidad de hábitats disponibles en el occidente cubano.

Tabla 27. Correlaciones no paramétricas entre la riqueza de especies y variables ambientales. BG- Bosque de galería, BPM- Bosque pluvial montano, BSM- Bosque semidecíduo mesófilo, BSEM- Bosque siempre verde mesófilo, BP- Bosque de pinos, SAB- Sabanas de arenas blancas.

VARIABLES AMBIENTALES		RIQUEZA
		Tau_b de Kendall
PRECIPITACION	Coefficiente de correlación	,143
	Sig. (bilateral)	,493
TEMPERATURA	Coefficiente de correlación	,053
	Sig. (bilateral)	,810
ARIDEZ	Coefficiente de correlación	-,233
	Sig. (bilateral)	,212
BSM	Coefficiente de correlación	,142
	Sig. (bilateral)	,518
BP	Coefficiente de correlación	,185
	Sig. (bilateral)	,401
SAB	Coefficiente de correlación	,236
	Sig. (bilateral)	,285

BG	Coeficiente de correlación	,065
	Sig. (bilateral)	,769
BSEM	Coeficiente de correlación	-,244
	Sig. (bilateral)	,268
BPM	Coeficiente de correlación	-,225
	Sig. (bilateral)	,308
SUELO	Coeficiente de correlación	,025
	Sig. (bilateral)	,902
ALTITUD	Coeficiente de correlación	,176
	Sig. (bilateral)	,425
FORMACIÓN VEGETAL**	Coeficiente de correlación	-,599
	Sig. (bilateral)	,003

\*\* La correlación es significativa al nivel 0,01 (bilateral).

\* La correlación es significativa al nivel 0,05 (bilateral).

Las especies *Davilla nitida*, *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus* y *Curatella americana* pueden habitar en las denominadas sabanas de arenas blancas de Cuba occidental. Estas zonas se hallan vinculadas a los pinares de llanura que se desarrollan en suelos arenosos de estos lugares; son pinares abiertos de copa separada donde en el estrato arbustivo podemos encontrar a estos taxones.

Las especies cubanas de Dilleniaceae, con excepción de *Doliocarpus herrerae* y *D. multiflorus* ocupan los más variados ambientes ecológicos, lo que les permite alcanzar una amplia distribución por el archipiélago, fundamentalmente en la zona occidental, se encuentran la mayoría en bosque siempreverde mesófilo, bosque semideciduo mesófilo, bosque de Pinos, sabanas de arenas blancas, bosque en galerías y bosque pluvial montano, siempre por encima de los 19 y hasta los 26 grados centígrados de temperatura, por debajo de los 1000 m de altitud, entre los 1500 y 2200 mm de precipitación pluvial y en los suelos ferralíticos calcáreos, serpentinas, aluviales, cuarcíticos y húmicos carbonatados y carmelitas tropicales.

La especie *Doliocarpus herrerae* constituye la única especie endémica en Cuba occidental. *Doliocarpus multiflorus* presenta una distribución disyunta ya que aparece en Pinar del río y en la provincia de Granma. La diversidad de hábitats en que aparece la subespecie *Doliocarpus dentatus*, evidencia la plasticidad de la misma desde el punto de vista ecológico, lo que hace pensar que no tiene preferencia por el sustrato. La especie *Davilla nitida* es selectivamente higrófila y aparece siempre en cañadas y lugares húmedos, es capaz de ocupar los más variados ambientes ecológicos, presente en todo

tipo de suelo, en Cuba se distribuye de manera bastante uniforme por la zona occidental, y sólo se encuentra raras veces en el centro y el oriente del país (Fig 27.). La especie *D. nitida* es muy agresiva en su migración como lo indica su amplia distribución en el Neotrópico. *Tetracera volubilis* subsp. *volubilis* puede aparecer trepando a los árboles y formando parte del estrato arbustivo del bosque pluvial montano.

## 4.6. Sistemática Filogenética

### 4.6.1. Análisis Cladístico

A lo largo de la historia el estudio sistemático de la familia Dilleniaceae ha sufrido diferentes tratamientos en cuanto a su ubicación taxonómica. De acuerdo con Kubitzki en (Aymard, 1997a), debido a la cantidad de paralelismos y caracteres de distribución reticulada, una clasificación supragenérica natural de la familia es virtualmente imposible. Aymard (1997a) sugirió que teniendo en cuenta el considerable volúmen de caracteres morfológicos disponibles, estudios adicionales como análisis cladísticos basados en datos morfológicos y moleculares serían necesarios para elucidar una clasificación supragenérica más natural.

El primer intento de análisis filogenético se realizó por Pérez, 1998, determinándose el grupo hermano para la familia, y se define un sistema de clasificación filogenético, que apoya las categorías propuestas con anterioridad. Más tarde Horn (2002), basado en datos moleculares realiza un análisis filogenético, aunque no tiene en cuenta a todos los géneros de la familia. Tomando en consideración los resultados de Pérez (1998), incluyendo un nuevo género descrito para la familia y utilizando nuevos caracteres se realizó el siguiente estudio filogenético.

El análisis cladístico de los 13 taxones resultó en cuatro cladogramas igualmente parsimonioso (Fig. 36) con una longitud de 50 pasos, un índice de consistencia de 0.68 y un índice de retención de 0.66, a estos árboles se les aplicó el consensus estricto (Fig. 37) y 8 grupos monofiléticos fueron resueltos: 1) PAC, DID, SCH, HIB, DIL, CUR, PIN, DAV, TET, DOL y NEO (hábito lianas, estipulas ausentes, estaminodios presentes); 2) DID, SCH, HIB, DIL (simetría floral zigomórfica, estambres fusionados); 3) SCH, HIB, DIL

(dehiscencia poricida de las tecas); 4) HIB, DIL (Dehiscencia longitudinal y poricida de las tecas, de 1 -10 carpelos); 5) CUR, PIN, DAV, TET, DOL y NEO (contorno angular de los miembros de los vasos, conectivo de los estambres ensanchado y grueso, anatomía del tallo con estructuras anómalas, carpelos fusionados); 6) DAV, TET, DOL y NEO (carpelos libres); 7) DAV, TET (anatomía del tallo con o sin estructuras anómalas) y 8) DOL, NEO (inflorescencia no ramiflora), el género *Acrotrema* resultó el grupo hermano del resto de los géneros de la familia. Los clados 1 y 5 fueron los mejores soportados por el bootstrap, con 50 y 60 % respectivamente.

El análisis mostró que existen 2 grupos monofiléticos distintivos, en el grupo formado por los géneros paleotropicales se observa una politomía entre *Pachynema* y el resto de los géneros del Paleotrópico, ya que *Pachynema* en los cladogramas resultantes se comporta de formas distintas, en una, como un grupo independiente junto al género *Acrotrema*, ya que ambos géneros presentan hábito herbáceo (carácter 0) o en otras topologías como grupo hermano del clado formado por los géneros (*Didesmandra*, *Schumacheria*, *Hibbertia* y *Dillenia*) ya que comparte con los mismos los caracteres ausencia de estípulas (2) y presencia de estaminodios (5). Este grupo último grupo se sustenta por las sinapomorfias: simetría floral zigomórfica (carácter 4) y estambres fusionados (carácter 15). Por otra parte los géneros Neotropicales están bien definidos por 4 sinapomorfias: contorno circular de los miembros de los vasos (carácter 12), conectivo de los estambres ensanchado y grueso (carácter 16), anatomía del tallo con estructuras anómalas (carácter 18) y carpelos fusionados (carácter 20). En este grupo se observa una politomía entre los géneros *Curatella* y *Pinzona* con respecto al resto de los géneros del Neotrópico, esto es debido a que en los cladogramas resultantes varía la posición de estos géneros, por un lado el carácter 20 (carpelos completamente fusionados) separa en un clado independiente a los géneros *Curatella* y *Pinzona*, ya que el resto de los géneros de este grupo los presentan libres y por otra parte el género *Curatella* se separa por el hábito arbustivo o pequeño arbolito (carácter 0) y *Pinzona* se comporta como grupo hermano del resto de los géneros del Neotrópico ya que comparte el carácter hábito en forma de liana.

En el árbol resultante, el clado que corresponde con la subfamilia Tetraceroideae se comporta como un grupo monofilético, no así la subfamilia Dillenoideae. La topología del cladograma discrepa de los criterios tradicionales en subdividir a la familia en tres tribus

(Takhtajan, 1987), por cuanto el género *Acrotrema* incluido en la tribu Dillenieae aparece como hermana del resto de las tribus. En este sentido es insostenible esta clasificación debido a la naturaleza polifilética de la tribu Dillenieae, por cuanto los géneros que la integran no comparten un mismo antecesor directo y están sustentadas por novedades adquiridas paralelamente durante el transcurso de la evolución (carácter 3). Por otra parte, la tribu Hibbertieae es de naturaleza parafilética debido a que los géneros que la conforman no constituyen un grupo monofilético y está formando el género *Hibbertia* parte del clado, que agrupa los géneros bajo la tribu Dillenieae, lo que equivale a decir en tal caso, esta categoría queda sustentada únicamente por caracteres que lejos de ser novedades evolutivas constituyen simplesiomorfias.

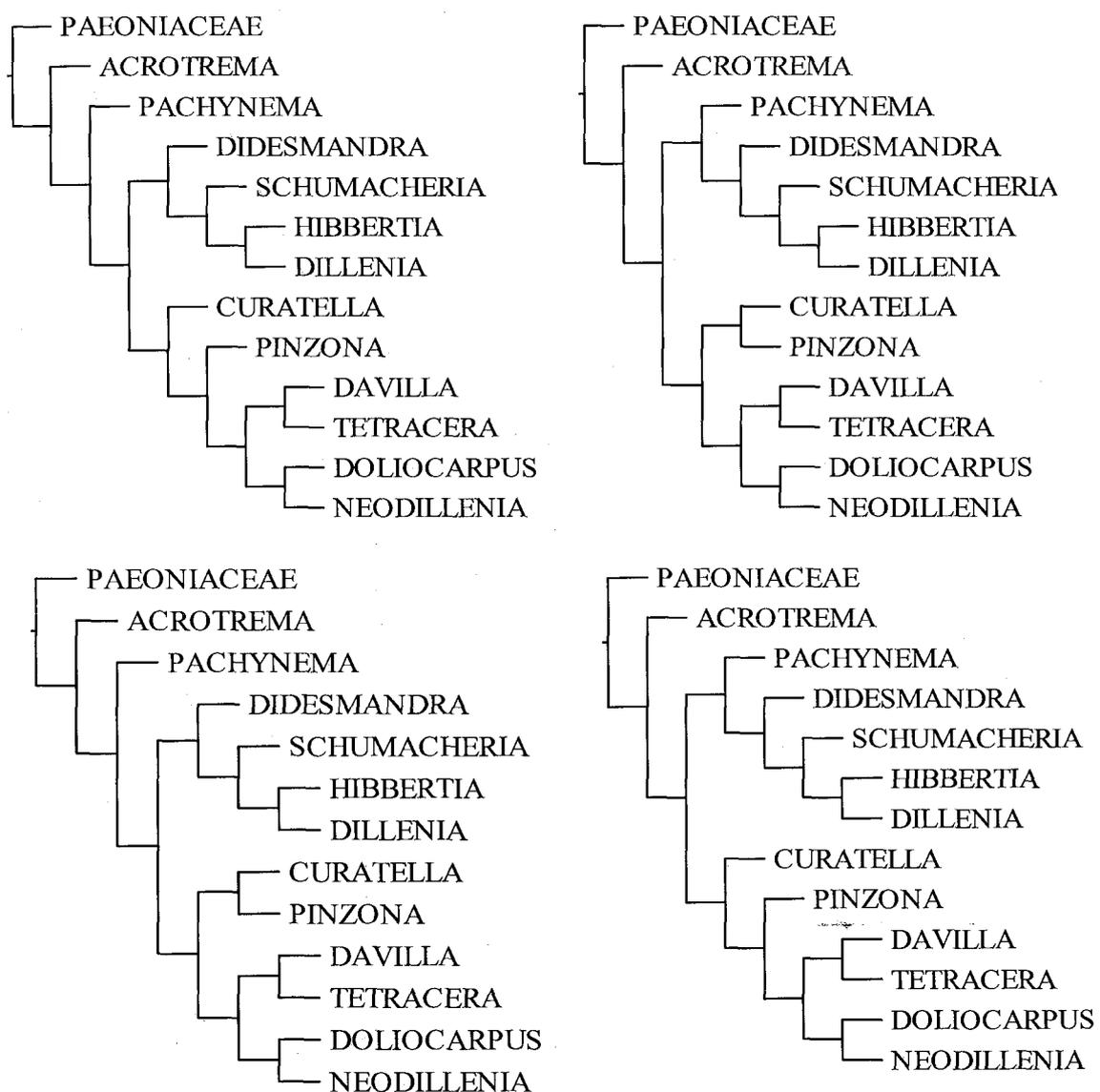


Fig. 36. Topología de los cladogramas igualmente parsimoniosos obtenidos en el análisis cladístico.

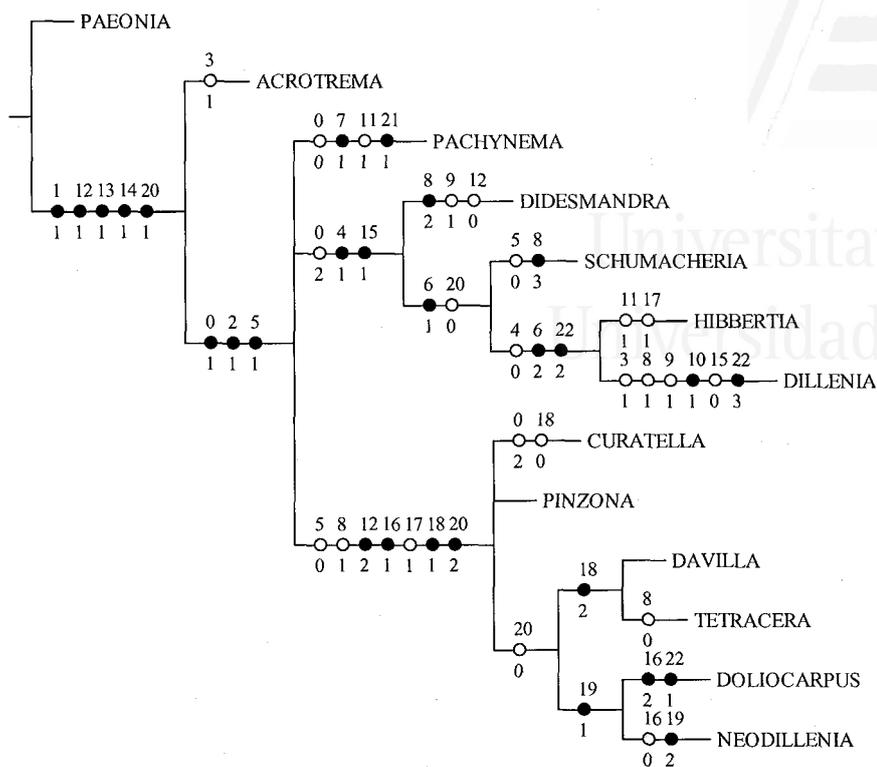


Fig. 37. Consensus estricto obtenido de los cuatro cladogramas más parsimoniosos para la familia Dilleniaceae. ○ Círculo blanco con un 1 debajo significa paralelismo y con un 0 debajo significa reversión. ● Círculo negro significa apomorfía. El número encima de los círculos corresponde con el número del carácter.

Según nuestros resultados se podría asignar nuevamente al género *Acrotrema* la categoría de tribu según Gilg y Wedermann (1925) y fusionar las tribus Dillenieae e Hibbertieae, bajo el epíteto de la primera, los cuales constituyen un grupo monofilético sustentados por caracteres derivados o sinapomorfías. Se considera por estas razones la siguiente clasificación:

Tabla 28. Sistema de clasificación filogenética propuesto para la familia Dilleniaceae, basado en las apomorfías detectadas en el cladograma

Familia Dilleniaceae

Subfamilia Tetraceroideae

Tribu Tetracereae

Géneros: *Curatella*

*Davilla*

*Tetracera*

*Doliocarpus*

*Pinzona*

*Neodillenia*

Subfamilia Dillenoideae

Tribu Acrotremeae

Géneros: *Acrotrema*

Tribu Dillenieae

Géneros: *Dillenia*

*Schumacheria*

*Didesmandra*

*Hibbertieae*

*Pachynema*, *sedis mutabilis* (posición cambiante)

#### 4.6.2. Análisis de los caracteres.

El cladograma muestra que la mayoría de los géneros de la familia tienen el estado apomórfico del carácter hábito lianas, arbustos o árboles (carácter 0), excepto en los géneros *Acrotrema* y *Pachynema* que presentan hábito herbáceo o pequeños arbustos.

Con respecto a la presencia de rafidios (carácter 1) constituye una sinapomorfía para la familia y es uno de los que ha permitido separar la familia del resto de las magnoliales, es un carácter derivado dentro de las angiospermas.

Todos los géneros de Dilleniaceae presentan estípulas (carácter 2), en *Acrotrema* se produce el cambio a plesiomórfico.

La ausencia de pelos glandulares (carácter 3) se comporta como un carácter plesiomórfico para los géneros neotropicales, así como en la mayoría de los géneros del viejo mundo, y se muestra como una novedad evolutiva la presencia de pelos glandulares en los géneros *Dillenia* y *Acrotrema*.

El carácter simetría floral (carácter 4) muestra también su estado plesiomórfico de actinomorfa en los géneros del nuevo mundo y algunos del Paleotrópico, siendo zigomórficas en *Dillenia* y *Acrotrema*.

La reducción de estambres fértiles a estaminodios y de ahí a la pérdida de estos últimos para reducir el número de estambres a medida que mejora la polinización en el curso de la evolución es una tendencia general de las angiospermas, por lo que la presencia de estaminodios (carácter 5) en los géneros *Hibbertia*, *Didesmandra*, *Dillenia* y *Pachynema* constituye un carácter derivado. El grupo paleotropical ha ido perdiendo estambres (lo cual está bien ejemplificado en *Hibbertia*) posiblemente en los grupos más arcaicos, mientras que en los grupos Neotropicales probablemente se originaron con menos estambres y por eso en ellos la pérdida de estambres no ha sido tan marcada.

El grupo neotropical presenta dehiscencia longitudinal (carácter 6) que constituye en nuestro análisis una reversión a su estado ancestral, sólo en el género *Schumacheria* se observa la dehiscencia poricida que representa un estado derivado dentro de las angiospermas en general, los géneros *Hibbertia* y *Dillenia* pueden presentar los dos estados del carácter.

Excepto el género *Pachynema*, el resto del grupo presenta filamento no dilatado (carácter 7) que constituye un estado plesiomórfico del carácter.

A diferencia de los géneros *Tetracera*, *Hibbertia*, *Acrotrema* y *Pachynema* que presenta el fruto en folículo (carácter 8), los géneros estrictamente Neotropicales así como *Dillenia* tienen fruto en cápsula, *Didesmandra* en nuez y *Schumacheria* en baya, que constituyen los estados derivados del carácter tipo de fruto.

La dehiscencia del fruto (carácter 9) en la mayoría de los géneros de la familia excepto en *Didesmandra* y *Dillenia* representa un estado basal así como en las angiospermas en general. Los dos géneros paleotropicales que tienen fruto indehisciente podría ser a causa del cáliz acrescente y carnoso que provocó primero una falsa y después verdadera indehiscencia.

Sólo el género *Dillenia* presenta semillas exariladas (carácter 10), constituyendo una autapomorfía, manteniéndose en la familia el carácter basal de semillas ariladas, este carácter es muy variable dentro del grupo que pueden tener arilo entero y blanco como en *Davilla*, anaranjado en *Pinzona*, arilo fimbriado o profundamente laciniado en *Tetracera*.

Excepto en los géneros *Hibbertia* y *Pachynema*, la testa no crustácea en la semilla (carácter 11) constituye en el resto de los géneros de Dilleniaceae una reversión, aunque este carácter constituye una novedad evolutiva de las angiospermas.

El contorno de los miembros de los vasos (carácter 12) se presenta como una novedad evolutiva en la familia, el grupo del nuevo mundo tiene contorno circular y el paleotropical de angular a circular con una reversión a angular en el género *Didesmandra*.

La presencia de flavonoides (carácter 13) y la ausencia de disco nectarífero (carácter 14) constituyen sinapomorfías de la familia que la distingue como grupo monofilético. Los estambres libres (carácter 15) constituyen el estado plesiomórfico en la mayoría de los géneros de Dilleniaceae, sólo *Hibbertia*, *Schumacheria* y *Didesmandra* presentan estambres fusionados constituyendo una novedad evolutiva para estos géneros.

Excepto los géneros *Neodillenia* y *Doliocarpus*, este último con ambas formas del

conectivo, el resto del grupo Neotropical presenta conectivo de los estambres ensanchado y grueso (carácter 16) que constituye un estado derivado del carácter.

Los estambres en fascículos (carácter 17) constituyen el estado plesiomórfico en la mayoría de los géneros paleotropicales de Dilleniaceae, sólo *Hibbertia* presenta estambres no fasciculados, constituyendo una novedad evolutiva para el resto de los géneros.

El presentar estructuras anómalas en la anatomía del tallo (carácter 18), constituye una sinapomorfia en los géneros Neotropicales a excepción de *Curatella*.

La mayoría de los géneros de Dilleniaceae presentan inflorescencia no ramiflora (carácter 19), sólo *Neodillenia* y *Doliocarpus* pueden tener inflorescencia ramifloras.

Los carpelos libres (carácter 20), pueden aparecer como el estado plesiomórfico tanto en géneros Neotropicales como paleotropicales, sólo los géneros *Didesmandra*, *Acrotrema*, *Pachynema*, presentan los estados derivados del carácter, que son carpelos connados en la base y *Pinzona* y *Curatella*, carpelos fusionados.

La ausencia de hojas en *Pachynema* (carácter 21), constituye una novedad evolutiva del grupo.

A excepción del género *Pachynema* el resto de los géneros paleotropicales presentan las flores sésiles o subsésiles (carácter 22), los géneros Neotropicales tienen flores pediceladas y *Tetracera*, *Doliocarpus* y *Neodillenia* pueden presentar ambos estados del carácter.

## 4.7. Biogeografía Histórica

### 4.7.1. Determinación de Áreas de endemismo

A las 115 especies correspondientes a los géneros Neotropicales: *Doliodarpus*, *Davilla*, *Tetracera*, *Pinzona*, *Curatella* y *Neodillenia* (Tabla 29) se les aplicó el Análisis de Parsimonia de Endemismo (PAE) (Rosen, 1988) con la modificación propuesta por Morrone (1994).

A partir de la matriz de datos (Tabla 30), se obtuvieron 12 cladogramas igualmente parsimoniosos con un total de 213 pasos cada uno, un  $Ci= 0.53$  y un  $Ri= 0.54$ .

El cladograma resultante de la aplicación del consenso estricto a los árboles mencionados (Fig. 38) permite definir seis ramas terminales (correspondientes a seis áreas diferentes), distinguibles por la cantidad de endemismos que reúnen.

Las áreas resultantes están delimitadas fundamentalmente por especies de los géneros *Doliodarpus* y *Davilla*; sólo cinco especies del género *Tetracera* se ubican dentro de las áreas Guayanas (cuatro especies) y sureste de Brasil (una especie) y al sur de Venezuela y amazonia peruana se encuentran dos especies del género *Neodillenia*, en tanto que los géneros monotípicos *Curatella* y *Pinzona* están ampliamente distribuidos en el Neotrópico.

Las especies que identifican las áreas de endemismo de la familia en el Neotrópico, se ubican según la propuesta de modelo biogeográfico para América Latina y el Caribe (Morrone, 2001b), en cuatro subregiones: Caribeña, Amazónica, Chaqueña y Paranense.

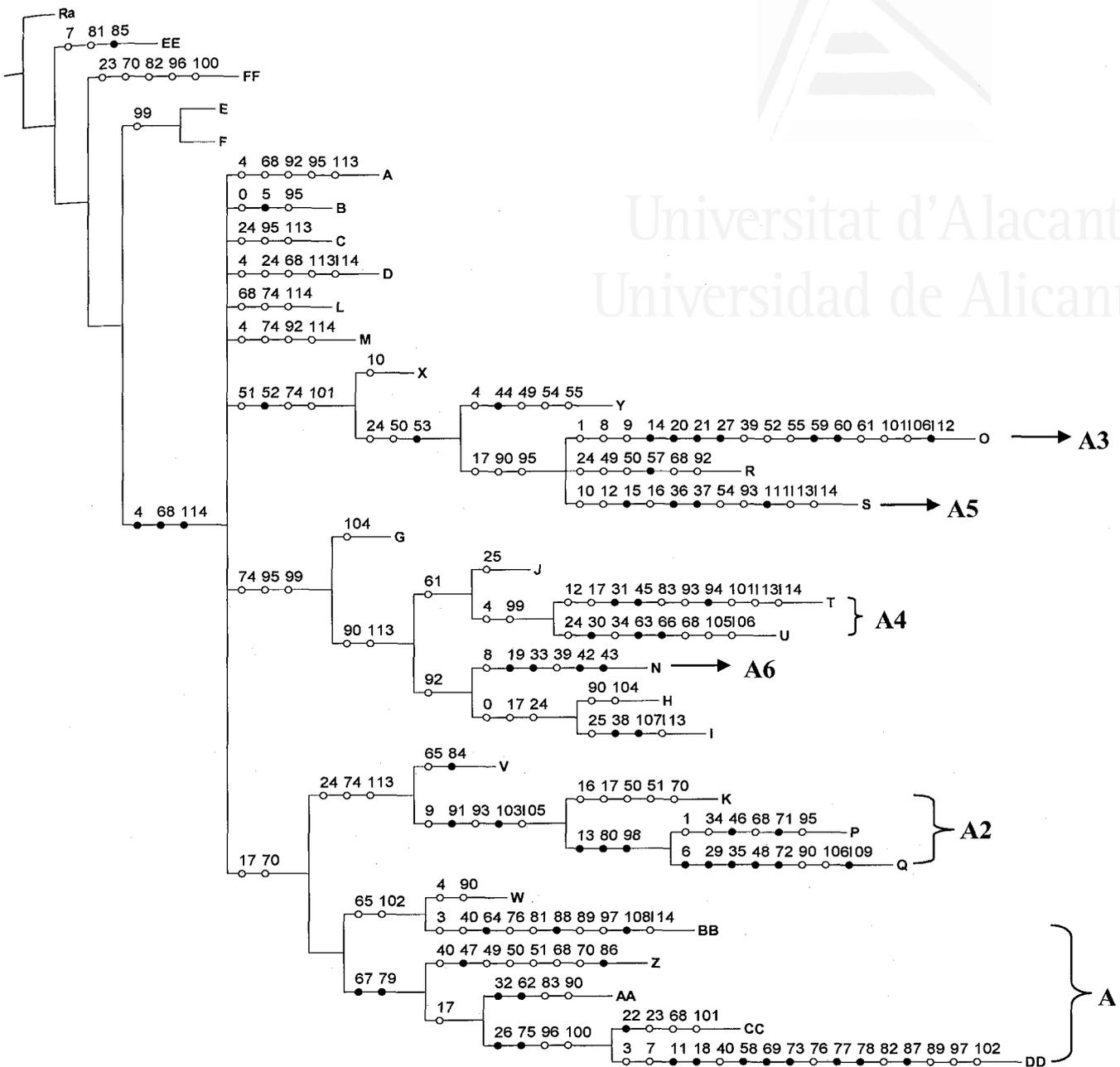


Fig. 38. Cladograma resultante de la aplicación del consenso estricto a los árboles obtenidos en el Análisis de Parsimonia de Endemismo con un  $Ci= 0.52$  y un  $Ri= 0.54$ , para la determinación de las áreas de endemismo de la familia Dilleniaceae en el Neotrópico. ● Círculo negro significa apomorfía (endemismos estrictos). El número encima de los círculos corresponde con la especie (Tabla 29) y la letra con las cuadrículas (Fig. 2).

Al clado de mayor cantidad de especies (BB+Z+AA+CC+DD), lo definen 20 endemismos. El segundo grupo, con 13 endemismos, corresponde a las cuadrículas (K+P+Q). Le sigue en cantidad de endemismos las ramas O y (T+U) con 7 y 6 endemismos respectivamente. Las ramas N y S, se individualizan por cuatro endemismos cada una, que constituyen otras tantas autapomorfias. Se observan otras áreas que presentan 1 ó 2 endemismos, a saber: B, EE, Y, I y V, que no llegan a constituir áreas de endemismo en atención a los criterios de Morrone (1994).

La unión de los puntos de distribución de las especies contenidas en cada uno de estos cladogramas o ramas, permitió definir los bordes de las áreas de endemismo (centros de especiación) (Müller, 1973; Platnick, 1991; Morrone, 1994); seis en total, todos ellos en las tierras bajas de América del Sur (Fig. 39), que permiten identificar esta región como área de diversificación para la familia Dilleniaceae. En lo adelante identificaremos estas áreas como A1, A2, A3, A4, A5 y A6.

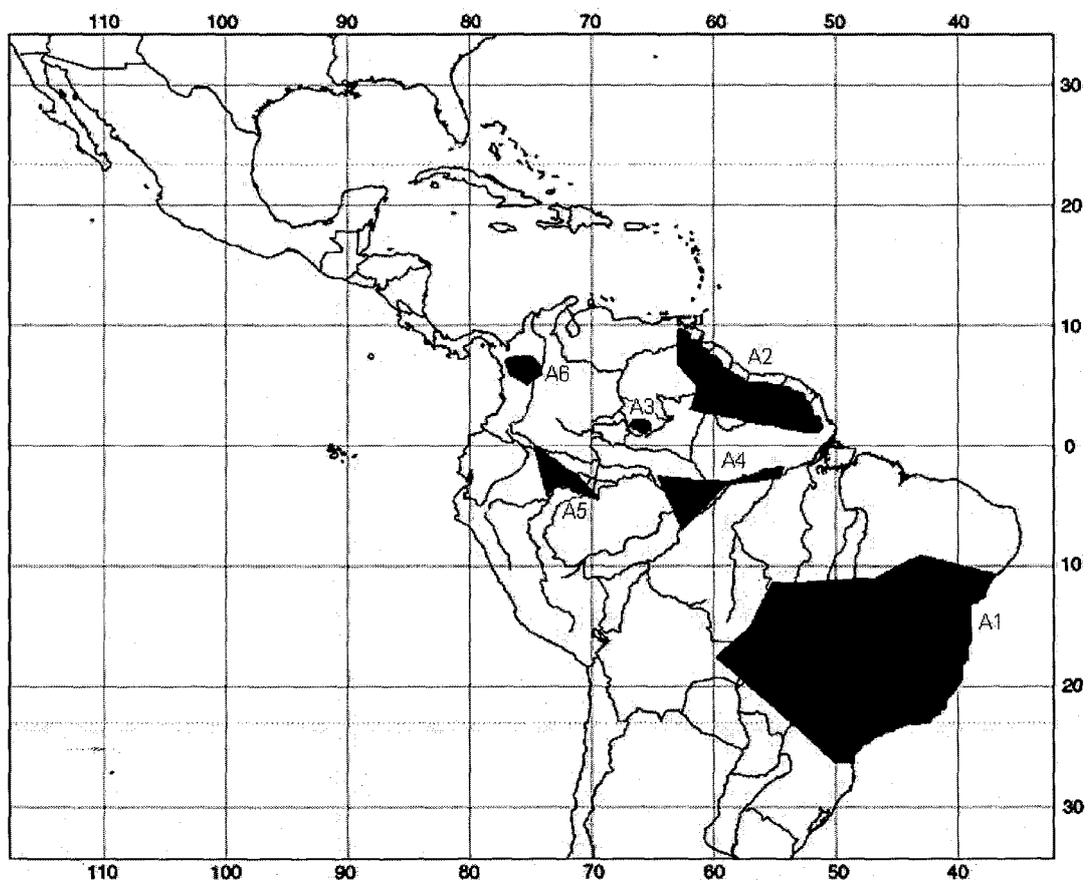


Fig. 39. Áreas de endemismo de las especies Neotropicales de la familia Dilleniaceae

## A1- Sudeste de Brasil

Se define por las especies: *Davilla angustifolia*, *D. elliptica*, *D. glabrata*, *D. glaziovii*, *D. grandiflora*, *D. sellowiana*, *D. macrocarpa*, *D. papyracea*, *D. lacunosa*, *D. cuatrecasasii*, *D. rugosa* var. *riedelii*, *Doliocarpus elliptifolius*, *D. glomeratus*, *D. grandiflorus*, *D. lancifolius*, *D. sessiliflorus*, *D. Kubitzki*, *D. lombardii*, *D. major* ssp *littoralis* y *Tetracera bomii*, que se ubican en los bosques lluviosos de la costa Atlántica (Cabrera y Willink, 1973) y en el extremo sur de Mato Grosso, desde Diamantina en Minas Gerais, pasando por Río de Janeiro, Guanabara, Sao Paulo hasta San Francisco do Sur en Santa Catarina.

Esta área presenta el relieve más accidentado de Brasil, sobre la base de formaciones cristalinas, constituye la de mayor porcentaje de endemismo y extensión. Se ubica dentro de dos subregiones biogeográficas (Morrone, 2001b), la subregión Chaqueña y subregión Paranaense; dentro de la primera se encuentra en la Provincia del Cerrado y en la segunda subregión en la provincia del Bosque Atlántico Brasileño y el Bosque Paranaense.

Entre las características bioclimáticas más sobresaliente de esta área de endemismo, tenemos que el clima es subtropical húmedo con precipitación media anual superior a los 2000 mm (Whitmore y Prance, 1987) y de 1100 - 1600 mm en el Cerrado que se concentra en un período de 6 a 7 meses.

El Cerrado representa uno de las mayores complejos de sabana / bosque del mundo. Posee bosques abiertos con árboles bajos de 8-12 m de altura, un estrato de arbustos y otro de hierbas (especialmente rico en gramíneas y leguminosas). También existen sabanas y bosques en galería a lo largo de los ríos (Cabrera y Willink, 1973), que son muy importantes para el mantenimiento de la diversidad y son rutas de dispersión de un número considerable de plantas originarias de la Amazonia y la Mata Atlántica (Russell *et al.*, 1999). El Cerrado constituye la segunda ETP de Brasil.

Dentro de la familia, la especie *Curatella americana*, constituye una de las especies características de este tipo de vegetación, muy común también en las sabanas amazónicas, la distribución de especies como ésta, ha sido utilizada anteriormente

como evidencia de distribuciones continuas de las sabanas y muchas de ellas están adaptadas para la dispersión a larga distancia (Whitmore y Prance, 1987), constituyendo en este caso *C. americana* un ejemplo de este planteamiento, ya que es una de las especies de más amplia distribución en el Neotrópico dentro de la familia.

La Provincia del Bosque Atlántico Brasileño o la Mata Atlántica como también se le llama, constituye la tercera formación vegetal más extensa de Brasil (después de la Amazonia y el Cerrado) y es la segunda en diversidad biológica después de la región amazónica, se caracteriza por bosques nublados con árboles altos (30-40 m de altura), un estrato bajo de palmeras, y muchas lianas y epífitas.

La gran diversidad de especies en los bosques de la Costa Atlántica y su alto porcentaje de endemismos, indica que esta área ha sido relativamente estable durante los cambios climáticos del Pleistoceno, época durante la cual la región pudo ser refugio de numerosas especies. Más tarde, los bosques mesofíticos que aparecen a lo largo del curso de las aguas y en pequeñas islas en la región del Cerrado, contribuyeron a restablecer la continuidad de los bosques en la Amazonia (Whitmore y Prance, 1987). Las especies que aparecen en estos bosques están mucho más relacionadas con las especies de la Amazonia que con las del Cerrado. Ejemplo de estas especies lo es *Davilla elliptica*, con una distribución más o menos continua a través de los bosques de galería del Planalto

Haffer (1969, 1974, 1977, 1982) postuló a través de la Hipótesis de Refugios Pleistocénicos que la disminución en la temperatura y humedad durante los períodos glaciales redujo y fragmentó a los bosques, lo que resultó en un archipiélago de parches o refugios. Esto resultó en especiación dentro de las biotas aisladas, y sin embargo, disminuyó la diversidad y endemismo a través de los bosques de las tierras bajas Neotropicales (Vanzolini y Williams, 1970; Prance, 1982; Lourenço, 1986). Por ello, un número de especies que probablemente fueron envueltas en el ciclo de refugio - expansión del Pleistoceno, son hoy miembros de diversas comunidades de bosques tropicales y subtropicales en América del Sur, tales como las representadas en los estados de Sao Paulo y Paraná (Prado y Gibbs, 1993). Sin embargo Colinvaux (1997, 1998), ha argumentado recientemente que estos cambios climáticos no fueron lo suficientemente áridos para fragmentar el bosque amazónico y que la vicarianza se

produjo porque se crearon islas en áreas elevadas. Por ello, la teoría de refugios tendría los hechos 'invertidos': se habría producido un archipiélago de islas mientras que el bosque permaneció intacto (Colinvaux *et al.*, 1996, 2000; Colinvaux, 1997; Colinvaux y Oliveira, 1999).

De acuerdo con Cabrera y Willink (1973) y Müller (1973), la provincia del Bosque Atlántico Brasileño se halla estrechamente relacionada con las provincias de la subregión Amazónica. Morrone y Coscarón (1996), mediante un análisis de parsimonia de endemismos basado en taxones de hemipteros de la familia Reduviidae, hallaron que esta provincia se relaciona más estrechamente con la provincia del Bosque Paranaense.

## A2- Guayanas

Segunda en cuanto a presencia de endemismos estrictos, y representada por las especies: *Davilla alata*, *D. steyermaekii*, *D. strigosa*, *Doliocarpus gracilis*, *D. guianensis*, *D. sagotianus*, *D. spatulifolius*, *D. aureobaccus*, *D. pruskii*, *Tetracera asperula*, *T. tigarea*, *T. maguirei* y *T. surinamensis*, se ubica al Noroeste de América del Sur en el Escudo Guayánico, entre Venezuela, Colombia, Guyana, Surinam, Guayana Francesa y el noroeste del Brasil, presenta un relieve dominado por altas y elevadas mesetas tabulares de areniscas, conocidas como tepuis, de más de 2000 m de altitud, es una región que recibe inmensas precipitaciones, por lo que está densamente cubierta de selvas intercaladas por sabanas (Cabrera y Willink, 1973; Morrone *et al.* 2000).

Esta área corresponde a la subregión Amazónica, que es la de mayor extensión de la región Neotropical y dentro de esta subregión a la provincia de la Guyana Húmeda. Ya este centro, geológicamente muy antiguo (Gentry, 1982), había sido mencionado por la diversidad de especies (Haffer, 1969; Prance, 1973, 1979). Se caracteriza por un alto grado de endemismo, más de la mitad de las 8000 especies de plantas vasculares de esta provincia son endémicas de la misma (Maguire, 1970) y un clima tropical húmedo, con precipitaciones medias anuales de 1500 - 3000 mm.

Datos palinológicos de las tierras bajas guyánicas indican la existencia de sabanas durante los períodos glaciales, en los que el nivel del mar disminuía (Duellman, 1982).

Actualmente la vegetación es de sabanas alternando con bosques húmedos (Cabrera y Willink, 1973; Dinerstein *et al.*, 1995).

Aunque esta provincia ha sido separada de las restantes provincias Amazónicas en un dominio diferente (Cabrera y Willink, 1973), sus relaciones con ellas son evidentes (Müller, 1973; Cortés y Franco, 1997). De acuerdo con Müller (1973), la provincia de la Guyana Húmeda se relaciona con las provincias del Napo, Ucayali y Pará.

#### A3- Amazonia venezolana

La definen las especies: *Dollicarpus areolatus*, *D. carnevaliorum*, *D. leiophyllus*, *D. liesneri*, *D. ortegae* y *D. paucinervis*, que se establecen en la amazonia al sur de Venezuela, cuyos áreas de endemismo se caracterizan por el bajo número de especies (Gentry, 1982).

Esta área se ubica dentro de la subregión Amazónica y pertenece a la provincia del Imerí. Por su ubicación casi central respecto a las otras áreas, es posible que esta, una vez superadas las condiciones adversas del Pleistoceno, sirviera como vía de comunicación entre las otras. La precipitación media anual es de 2000 - 3000 mm y presenta un clima tropical húmedo.

De acuerdo con un análisis de parsimonia de endemismos basado en especies de primates (Silva y Oren, 1996), la provincia del Imerí se relaciona con las provincias de Napo y Madeira.

#### A4- Amazonia brasileña

Se caracteriza por la presencia de las especies: *Davilla pedicellaris*, *Dollicarpus prancei*, *D. humboltianus*, *D. dasyanthus*, *D. aracaensis* y *Tetracera amazonica*.

Se ubica en la subregión Amazónica, en la provincia de Varzea al Noroeste del Brasil - noroeste de Perú (Morrone, 2000) y norte de la provincia de Madeira. Se presentan en esta área bosques húmedos.

De acuerdo con un análisis de parsimonia de endemismos basado en especies de primates (Silva y Oren, 1996), la provincia del Madeira se relaciona con la provincia del Napo.

#### A5- Amazonia peruana

Delimitada por: *Doliocarpus gentryi*, *D. hispidus*, *D. pipolyii* y *Neodillenia peruviana* se ubica al noreste de Perú, en la región de Iquitos, cerca de los ríos Amazonas, Napo y Nanay, con una precipitación media anual de 2500 - 3000 mm y un clima tropical permanentemente húmedo.

La encontramos formando parte de la provincia del Napo y el extremo occidental de la provincia de Varzea, dentro de la subregión Amazónica.

Los bosques tropicales lluviosos de las tierras bajas de la Cuenca Amazónica y la región transandina, presentan un extenso sistema de ríos con meandros, que crean mosaicos de hábitats (Dinerstein *et al.*, 1995) y poseen una de las biotas más ricas y diversas del mundo. Algunas evidencias crecientes muestran claramente que estas vastas áreas de bosques tropicales, fueron modificadas extensamente durante el Cuaternario (hace un millón de años), aún cuando éstas permanecieron tropicales durante períodos glaciales (Duellman, 1982).

Es probable que en la especiación de esta área haya influido la orogenia de la precordillera andina. Según Simpson (1975) los Andes, extendiéndose a lo largo de Sudamérica, constituyen la característica orogénica dominante del subcontinente, que separa las tierras bajas tropicales en regiones cis-andina (amazónica) y trans-andina (chocoana).

Aunque los Andes se formaron principalmente durante el Terciario, las últimas orogenias ocurrieron al final de éste o durante el Cuaternario, sumándose sus efectos a las fluctuaciones climáticas de este período, consideradas como un factor importante en la expansión de la distribución de la biota andina (Haffer, 1970, 1974; Van der Hammen, 1972).

En cuanto a las vertientes amazónicas de los Andes, existen condiciones para pensar en refugios forestales discontinuos en la base de los Andes (Haffer, 1979), con predominancia de un esquema espacial aún hoy observable en las zonas de contacto entre los bosques y las sabanas del Orinoco (Ab' Saber, 1977).

De acuerdo con un análisis de parsimonia de endemismos basado en especies de primates (Silva y Oren, 1996), la provincia de Napo se relaciona con la provincia de Madeira.

La primera explicación de los patrones de distribución de la subregión Amazónica fue propuesta por Wallace (1852), quien consideró que los ríos de la cuenca Amazónica habrían actuado como barreras a la dispersión. Otros autores (Croizat, 1958, 1975; Cracraft y Prum, 1988; Bush, 1994; Patton *et al.*, 2000) han retomado la hipótesis de Wallace, postulando cambios precuaternarios para explicar los patrones de distribución de un gran número de taxones de la Amazonia. El reciente análisis de Patton *et al.* (2000) confirma la existencia de patrones vicariantes en la fauna de mamíferos amazónicos.

Una tercera explicación para los patrones de distribución amazónicos es la hipótesis del 'lago amazónico' (Frailey *et al.*, 1988). De acuerdo con ella, durante el pleistoceno tardío-holoceno temprano existió un lago en cuyos márgenes se habrían producido disyunciones entre fragmentos de bosque, y luego constituido en área de especiación.

La subregión Amazónica (Morrone y Coscarón, 1996), se relaciona más estrechamente con la subregión Caribeña que con las restantes subregiones Neotropicales.

#### A6- Chocó (Colombia)

Existe un grupo de especies del género *Doliocarpus* que caracterizan el área: *D. chocoensis*, *D. nitidus*, *D. foreroi* y *D. lopez-palacii*. Estas especies se ubican dentro de la subregión Caribeña en las provincias del Chocó y norte de la provincia Cauca. Estas áreas se caracterizan por presentar bosques húmedos, aunque en la segunda también pueden existir bosques secos.

Según Müller (1973) estas regiones se relacionan con diferentes áreas centroamericanas y amazónicas, entre ellas, la Guyánica.

Nuestros resultados no son de extrañar, por cuanto la mayor cantidad de endemismos en América del Sur según Cabrera y Willink (1973) se concentran en el dominio amazónico y guyánico, fundamentalmente en las pluvisilvas sudamericanas, en las que el área de endemismo del sudeste de Brasil constituye el límite sur (Raven *et al.*, 1992).

Según De Souza (2003) la Amazonia no es una unidad histórica, existen dos Amazonias distintas, una está relacionada con el Escudo de las Guyanas y la otra con el Escudo del Brasil, cada una de ellas tiene asociaciones con áreas no amazónicas. Las áreas de endemismo de la familia Dilleniaceae, se ubican en las biotas que conforman el Escudo de la Guyana (A2, A3, A4, A5, A6) y el Escudo de Brasil (A1).

Las áreas de endemismo resultantes coinciden en parte con algunas áreas biogeográficas propuestas por Cabrera y Willink (1973) (Fig. 40), pertenecientes a los dominios amazónico y guyánico, y con algunas áreas de endemismo propuestas por Prance (1979) (Fig. 41), luego del análisis de la distribución de cinco familias de angiospermas leñosas. De acuerdo a sus criterios, tenemos que:

- El área A1 está contenida en las provincias Atlántica (centro sur), Paranense y el Cerrado, en el dominio amazónico y desborda un tanto al área de endemismo de Río - Espírito Santo.
- El área A2 está contenida en la provincia Amazónica (dominio amazónico) y ecotonos de la provincia Guyana (dominio guyánico) y coincide con las áreas de endemismo del oeste y este de las Guyanas.
- Las áreas A3, A4 y A5 están contenidas en la provincia Amazónica (dominio amazónico). La primera coincide con el área de endemismo de Imerí, la segunda contiene a los centros Manaus y Trombetas, mientras que la última está incluida dentro del área de endemismo de Napo.

- El área A6 está incluida en la provincia Pacífica y en el extremo norte de la provincia Alto Andina y coincide también con el extremo norte del centro del Chocó.

Indudablemente, el análisis cladístico no sólo resaltó las áreas de endemismo de la familia, sino incluso los resultados obtenidos confirman propuestas semejantes realizadas por otros autores, que emplearon para ello vías diferentes.

#### 4.7.2. Relaciones entre las áreas de endemismo

La delimitación de las áreas de endemismo, si bien constituye una metodología novedosa para ubicar y definir regiones en atención a su biota, no es suficiente para intentar esclarecer las relaciones existentes entre las mismas en atención a las especies que los definen, razón por la cual resulta interesante realizar un Análisis de Parsimonia de Endemismo (Rosen, 1988) con aquellas especies contenidas en las áreas de endemismo ya determinadas, más otras ubicadas en América Central y el Caribe, escogidas, estas últimas por su relación con nuestro país.

Se construyó una matriz (Tabla 31) que resume los datos de presencia - ausencia de 110 especies (Tabla 32) contenidas en las áreas de endemismo ya determinadas, más otras de América Central y el Caribe, el resto se distribuyen fuera de estas áreas y no se incluyeron en el análisis.

Del análisis de los datos se obtuvo un cladograma con un total de 129 pasos, un CI= 0.85 y un RI= 0.44, cuya topología (Fig. 42) revela un grupo sustentado por la presencia de *Davilla nitida* (13), *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus* (29), *Tetracera willdenowiana* subsp. *willdenowiana* (97) y *Curatella americana* (106).

Se observa un gran grupo monofilético (Grupo I), sustentado por las especies *Doliocarpus brevipedicellatus* subsp. *brevipedicellatus* (26) y *Doliocarpus major* subsp. *major* (45), del que se separa como grupo independiente la Amazonia venezolana, constituyendo junto con el área del sudeste de Brasil, la segunda área hermana del resto de las áreas, con diez endemismos estrictos, sin embargo presenta, debido a su posición central respecto al resto de las áreas amazónicas, especies comunes, entre ellas: *Doliocarpus savannarum*

(54), *Doliocarpus spraguei* (59) y *Tetracera willdenowiana* subsp. *emarginata* (101) con las Guayanas, *Doliocarpus dentatus* subsp. *latifolius* (73) y *Doliocarpus dentatus* subsp. *undulatus* (77) con la Amazonia peruana, *Doliocarpus amazonicus* subsp. *duckeanus* (81) con la Amazonia brasileña y *Doliocarpus dentatus* subsp. *esmeraldae* (72) con todas las áreas del Amazonia.

Las especies *Tetracera volubilis* (96) y *Pinzona coriacea* (105) identifican al resto de las áreas como un grupo, que a su vez se subdivide en dos subgrupos sustentados por la especie vicariante *Davilla kunthii* (9) que también se ubica en el sureste de Brasil y en Las Antillas como área independiente de ambos subgrupos, debido a la ausencia en esta área de las especies *Doliocarpus major* subsp. *major* (45) y *Tetracera willdenowiana* subsp. *willdenowiana* (97) que se distribuyen por el resto de las áreas de endemismos y que conquistaron la América Central a través del istmo de Panamá, aunque aún no han llegado a las Antillas. El primer subgrupo, constituye el área de las Amazonias brasileña, peruana y las guayanas y el segundo subgrupo se corresponde con el área del Caribe (Chocó y América Central).

Las dos especies mencionadas anteriormente *Doliocarpus brevipedicellatus* (26) y *Doliocarpus major* (45), que sustentan al grupo I, son representativas de aquellas que han sido capaces de colonizar Las Antillas siguiendo las dos vías que aparecen desde el Plioceno, a saber: el istmo de Panamá y el arco de las Antillas Menores.

La especie *Doliocarpus multiflorus* (46), se comporta como un paralelismo, indicativo también de eventos de dispersión y/o especiación a través de estas rutas migratorias. En Cuba, *D. multiflorus* se conocía hasta el momento tan sólo de su parte oriental (Bayamo). Recientemente se ha colectado en la región occidental (Sierra del Rosario) y se encontró un ejemplar de herbario en La Mora, Batabanó, lo que se amplía su areal de distribución. Al parecer, su arribo a Cuba se realizó entre el paleoceno y el eoceno inferior, a través del puente constituido por la cresta del Gran Caimán, hoy sumergida, que se extendía en dirección oeste desde la porción sureste de Cuba hasta Guatemala (Raven y Axelrod, 1974), refugiándose, durante las glaciaciones pleistocénicas, cuando las precipitaciones disminuyeron tanto en Cuba como en el resto de los trópicos, en las pluvisilvas de montaña, que constituían un nicho apropiado, con precipitaciones por encima de los 1000 mm (Ortega y Arcia, 1982). La disyunción orófila encontrada en esta especie ha sido

explicada por varios autores, ya que el fraccionamiento y expansión constante de las áreas, provocadas en la segunda etapa por las transgresiones marinas y en otras etapas por cambios en “la severidad del ambiente” (Cracraft, 1985) dieron lugar a eventos de este tipo, es decir, la aparición de vicariantes por fraccionamiento de las áreas (López, 1998). La colecta de La Mora en Batabanó es un hecho que debemos estudiar con más detalle.

*Tetracera hydrophila* (89) es un ejemplo de vicarianza, en este caso Los Andes sirvieron de barreras bióticas o geográficas, entre la región chocona y el noroeste de las localidades del Amazonia, ya que esta especie la encontramos en el Chocó, América Central y amazonia peruana.

El subgrupo IA, que comprende las áreas amazónicas: Guyanas (A2), Brasil (A4) y Perú (A5), están muy relacionadas, sustentadas por la presencia de especies como: *Doliocarpus amazonicus* subsp. *amazonicus* (24), esta no aparece en Guyana, *Doliocarpus paraensis* (50) que no se encuentra en Perú y *Tetracera costata* subsp. *costata* (87).

La presencia de especies vicariantes como *Doliocarpus macrocarpus* (43), *D. verruculosus* (61) definen el clado formado por las Guyanas y la Amazonia peruana. Hay otro grupo de especies que se comportan como paralelismos entre las áreas de endemismos amazónicos, entre ellos: *Doliocarpus paraensis* (50), *Doliocarpus dentatus* subsp. *esmeraldae* (72), *D. dentatus* subsp. *latifolius* (73), *D. dentatus* subsp. *ferrugineus* (74), *D. dentatus* subsp. *undulatus* (77) y *Davilla rugosa* (15) que sugieren la existencia de eventos que fragmentaron una biota más ampliamente distribuida en el pasado.

La especie *Davilla rugosa* (15) parece haber colonizado con igual éxito las áreas de las Guayanas y sudeste de Brasil, independientemente de los procesos de especiación que pudieron haber acontecido en estas áreas, empleando para ello mecanismos de adaptación morfológica o debido a barreras bióticas o geográficas entre ellas, los habitats xéricos entre el Bosque Atlántico Brasileño y los bosques lluviosos de las zonas bajas del Amazonia.

El subgrupo IB, formado por las áreas del Chocó y América Central, está sustentado por la especie *Tetracera portobellensis* (92) que evidencia a esta segunda región como una vía de migración más activa que la del arco antillano.

Se observa que aunque el área de Las Antillas aparece en el cladograma como un área independiente dentro del grupo I, las especies que la sustentan son de amplia distribución en el Neotrópico, comunes al resto de las áreas, sólo presenta un endemismo estricto *Doliocarpus herrerae* (38) en Cuba. Especies como *Doliocarpus major* subsp. *major* (45) y *Tetracera willdenowiana* (97), aparecen como una reversión, lo que nos sugiere una reciente migración hacia el norte a través del istmo de Panamá pero que aún no han colonizado el área del Caribe.

El análisis revela al sudeste de Brasil como el área más divergente, poseedora del mayor número de autapomorfias o endemismos estrictos respecto a las otras, de ahí que en nuestros resultados sea el área hermana del resto del grupo.

Si analizamos los resultados encontrados, se observa un primer evento vicariante que separó a las dilleniáceas de los bosques tropicales lluviosos en las tierras bajas del Neotrópico, en dos biotas: la Cis- Andinas (Amazonias peruanas, venezolanas, brasileñas, las Guayanas y los bosques de la Costa Atlántica brasileña) y trans- Andinas (América Central y Chocó). La separación de América del Sur durante todo el cenozoico temprano y la elevación de los Andes como una barrera geográfica entre los bosques bajos, ha sido decisivo para los patrones de endemismo de los bosques Neotropicales (Ron, 2000).

La separación de las áreas se debe a barreras bióticas o geográficas, por ejemplo: Los Andes constituye una barrera geográfica entre la región chocoana y el noroeste de las localidades de la Amazonia y los habitats xéricos entre el Bosque Atlántico Brasileño y los bosques lluviosos de las zonas bajas de la Amazonia.

Si tenemos en cuenta el criterio de De Souza (2003) con respecto a la Amazonia, observamos que el noroeste de la Amazonia tiene relaciones más recientes con América Central y las áreas al oeste de los Andes en Perú y Colombia, no así con el sudeste de la

Amazonia, que se relaciona más con la porción noreste de América del Sur. Ejemplo de ello, es la presencia de las especies *Doliocarpus brevipedicellatus* (26), *Tetracera volubilis* (96) y *Pinzona coriacea* (105), en el extremo noreste de América del Sur y su relación con la selva Atlántica. Ambas son biotas tropicales que se yuxtaponen, es decir, forman un ambiente forestal actualmente contiguo, pero que se originan de unidades históricas distintas en América del Sur, cuyo origen se remonta a la trasgresión marina del Cretácico que dividió la América del Sur.

Como puede verse, el cladograma resultante de la aplicación del Análisis de Parsimonia de Endemismo, permitió establecer los nexos que se establecen entre las áreas en atención a las especies que las definen, separándose claramente Brasil como grupo hermano del resto de las áreas de endemismo.



## 4.8. Panbiogeografía

### 4.8.1. Trazos individuales y generalizados

Se obtuvieron 115 trazos individuales, uno para cada especie estudiada (Figs. 43 a, b, c, d, e, f, g, h, i). Al superponerlos, se reconocieron 19 trazos generalizados (Figs. 44 (1, 2, 3, 4)) los cuales se describen a continuación, con base en las provincias biogeográficas reconocidas (Morrone, 2001b; Morrone *et al.*, 2002) .

Trazo generalizado 1 (Fig. 44 (1a)). Se ubica en la subregión Caribeña, desde Belice en la provincia del Golfo de México hasta el oeste de Pinar del Río de la provincia biogeográfica de Cuba. Definido por 4 especies: *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus*, *Davilla nitida*, *Curatella americana* y *Tetracera volubilis* subsp. *volubilis*, todas de amplia distribución por el Neotrópico.

Trazo generalizado 2 (Fig. 44 (1b)). Localizado en la provincia de Trinidad Tobago hasta el Delta Amacuro en la provincia Guyana. Definido por 4 especies: *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus*, *D. brevipedicellatus* subsp. *brevipedicellatus*, *Curatella americana* y *Pinzona coriaceae*.

Trazo generalizado 3 (Fig. 44 (1c)). En la subregión Amazónica, desde el norte de la Guayana Francesa hasta la provincia Amapá. Definido por 2 especies: *Tetracera costata* subsp. *rotundifolia* y *T. willdenowiana* subsp. *emarginata*.

Trazo generalizado 4 (Fig. 44 (1d)). Definido por 2 especies: *Davilla kunthii* y *Tetracera parviflora*. Este trazo pasa por Iquitos, Yurimaguas en Loreto, San Martín (Perú) hasta Cruzeiro do Sul en Acre (Brasil).

Trazo generalizado 5 (Fig. 44 (1e)). Desde Belén en la provincia de Pará hasta Ceará en la Caatinga. Definido por 2 especies: *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus* y *Curatella americana*.

Trazo generalizado 6 (Fig. 44 (2a)). Ubicado en la región occidental de Cuba, desde Pinar del Río, pasando por la Isla de la Juventud hasta Matanzas. Definido por 3 especies: *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus*, *Davilla nitida* y *Curatella americana*.

Trazo generalizado 7 (Fig. 44 (2b)). Desde Darién en Panamá hasta Santa Marta, Magdalena en Colombia. Definido por 4 especies: *Doliocarpus olivaceus*, *D. dentatus* subsp. *dentatus*, *Tetracera wiildenowiana* subsp. *wiildenowiana* y *T. volubilis* subsp. *volubilis*.

Trazo generalizado 8 (Fig. 44 (2c)). Se localiza en el norte de Venezuela, desde Anzoátegui hasta el Delta Amacuro. Definido por 3 especies: *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus*, *Curatella americana* y *Pinzona coriacea*.

Trazo generalizado 9 (Fig. 44 (2d)). Desde la Guyana, pasando por Surinam hasta la Guayana Francesa. Definido por 17 especies: *Doliocarpus guianensis*, *D. spraguei*, *D. macrocarpus*, *D. paraensis*, *D. dentatus* subsp. *dentatus*, *D. major* subsp. *major*, *D. brevipedicellatus* subsp. *brevipedicellatus*, *Davilla alata*, *D. kunthii*, *D. rugosa* var. *rugosa*, *Tetracera asperula*, *T. surinamensis*, *T. tigarea*, *T. costata* subsp. *costata*, *T. costata* subsp. *rotundifolia*, *Curatella americana* y *Pinzona coriacea*.

Trazo generalizado 10 (Fig. 44 (2e)). Desde Amapá hasta Belén. Definido por 5 especies: *Doliocarpus brevipedicellatus* subsp. *brevipedicellatus*, *D. major* subsp. *major*, *Davilla rugosa* var. *rugosa*, *Curatella americana* y *Pinzona coriacea*.

Trazo generalizado 11 (Fig. 44 (2f)). Desde el Loreto en Perú, pasando por San Martín hasta Madre de Dios. Definido por 3 especies: *Doliocarpus dentatus* subsp. *latifolius*, *D. dentatus* subsp. *rufescens*, *D. dentatus* subsp. *undulatus*.

Trazo generalizado 12 (Fig.44 (2g)). Ubicado en el extremo sur del Bosque Atlántico Brasileño, desde Santa Catarina hasta Río Grande do Sul. Definido por 2 especies: *Dolioscarpus schottianus* y *Tetracera oblongata*.

Trazo generalizado 13 (Fig. 44 (3a)). En la provincia del Golfo de México, desde Belice, pasando por el norte de Guatemala hasta el noroeste de Honduras, en la provincia del Oriente de América Central. Definido por 3 especies: *Dolioscarpus multiflorus*, *Davilla nitida* y *Tetracera hydrophila*.

Trazo generalizado 14 (Fig. 44 (3b)). Ubicado en la provincia del occidente del Istmo de Panamá. Definido por 6 especies: *Dolioscarpus multiflorus*, *D. dentatus* subsp. *dentatus*, *Davilla nitida*, *D. kunthii*, *Tetracera hydrophila* y *Curatella americana*.

Trazo generalizado 15 (Fig. 44 (3c)). Desde el Delta Amacuro hasta la Guyana. Definido por 5 especies: *Dolioscarpus dentatus* subsp. *dentatus*, *Davilla kunthii*, *Tetracera surinamensis* y *Pinzona coriaceae*.

Trazo generalizado 16 (Fig. 44 (3d)). Desde Amapá hasta el norte del Pará. Definido por 2 especies: *Tetracera costata* subsp. *rotundifolia* y *T. wiildenowiana* subsp. *emarginata*.

Trazo generalizado 17 (Fig. 40 (3e)). Desde Ecuador en el estado de Napo hasta Loreto en Perú. Definido por 2 especies: *Tetracera wiildenowiana* subsp. *wiildenowiana* y *T. volubilis* subsp. *volubilis*.

Trazo generalizado 18 (Fig. 40 (3f)). Se ubica en Iquitos, en la provincia de Napo. Definido por 2 especies: *Dolioscarpus dentatus* subsp. *latifolius* y *Neodillenia peruviana*.

Trazo generalizado 19 (Fig. 44 (3g)). Ubicado al sureste de Brasil, desde Río de Janeiro, en su porción sur, pasando por Espírito Santo, Canavieiras hasta Ilheus. Definido por 4 especies: *Doliodarpus sellowianus*, *D. validus*, *Davilla flexuosa* y *Tetracera breyniana*.

Trazo generalizado 20 (Fig. 40 (3h)). Desde Teresópolis en Río de Janeiro en su extremo norte hasta Mogi das Cruzes en Sao Paulo. Definido por 2 especies: *Davilla sellowiana* y *D. latifolia*.

Trazo generalizado 21 (Fig. 44 (3i)). Al norte de la provincia de Pará, desde Belén hasta Sao Luis, en Brasil. Definido por 4 especies: *Doliodarpus dentatus* subsp. *dentatus*, *Davilla nitida*, *Davilla rugosa* var. *rugosa* y *Curatella americana*.

Trazo generalizado 22 (Fig. 44 (4a)). En Colombia en el límite de este país con Brasil por el río Japura. Definido por 2 especies: *Tetracera wiildenowiana* subsp. *wiildenowiana* y *T. volubilis* subsp. *volubilis*.

Trazo generalizado 23 (Fig. 44 (4b)). En el Amazonas Brasileño, al este de Manaus. Definido por 2 especies: *Curatella americana* y *Pinzona coriacea*.

Trazo generalizado 24 (Fig. 44 (4c)). Desde Belén hasta Santarém siguiendo el curso del río Amazonas. Definido por 2 especies: *Davilla nitida* y *D. kunthii*.

Trazo generalizado 25 (Fig. 40 (4d)). Por toda la costa norte de Maranhao, desde Sao Luis hasta Ceará. Definido por 3 especies: *Doliodarpus dentatus* subsp. *dentatus*, *Tetracera wiildenowiana* subsp. *wiildenowiana* y *Curatella americana*.

Trazo generalizado 26 (Fig. 44 (4e)). Desde Brasilia hasta Belo Horizonte en Minas Gerais. Definido por 2 especies: *Tetracera wiildenowiana* subsp. *wiildenowiana* y *Curatella americana*.

Trazo generalizado 27 (Fig. 44 (4f)). Desde Campos hasta Río de Janeiro en la provincia de la Costa Atlántica Brasileña. Definido por 2 especies: *Doliocarpus sessiliflorus* y *Davilla kunthii*.

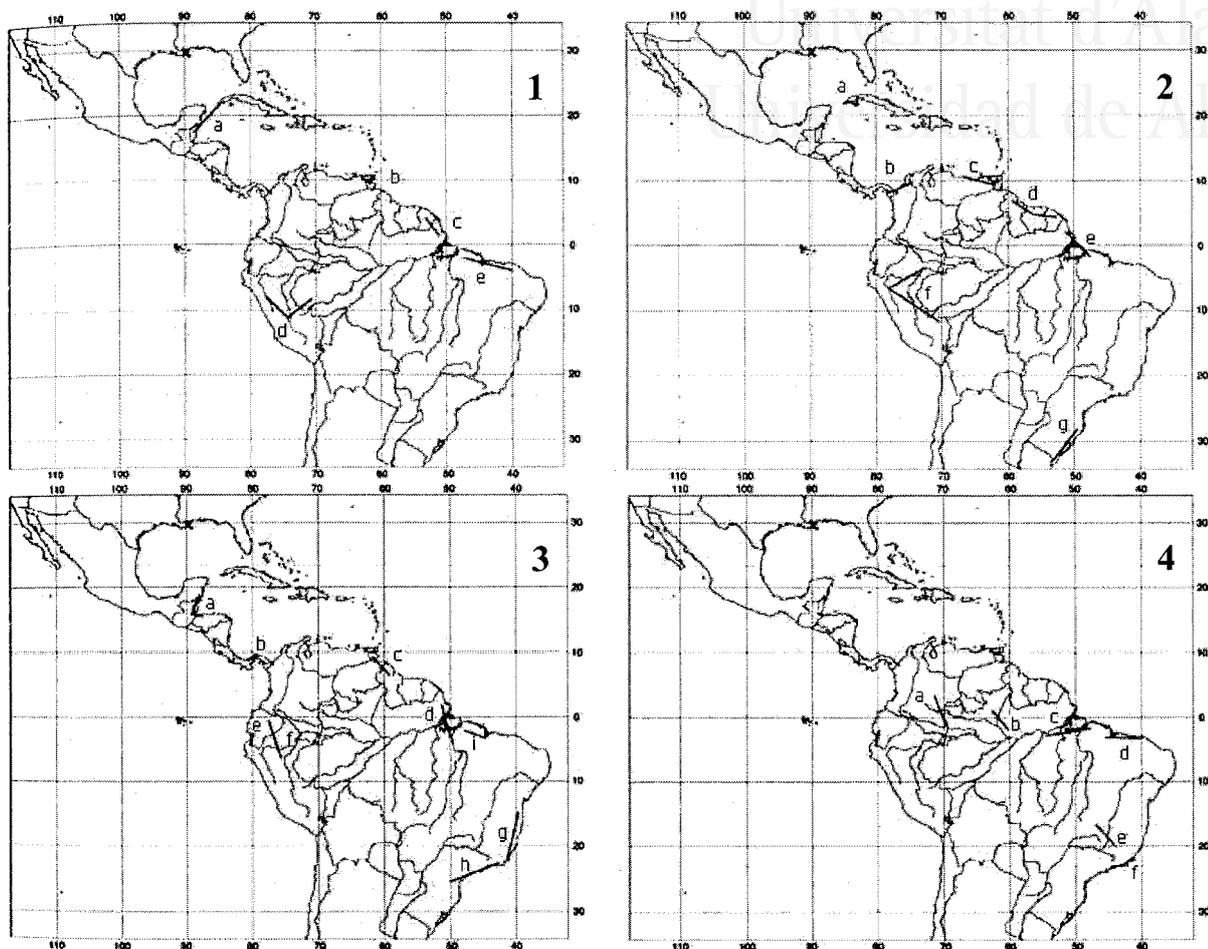


Fig. 44. (1-4): Veinte y siete trazos generalizados obtenidos para los trazos individuales analizados.

#### 4.8.2. Nodos

A partir de la superposición de los trazos individuales se determinaron 13 nodos (Fig. 45):

Nodo 1. Cuba (Oeste de Pinar del Río). Región más occidental de la provincia Cuba en la subregión Caribeña. En él intervienen los trazos generalizados 1 y 6, con especies de amplia distribución por el Neotrópico.

Nodo 2. Belice. Se ubica en la provincia del Golfo de México, subregión Caribeña. En él intervienen los trazos generalizados 1 y 13, con especies de amplia distribución por el Neotrópico y en América Central.

Nodo 3. Delta Amacuro. Noroeste de Venezuela, en el Escudo Guyánico. En él intervienen los trazos generalizados 2, 8 y 15.

Nodo 4. Guyana. En el Escudo Guyánico, perteneciente a la provincia de la Guyana Húmeda. En él intervienen los trazos generalizados 9 y 15, con especies restringidas al escudo y otras de amplia distribución en América del Sur y el Neotrópico.

Nodo 5. Norte de la Guayana Francesa. En el Escudo Guyánico, perteneciente a la provincia de la Guyana Húmeda. En él intervienen los trazos generalizados 3 y 9, con especies restringidas al escudo y otras de amplia distribución en América del Sur y el Neotrópico.

Nodo 6. Amapá. Se ubica en la provincia Amapá al noroeste de Brasil, en la subregión Amazónica. En él intervienen los trazos generalizados 3, 10 y 16, con especies de amplia distribución en los bosques húmedos.

Nodo 7. Belén. Al norte de Brasil, en la provincia de Pará. En él intervienen los trazos generalizados 5, 10, 21 y 24, con especies de bosques húmedos de amplia distribución.

Nodo 8. Maranhao norte. Al norte de Brasil, en la provincia de Pará. En él intervienen los trazos generalizados 5, 21 y 25.

Nodo 9. Ceará. Se ubica al noreste de Brasil, en la subregión Chaqueña en la provincia Caatinga. En él intervienen los trazos generalizados 5 y 25

Nodo 10. Napo-Iquitos. Se localiza en la provincia de Napo al norte de Perú. En él intervienen los trazos generalizados 11 y 18, con especies restringidas a esta región y otras de amplia distribución por el Neotrópico.

Nodo 11. Norte de Perú. Provincia de Napo al norte de Perú. En él intervienen los trazos generalizados 11 y 17.

Nodo 12. Río de Janeiro a. Brasil, a lo largo de la costa Atlántica, al este de las cordilleras de la costa, en la provincia del Bosque Atlántico Brasileño. En él intervienen los trazos generalizados 19 y 27, con especies restringidas de esta región y otras de amplia distribución en el Neotrópico.

Nodo 13. Río de Janeiro b. Brasil, a lo largo de la costa Atlántica, al este de las cordilleras de la costa, en la provincia del Bosque Atlántico Brasileño. En él intervienen los trazos generalizados 20 y 27 con especies restringidas de esta región y otras de amplia distribución en el Neotrópico.

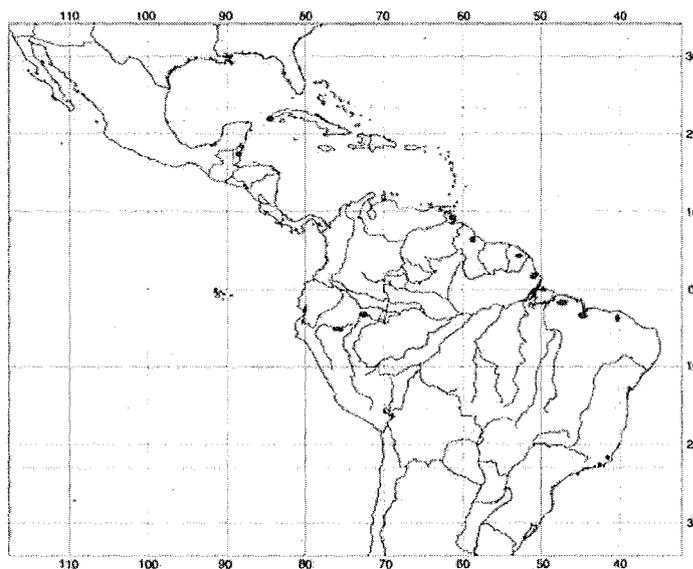


Fig. 45. Trece nodos obtenidos para los trazos generalizados analizados de la familia Dilleniaceae en el Neotrópico.

#### 4.9. Relación entre las áreas de endemismo a partir del PAE y los trazos generalizados.

Si tratamos de combinar el cladograma derivado de la aplicación del Análisis de Parsimonia de Endemismo a las áreas de endemismo y otras de interés (Fig. 42), con los trazos individuales delineados (Figs. 40), en un intento de explicar la distribución de las especies respecto a las áreas de endemismo, y las relaciones existentes entre éstas, abordadas desde una perspectiva histórica, resulta un cuadro como el que sigue:

##### I. Especies que sustentan las ramas principales del cladograma.

Existe un grupo de especies, que sustentan al cladograma (Fig. 42), capaces de ocupar los más variados ambientes ecológicos, lo que les permite alcanzar una amplia distribución e inclusive llegar a conectar todos las áreas de endemismo, entre estas: *Davilla nitida* (13), *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus* (29), *Tetracera willdenowiana* subsp. *willdenowiana* (97) y *Curatella americana* (106) (Fig. 43i). Con rasgos similares, pero en menor grado, pueden citarse a *Doliocarpus brevipedicellatus* subsp. *brevipedicellatus* (26), *Doliocarpus major* subsp. *major* (45), *Tetracera volubilis* subsp. *volubilis* (96) y *Pinzona coriacea* (105) (Fig. 43i), situadas en las ramas más basales del cladograma.

Estas especies de amplia distribución, pueden ser remanentes de una protobiota común a la América del Sur, anterior al Pleistoceno, la que sufrió cambios climáticos drásticos que incluyeron largos períodos secos, con una reducción de las áreas de bosques lluviosos y el consecuente incremento de las sabanas y otros tipos de vegetación xerofítica (Prance, 1973). En la actualidad, las áreas de endemismo pudieran ser remanentes de aquellas zonas que actuaron como islas o refugios en esta etapa de clima adverso, cuyo

aislamiento les llevó a la especiación por separado de sus componentes biológicos originales.

Además, pueden existir especies jóvenes capaces de alcanzar patrones de distribución similares a los de aquellas especies más antiguas mencionadas anteriormente, gracias a su potencialidad para adaptarse a diferentes condiciones ambientales.

Ejemplo de esto pueden ser los géneros *Pinzona* y *Curatella*, representados por *Pinzona coriacea* (105) y *Curatella americana* (106), que no pueden aparecer en una tabla que resuma el porcentaje de especies estrictas por género presentes en cada una de las áreas de endemismo (Tabla 33), pues al contar con una sola especie cada uno, no podemos inferir cual de los lugares que ocupan, puede ser considerado como su centro de especiación.

Si el ser monotípicos pudiera ser evidencia de juventud; la migración que ambos géneros desarrollan simultáneamente por el arco de las Antillas y por el istmo de Panamá, permiten confirmar una vía de enlace más reciente entre el norte de América del Sur y Las Antillas, constituyendo para la familia como ya se había planteado anteriormente la vía de migración por América Central a través del Istmo de Panamá y la Cresta de Caimán, una vía más activa que la del arco antillano, ya que sólo la especie *Pinzona coriacea* utilizó a las Antillas menores para su arribo a Las Antillas, llegando sólo hasta la Española.

Es de suponer que, antes de la existencia de éstas vías, *Doliocarpus* y *Tetracera* serían los primeros en avanzar hacia el norte, pues sólo presentan tres endemismos: *Doliocarpus herrerae* (38) y *D. dressleri* (30) y *Tetracera macphersonii* (102) en la subregión caribeña, ubicados en el extremo occidental del archipiélago cubano y Panamá respectivamente, y se conoce que generalmente los endemismos necesitan de largos períodos de aislamiento, o una gran variedad de condiciones ambientales aledañas, para

su formación, alopátrida o parapátrida, y posterior diseminación (Jeanmonod, 1984; Gentry, 1985),

La ruta pudo ser similar a la trazada por *Doliocarpus brevipedicellatus* (26), bastante antigua si consideramos que, por su actual distribución (Fig. 43i), esta especie debió utilizar la cadena de islas que originó a las Antillas Mayores, en el momento que se encontraban cerca de la placa del Pacífico (norte de América del Sur) para alcanzar Santo Domingo en el Paleoceno o Cretácico superior. Las poblaciones del taxón en Nicaragua pueden ser incluso el extremo de una migración a través de la cordillera del Gran Caimán o de la dorsal de Nicaragua, actualmente sumergidas, con una posterior colonización a través del istmo de Panamá.

Como un posible apoyo a esta teoría, es interesante su extremo parecido morfológico con *D. herrerae* (38), situado cerca del hiato correspondiente a la cordillera mencionada (Fig. 43a), del que apenas difiere en el número de pétalos y el pedicelo de sus flores, de 1 - 2 mm en *D. herrerae* e inexistente en *D. brevipedicellatus*. También pudiera mencionarse que esta ruta, aunque en sentido inverso, ya había sido propuesta para el arribo al archipiélago cubano de *Doliocarpus multiflorus* (46) (Pérez *et al.*, 1995).

El análisis de la distribución actual de las especies cubanas, muestra que las mismas están concentradas hacia el occidente del archipiélago (Pérez y Cejas, 1993; López *et al.*, 1994; Pérez *et al.*, 1995), por lo que evidentemente la familia, representada por *Curatella americana* (106), *Davilla nitida* (13), *Doliocarpus dentatus* (29) y *Tetracera volubilis* (96), llega a Cuba por Yucatán u Honduras, vía istmo de Panamá.

## II. Subgrupo IA. Amazonia

Para *Doliocarpus* (Tabla 34), la cantidad de especies que se distribuyen a partir de las áreas de las Guayanas y Amazonias peruana, venezolana y brasileña, señalan a estas áreas como sus centros de masas. Este género es también el más representado en el área de endemismo del Chocó (Fig. 39), por lo que no es extraño que domine en el clado correspondiente al subgrupo IA.

El área de Venezuela (Fig. 39), presunto refugio forestal cuaternario (Prance, 1973), sirvió más tarde, como ya se indicó, de centro secundario de especiación y nexa entre las Guayanas y Perú. Su diversificación en la Amazonia peruana (Fig. 42), geológicamente reciente, indica potencialidad para la especiación.

La abundancia de endemismos estrictos en las áreas tratadas y sudeste de Brasil (Fig. 42), con areales reducidos, puede ser otro indicativo de la antigüedad del taxón.

Las Guayanas se comportan como el segundo centro de especiación para el género *Davilla*.

Al considerar los porcentajes de especies que representan a cada uno de los géneros tratados por áreas de endemismo (Tabla 33), el mayor valor para *Tetracera* aparece en las Guayanas (19 %), constituyendo su principal centro de especiación y de masa (42,8 %), (Tabla 34). Este es el único género pantropical presente en el Neotrópico, y posiblemente date del Jurásico-Cretácico, período en que se separan África y América del Sur (De Souza, 2003).

Por ello, pudiéramos escoger a las Guayanas (Fig. 39), territorio muy antiguo, como punto de arribo de la familia a América y área ancestral de especiación de la misma en el Neotrópico. A partir de aquí especió y continuó su diseminación hacia el sudeste de Brasil, que se estableció como el principal centro de especiación de

la familia, pues posee el mayor número de endemismos estrictos respecto a las otras áreas (Tabla 33), y de ahí continuó hasta llegar, por el istmo de Panamá fundamentalmente, a las Antillas Mayores.

### III. Subgrupo IB. Chocó y América Central

Los cambios climáticos pleistocénicos facilitaron nuevos eventos de emigración, a través del ya completado puente terrestre de América Central (Van der Hammer, 1974), por taxones emergentes de las tierras bajas de Gondwana, algunos de los cuales conectaron América Central y Las Antillas, ruta ya señalada para la migración a larga distancia en otras especies (Little y Dorman, 1954; Müller, 1955). Ejemplos de estos taxones, pudieran ser *Tetracera hydrophilla* (89) y *Dolioscarpus multiflorus* (46) (Fig. 43b).

Sin embargo, para Dilleniaceae, cuya mayor diversificación ocurre hacia el sudeste y noreste de América del Sur, el área que comprenden América Central, Colombia y las Antillas, no se distingue por la riqueza filogenética de la familia; evento común en otros taxones del centro amazónico (Gentry, 1982), Se observa que las Antillas no constituye una región importante para la familia, ya que el 98% de las especies de esta región son muy comunes (Aymard, comunicación personal), ejemplo de estos taxones podemos señalar a los géneros *Davilla* y *Tetracera* cuyas distribuciones fundamentalmente han llegado a las Antillas más occidentales, Cuba y Jamaica, lo que sugiere la incipiente migración hacia el este desde América Central.

### IV. Grupo hermano. Sudeste de Brasil

Para el género *Davilla*, el sudeste de Brasil se comporta como principal centro de especiación y centro de masa, ya que el 44 y 84 % respectivamente de sus especies se concentran en esta área (Tablas 33 y 34), lo que apoya el

planteamiento sobre la estabilidad de la región en el tiempo. También esta área se presenta como área de endemismo para el género *Doliocarpus*.

Si lo antes mencionado puede ser considerado como evidencia de la antigüedad de este género; es sintomático que éste y *Doliocarpus* sean los que reúnen mayor porcentaje de especies que se ubican fuera de los centros de masa propuestos, prueba quizá de una especiación peripátrica más antigua, ocurrida apenas se restablecieron las condiciones climáticas favorables.

Cada trazo generalizado, producto de la superposición de los trazos individuales de las especies, orientados a partir de las áreas de endemismo, ilustra el comportamiento de los géneros respecto a éstas (que en nuestro caso coinciden a veces con sus centros de masa), así como las relaciones que se establecen entre dichos áreas. El concordar los trazos delineados con los resultados del PAE, ayuda a particularizar el papel de las especies que integran a cada uno de los géneros, en la conectividad de los áreas identificadas, es decir, al combinar elementos de cladismo (PAE) y panbiogeografía (trazos generalizados), permitió determinar las áreas de endemismo, explicar la distribución de las especies a partir de las mismas, y las relaciones existentes entre dichas áreas.

Tabla 33. Porcentaje de endemismos estrictos en las áreas de endemismo de la familia Dilleniaceae en el Neotrópico.

Géneros	Áreas de endemismo					
	Sureste Brasil	Guayana	Perú	Venezuela	Amazonia Brasileña	Chocó
<i>Tetracera</i>	4.7	19	0	0	4.7	0
<i>Davilla</i>	44	12	0	0	4	0
<i>Doliocarpus</i>	12.5	9.3	4.6	9.3	6.2	6.2
<i>Neodillenia</i>	0	0	33.3	0	0	0
<b>Total/especies</b>	17.3	11.3	3.4	5.2	5.2	3.4

Tabla 34. Porcentaje de especies por géneros que se distribuyen en las áreas de endemismo.

Géneros	Áreas de endemismo							
	Brasil	Guyana	Perú	Venezuela	Amazonia Brasil	Chocó	Fuera de áreas	Conectan todos las áreas
<i>Tetracera</i>	38.1	42.8	23.8	9.5	19	19	0	4.7
<i>Davilla</i>	84	20	8	8	12	8	4	4
<i>Doliocarpus</i>	20.3	25	25	26.5	14	12.5	4.6	0
<i>Neodillenia</i>	0	0	66.6	33.3	0	0	0	0
Total/especies	26.9	26.9	23.4	20.8	15.6	13.9	3.4	2.6

#### 4.10. Propuesta de áreas para la conservación de las especies Neotropicales de la familia Dilleniaceae, a partir del análisis panbiogeográfico e Índices de Complementariedad

##### 4.10.1. Análisis de Complementariedad

Para llevar a cabo este análisis, se consideró 34 como complemento total, pues éste es el número de especies que participan en los 13 nodos. Como se aprecia en la Tabla 35, las dos primeras opciones como áreas prioritarias son los nodos Norte de la Guayana Francesa y Amapá, pues tienen el complemento residual más bajo (25 especies) en comparación con el resto. En las Tablas 36 y 37 se indica el número de especies adicionales (en orden descendente) por nodo y el porcentaje acumulativo de conservación de especies, al considerar ese orden de prioridad para los nodos. Para determinar cuántas y cuáles áreas deberían elegirse para conservar un porcentaje deseado de las especies analizadas, se utilizaron los nodos 5 (Tabla 36) y 6 (Tabla 37), ya que presentan la misma cantidad de especies. Cabe destacar que con los dos pares de nodos elegidos como primera y segunda opción (Norte de la Guayana Francesa - Norte Perú y Amapá - Belice), para ambos análisis, se conservaría el mismo porcentaje de especies (41.7%) de las 34 especies analizadas. Por otro lado, se calculó el IC de Colwell y Coddington (1994) para cada par de nodos, encontrándose 27 pares con IC= 1, lo cual indica 27 posibles pares de áreas totalmente complementarias, pues

no poseen especies en común. Es importante mencionar que la mayor riqueza de especies que se conservaría con estos pares coincide con el complemento total (34), existen 41 pares de áreas con IC entre 0,5 y 1.

Tabla 35. Complementos residuales para cada nodo obtenidos a partir del complemento total (34), aplicando el método de complementariedad de Humphries *et al.* (1991).

Nodos	Total de especies por nodo	Complemento residual
1- Cuba (Oeste de Pinar del Río).	4	30
2- Belice	6	28
3- Delta Amacuro (Venezuela)	6	28
4- Guyana	8	26
5- Norte de la Guayana Francesa	9	25
6- Amapá (norte de Brasil)	9	25
7- Belén (norte de Brasil)	8	26
8- Maranhao norte (norte de Brasil)	5	29
9- Ceará (norte de Brasil)	3	31
10- Napo-Iquitos (norte de Perú)	4	30
11- Norte Perú	5	29
12- Río de Janeiro a	6	28
13- Río de Janeiro b	4	30

Tabla 36. Prioridad de nodos, aplicando el método de complementariedad a partir del nodo Norte de la Guayana Francesa (5) de Humphries *et al.* (1991). El número de especies complementarias indica el número de especies adicionales por nodo, es decir aquellas no representadas en el nodo anterior. El porcentaje acumulativo permite detectar cuántas y cuáles áreas deberían elegirse para conservar un porcentaje deseado de las especies analizadas.

Orden prioritario de los nodos	Números de especies complementarias	Porcentaje acumulativo
5- Norte de la Guayana Francesa	9	26.47
11- Norte Perú	5	41.17
12- Río de Janeiro a	5	55.87
2- Belice	4	67.63
10- Napo-Iquitos (norte de Perú)	4	79.39
13- Río de Janeiro b	3	88.21
1- Cuba (Oeste de Pinar del Río)	2	94.09
8- Maranhao norte (norte de Brasil)	2	99.97
3- Delta Amacuro (Venezuela)	1	102.91

Tabla 37. Prioridad de nodos, aplicando el método de complementariedad a partir del nodo Amapá (6) de Humphries *et al.* (1991). El número de especies complementarias indica el número de especies adicionales por nodo, es decir aquellas no representadas en el nodo anterior. El porcentaje acumulativo permite detectar cuántas y cuáles áreas deberían elegirse para conservar un porcentaje deseado de las especies analizadas.

Orden prioritario de los nodos	Números de especies complementarias	Porcentaje acumulativo
6- Amapá (norte de Brasil)	9	26.47
2- Belice	5	41.17
11- Norte Perú	5	55.87
12- Río de Janeiro a	5	70.57
10- Napo-Iquitos (norte de Perú)	4	82.33
1- Cuba (Oeste de Pinar del Río)	3	91.15
8- Maranhao norte (norte de Brasil)	3	99.97
13- Río de Janeiro b	3	108.79

#### 4.10.2. Diversidad filogenética

En la Tabla 38 se señala la diversidad filogenética de los 13 nodos. Los dos nodos con mayor diversidad filogenética se encuentran entre las tres prioridades obtenidas con los métodos de complementariedad. Los porcentajes más altos se encuentran en los nodos Norte de la Guayana Francesa y Amapá, con nueve especies repartidas en cinco géneros. El tercer lugar lo ocupa el nodo Guyana, con ocho especies y cinco géneros. Los nodos que tienen una menor diversidad

filogenética son Napo-Iquitos y Río de Janeiro b, pues cuentan con cuatro especies representativas de dos géneros cada uno.

Tabla 38. Prioridad de los nodos teniendo en cuenta su diversidad filogenética. Los nodos se ordenan de acuerdo con el porcentaje basado en el total de especies (34) y de géneros (6) que participan en los 13 nodos.

Nodos	Nº géneros	Nº especies	% gén/nodo	% esp/nodo
5- Norte de la Guayana Francesa	5	9	83.33	26.47
6- Amapá (norte de Brasil)	5	9	83.33	26.47
4- Guyana	5	8	83.33	23.52
3- Delta Amacuro (Venezuela)	5	6	83.33	17.64
7- Belén (norte de Brasil)	4	8	66.66	23.52
2- Belice	4	6	66.66	17.64
8- Maranhao norte (norte de Brasil)	4	5	66.66	14.70
1- Cuba (Oeste de Pinar del Río)	4	4	66.66	11.76
12- Río de Janeiro a	3	6	50.0	17.64
9- Ceará (norte de Brasil)	3	3	50.0	8.82
11- Norte Perú	2	5	33.33	14.70
10- Napo-Iquitos (norte de Perú)	2	4	33.33	11.76
13- Río de Janeiro b	2	4	33.33	11.76

#### 4.10.3. Propuesta de áreas para la conservación

Dado que la conservación requiere preservar en un número mínimo de áreas la mayor diversidad posible, es necesario decidir cuáles áreas habrán de tener prioridad. Teniendo en cuenta el valor residual y el porcentaje acumulativo obtenido con el método de complementariedad de Humphries *et al.* (1991), los nodos Norte de la Guayana Francesa y Amapá están entre las primeras opciones. Con el IC, este par resulta también prioritario, pues aun cuando no poseen el 100% de complementariedad, el total de especies es más alto comparado con los restantes pares de nodos. También la diversidad filogenética apoya a estas áreas, pues son las que poseen los valores más altos. Guyana y Belén también podrían ser consideradas como prioritarias luego de las dos antes mencionadas.

Por otra parte, estos nodos poseen especies con distribución restringida que no fueron contempladas en el análisis panbiogeográfico y que son muy importantes a la hora de tener en cuenta para proponer áreas para su conservación: el área de las Guayanas presenta seis taxones endémicos, Amapá tiene tres y ambas áreas comparten una especie.

En principio, los 13 nodos hallados en este análisis merecerían ser considerados a la hora de proponer áreas para la conservación. Otra razón para proponerlos es la ausencia de Áreas Naturales Protegidas reconocidas, en algunas áreas donde ellos se encuentran.

El deterioro del medio es resultado de acciones naturales y humanas, las cuales ejercen una influencia marcada en la disminución del número de especies, en el tamaño y variabilidad genética de las poblaciones y en la pérdida irreversible de hábitats y ecosistemas. Es reconocido que la provincia de la Guyana húmeda se encuentra amenazada por la explotación petrolera, la extracción forestal y minera, la construcción de carreteras y represas, y la explotación comercial de la vida silvestre. Por otra parte, la provincia de Amapá se halla amenazada por la conversión de pastizales inundables en áreas de pastoreo, en especial en las áreas del delta del Amazonas (Dinerstein *et al.*, 1995). Por ello, es urgente diseñar medidas para conservarla apropiadamente. Aquí es donde el enfoque panbiogeográfico puede cumplir una labor importante, al detectar áreas con riqueza en cuanto a orígenes históricos (Morrone y Crisci, 1992). Los 13 nodos encontrados para las dilleniáceas Neotropicales cuentan con esta mezcla de orígenes, así como un número significativo de taxones únicos. Se sugiere que este enfoque se combine con el método de complementariedad de Humphries *et al.* (1991) y el índice de complementariedad (IC) de Colwell y Coddington (1994). Aun cuando el primero sólo determina el orden de prioridad de las áreas y el segundo detecta pares de áreas complementarias, ambos revelaron que los nodos Norte de la Guayana Francesa y Amapá constituirían las dos primeras opciones para la

conservación. Si bien su complementariedad no es del 100%, juntas conservan el 53% del total de especies contempladas, y además combinan casi los mismos trazos generalizados.

A partir de la comparación de nuestros resultados con las áreas de endemismos de Dilleniaceae, surge que la aplicación del enfoque panbiogeográfico ha permitido descubrir áreas nuevas, que también se deben tener en cuenta para los efectos de la conservación. No pretendemos que el método panbiogeográfico deba desplazar a las técnicas ya existentes, sino más bien que es una herramienta que proporciona información histórica valiosa para complementarlas.

#### **4.10.4. Reconocimiento de 'hotspots' a partir del uso de herramientas biogeográficas.**

Aquí utilizamos varios métodos biogeográficos para el reconocimiento de 'hotspots', basados en el análisis de la distribución geográfica, a partir de la congruencia entre Áreas de endemismo determinadas para la familia Dilleniaceae en el Neotrópico, nodos panbiogeográficos, centros de endemismo propuestos por Prance (1979) y refugios pleistocénicos de Halffer (1982).

Al comparar los resultados obtenidos en el análisis panbiogeográfico con las Áreas de endemismo de la familia Dilleniaceae en el Neotrópico, los centros de endemismo propuestos por Prance (1979) y refugios pleistocénicos (Halffer, 1982), (Figs. 39, 40 y 45), se observa que existe una congruencia significativa entre áreas de endemismo y nodos, lo cual resulta interesante, ya que por lo general estos métodos biogeográficos se han visto como enfoques en competencia. La congruencia entre las áreas de endemismo y nodos no se observa en todos los casos, pero algunos de los nodos pueden representar áreas de endemismo si se consideran otros taxones. De igual manera, las áreas de endemismo que no coinciden con nodos para las dilleniáceas en ocasiones representan nodos para otros taxones.

Al superponer el mapa de los nodos con el mapa de las áreas de endemismos (Figs. 39 y 45) se encuentra que sólo 7 nodos coinciden con algunos de las áreas de endemismos. Los nodos de Río de Janeiro a y b (12 y 13) coinciden con la porción sureste del área de endemismo del Sudeste de Brasil (A1) (Fig. 39), el nodo de Napo – Iquitos (10) toca la parte oeste de la Amazonia peruana (A5) y los nodos del Delta Amacuro, Guyana, Norte de la Guayana francesa y Amapá (3, 4, 5 y 6) ocupan prácticamente todo el área de las Guayanas. Los restantes nodos se encuentran aislados de las áreas de endemismos, aunque los nodos del Norte de Perú (11) y Belén (7) se hallan cerca de alguna área.

A partir de la congruencia entre los tres enfoques biogeográficos fueron identificadas cuatro áreas con un alto valor de biodiversidad: Guyana, Guayana Francesa, Iquitos y Río de Janeiro (Fig. 45). Algunas de las áreas restantes solamente fueron congruentes entre alguno de los enfoques, por ejemplo Belén resultó como nodo para la familia, centro de endemismo (Prance, 1987) y refugio pleistocénico (Halffer, 1982) y el Chocó e Imerí representan áreas de endemismo de la familia, centro de endemismo de Prance (1987) y refugio pleistocénico.

El término 'hotspot' originalmente fue propuesto por Myers, 1988 (en Contreras-Medina *et al.*, 2001), para referirse a áreas donde coinciden altos niveles de riqueza de especies, endemismo e impacto de la actividad humana, posteriormente, también ha sido utilizado para denotar áreas con una riqueza taxonómica extrema (Prendergast *et al.*, 1993; Gaston y Williams, 1996).

Recientemente se han aplicado métodos panbiogeográficos en biología de la conservación para Nueva Zelanda (Grehan, 1989) y México (Morrone y Espinosa, 1998; Luna *et al.*, 2000); y los nodos se han considerado como equivalentes a los *hotspots* (Grehan, 1989; Luna *et al.*, 1999). Los refugios se han considerado como zonas con alta riqueza de especies (Toledo, 1982), por lo que deben ser considerados en los planes de conservación (Brown, 1987).

Para el caso de las dilleniáceas, se pueden establecer los siguientes criterios para proponer 'hotspots' en el Neotrópico: (1) zonas con gran número de especies y diversidad taxonómica, (2) presencia de varios taxones endémicos con distribuciones muy restringidas, (3) gran variedad de hábitats y comunidades vegetales y (4) áreas comprendidas dentro de reservas naturales o Ecorregiones Terrestres Prioritarias (ETP). Teniendo en cuenta los criterios antes mencionados, basándonos en la congruencia de los resultados y aplicación de distintos métodos biogeográficos a partir de la distribución geográfica de las especies, se proponen seis 'hotspots' para las dilleniáceas en el Neotrópico; las Guayanas incluyendo a Amapá, Belén, Norte de Perú (región de Napo- Iquitos), Imerí, norte del Chocó y región de la Costa Atlántica Brasileña hasta Bahía. Existe cierta congruencia entre las áreas propuestas en este estudio con los 25 hotspots propuestos para el mundo por Rusell *et al.* (1999) y Myers *et al.* (2000). ¿A qué se deberá esta coincidencia? Desde la perspectiva metodológica, parece posible que los distintos enfoques, a pesar de sus diferencias, comparten procedimientos básicos semejantes, por lo cual llevan a resultados similares; debido a que el endemismo juega un papel importante en los tres enfoques y áreas con altos valores de biodiversidad, son detectadas con los distintos enfoques. Como han señalado Contreras-Medina *et al.* (2001), distintos métodos biogeográficos pueden coincidir en señalar los mismos *hotspots* o áreas críticas para la conservación, siendo así complementarios.

## 5. CONCLUSIONES

- En el estudio taxonómico de las especies cubanas de Dilleniaceae se definieron los criterios para reconocer 7 taxones de las cuales 5 son autóctonas, una endémica y nueva para la Ciencia y una especie cultivada.
- Las especies de la familia presentes en Cuba con mayor variabilidad morfológica son: *Davilla nitida* y *Tetracera volubilis* subsp. *volubilis*. Las características morfológicas determinantes en la variabilidad de la especie *Davilla nitida* resultaron ser longitud del limbo, pelosidad en el nervio central y en el pecíolo, prominencia de los nervios en el haz y en el envés, margen de la hoja; mientras en *Tetracera volubilis* resultaron ser la longitud del limbo, tipo de ápice y pubescencia en el tejido y nervios del haz y envés.
- La correlación tan alta que existe entre la variación de algunos índices morfológicos y la longitud geográfica de las localidades en que se colectaron las muestras de la especie *Tetracera volubilis*, evidencia una variación continua *E-W* que aparentemente se asocia en alguna medida con la temperatura y precipitaciones, por lo que quizá está relacionada con variaciones latitudinales.
- Las especies cubanas de Dilleniaceae habitan fundamentalmente en bosque siempreverde mesófilo, bosque semidecíduo mesófilo, bosque de Pinos, sabanas de arenas blancas, bosque de galería y bosque pluvial montano. Los suelos fundamentales en los que se desarrollan son: ferralíticos calcáreos, serpentinas, aluviales, cuarcíticos - húmicos carbonatados y carmelitas tropicales. Las especies se ubican siempre en localidades con temperaturas entre 19 y 26°C, a altitudes inferiores a 1000 m sobre el nivel del mar con precipitaciones de 1500 y hasta 2200 mm de lluvia anual. Sólo las variables cualitativas BG (bosque en galería) y BPM (bosque pluvial montano) son significativas para un nivel de  $p < 0.05$  en el

análisis de permutaciones de Monte Carlo.

- Los estudios fenológicos representan un aporte al conocimiento del comportamiento de ese aspecto en el grupo; atendiendo a: período de floración de las especies, se identifican: dos tardías, una temprana, una retardada; época de fructificación: cuatro estacionales; período de duración de la floración y fructificación: dos largos y dos cortos.
- El análisis filogenético permitió validar la monofilia de la familia Dilleniaceae y de la subfamilia Tetraceroideae, no así de la subfamilia Dillenoideae, además de establecer la relación entre los géneros que la integran, así como aquellos caracteres que definen cada uno de los clados formados.
- Teniendo en cuenta los resultados del análisis cladísticos, se propone una nueva clasificación taxonómica para la familia Dilleniaceae. La Subfamilia Tetraceroideae contentiva de la Tribu Tetracereae y los géneros: *Curatella*, *Davilla*, *Tetracera*, *Doliocarpus*, *Pinzona* y *Neodillenia*; la Subfamilia Dillenoideae incluyendo la Tribu Acrotremeae: *Acrotrema* y la Tribu Dillenieae con los géneros: *Dillenia*, *Schumacheria*, *Didesmandra*, *Hibbertieae* y *Pachynema*.
- Para la familia Dilleniaceae se definieron seis áreas de endemismo (centros de especiación) en el Neotrópico: Sudeste de Brasil, las Guayanas, Amazonia venezolana, Amazonia peruana, Amazonia brasileña y el Chocó; que permiten identificar las tierras bajas de América del Sur como su área de diversificación. El área de las Guayanas es el principal centro de especiación y de masa del género *Tetracera*, único género Pantropical que pudo arribar al Nuevo Mundo por ese lugar, que de ese modo sería su área ancestral en el Neotrópico.
- El Análisis de Parsimonia de Endemismo aplicado a los datos de las

especies contenidas en las áreas de endemismo y áreas de interés revela al sudeste de Brasil como el área hermana del resto del grupo, constituyó ser el principal centro de diversificación americano pues posee el mayor número de endemismos estrictos.

- Se determinaron 27 trazos generalizados y 13 nodos para la familia en el Neotrópico. Los dos nodos con mayor diversidad filogenética se encuentran entre las tres prioridades obtenidas con los métodos de complementariedad: Norte de la Guayana Francesa, Amapá y Guyana. Los Índices de Complementariedad muestran 27 pares de áreas totalmente complementarias sin especies comunes.
- Para la familia Dilleniaceae, se pueden establecer cuatro criterios para proponer “áreas prioritizadas para su conservación” en el Neotrópico: (1) zonas con gran número de especies y diversidad taxonómica, (2) presencia de varios taxones endémicos con distribuciones muy restringidas, (3) gran variedad de hábitas y comunidades vegetales y (4) áreas comprendidas dentro de reservas naturales o Ecorregiones Terrestres Prioritarias (ETP).
- Sobre la base de la aplicación de distintos métodos biogeográficos y teniendo en cuenta los criterios y congruencias de los resultados en este estudio, se proponen seis ‘hotspots’ para las dilleniáceas en el Geotrópico: las Guayanas incluyendo a Amapá, Belén, Norte de Perú (región de Napo-Iquitos), Imerí, norte del Chocó y región de la Costa Atlántica Brasileña hasta Bahía. Se proponen las áreas Norte de la Guayana Francesa y Amapá entre las áreas prioritarias a conservar, seguidas de Guyana, Belén y Amapá

## 6. Recomendaciones

- Profundizar en el análisis de las relaciones filogenéticas entre los géneros de la familia Dilleniaceae, teniendo en cuenta las actuales clasificaciones y empleando caracteres moleculares y morfológicos, que ayuden a resolver las politomías encontradas en algunos géneros.
- Estudiar con más profundidad la existencia de correlaciones *E-W* en otras especies tropicales presentes en Cuba, por las implicaciones que de ello pueden derivarse para el conocimiento de las migraciones y evolución de las plantas en el archipiélago cubano.
- Aplicar las metodologías cladísticas y de biogeografía a las áreas de endemismo cubanas, a partir del reconocimiento de las potencialidades del cladismo, con una mejor discriminación de los taxones más necesitados de estrategias de conservación.
- Extender la metodologías utilizadas a otros taxones con el fin de profundizar en el estudio de los orígenes de la biota cubana.

## Referencias Bibliográficas

- Ab' Saber, A. N. 1977. Espacios ocupados pela expansao dos climas secos na América do Sul, por ocasio dos períodos glaciais Quaternarios, *Paleoclimas*, Universidade de Sao Paulo. Instituto de Geografia. Sao Paulo 3: 19-20.
- Adams, C. D. 1972. *Flowering plants of Jamaica*. University of the West Indies, Mona, Jamaica, 291-292 pp.
- Alain [Hno.] 1969. *Flora de Cuba*. Suplemento. Caracas.
- Almagro, G, R. Pico y J. Pérez 2001. Algoritmo para calcular peso de separación entre objetos en un problema de reconocimientos de patrones. *Memorias del VI Simposio de Matemática y IV Conferencia Italo- Latinoamericana de Matemática Industrial y Aplicada*.
- Aymard, G. 1991. *Dilleniaceae novae neotropicae*. I. Dos nuevas especies y una nueva subespecie de *Doliodarpus* para la Guayana venezolana. *Anales Jard. Bot. Madrid* 49: 195-200.
- 1992. *Dilleniaceae novae neotropicae*. I. Dos nuevas especies y una nueva subespecie de *Doliodarpus* de la Guayana venezolana. *Anales Jard. Bot. Madrid* 49 (2): 195-200.
- 1993. *Dilleniaceae novae Neotropicarum*. II. Tres nuevas especies y dos nuevas subespecies del género *Doliodarpus* (*Dilleniaceae*). *Novon* 3: 317-320.
- 1995. *Dilleniaceae novae neotropicae*: 4. Dos nuevas especies y una nueva subespecie del genero *Doliodarpus*. *Ernstia*, ser. 2, 5: 27-35.
- 1997a. *Dilleniaceae novae neotropicae*: 9. *Neodillenia*, a new genus from the Amazon Basin. – *Harvard Pap. Bot.* 10: 121-131.
- 1997b. *Dilleniaceae novae neotropicae*. V. El género *Doliodarpus* en Colombia. *Anales Jard. Bot. Madrid* 55: 17-30.
- y J. Miller 1994. *Dilleniaceae novae neotropicae*. III. Sinopsis y adiciones a las *Dilleniaceae* del Perú. *Candollea* 49:169-182.
- Baillon, H. 1871. *The Natural History of Plants. Vol. J.* (Transl. by M. M. Harteg.) L. Reeve & Co., London.
- Barth O. M. 1962. Catálogo sistemático dos pólenes das plantas arbóreas do Brasil meridional. II. Monimiaceae. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 60: 405-420.
- Bausch H. 1938. A revision of the *Eucryphiaceae*. *Kew Bull.* 1938: 317-349.
- Benson, L. 1957. *Plant Classification*. D. C. Heath & Co., Boston.
- Bentham, G. y J. D. Hooker 1862. *Genera Plantarum*. 1. L. Reeve & Co., London.

- Berazain, Iturralde, R. 1987. Notas sobre la vegetación y flora de la Sierra de Cajalbana y Sierra Preluda (Pinar del Río), *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 8 (3): 39-68.
- Berg, R.Y. 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Austral. J. Bot.* 23: 475-508.
- Bernhardt, P. 1984. The pollination biology of *Hibbertia stricta* (Dilleniaceae). *Pl. Syst. Evol.* 147: 267-277.
- 1986. Bee-pollination in *Hibbertia fasciculata* (Dilleniaceae). *Pl. Syst. Evol.* 152: 231-241.
- Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 2: 109-164.
- Bisse J. 1975. Nuevos árboles de la flora de Cuba. *Cienc., sér. 10, bot.* 11:1-23.
- Boivin, B. 1956. *Les familles de trachéophytes*. Soc. Bot. France 103: 490-505.
- Bonet, A. 2004. Secondary succession of semi- arid mediterranean old- fields in south eastern Spain: sight for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments* 56: 213-233.
- Borhidi A. 1996. *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Second revised and enlarged edition. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- y T. Pócs 1985. Effect of serpentine on the distribution of cryptogams in Cuba. *IAB Conference of Bryoecology. Budapest- Vácrótót. Abstracts Botanica. Supplementum 1/1.* 10.
- Bornstein, A. J. 1989. *Dilleniaceae*. – pp. 292-294 en: Howard, R. A. (ed.), *Flora of the Lesser Antilles, leeward and windward islands*, 6. Jamaica Plain.
- Bremer, K., M. Chase & P. Stevens. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.
- Britton, N. L. y P. Wilson. 1924. Botany of Porto Rico and the Virgin Islands. *Spermatophyta* [4]. – *Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands* 5: 475-676.
- Brown, K. S. 1987. Conclusions, synthesis, and alternative hypotheses, pp. 175-196. En: Whitmore, T. C. y G. T. Prance (eds.), *Biogeography and Quaternary history in Tropical America*, Clarendon Press, Oxford.
- Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation: A necessarily complex model. *J. Biogeogr.*, 21: 5-17.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington, D.C.

- Camp, W. H. 1950. In: A. Gundersen, Families of Dicotyledons. *Chronica Botanica*. Waltham, Mass.
- Candolle, A. P. De 1817. *Regni Vegetabilis Naturale*, 1: 395-438. Paris.
- 1824. *Prodr. Syst. Nat. Reg. Veg.* 1: Paris.
- Capote R. P. y R. Berazaín 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 5 (2): 27-75.
- Castillo, S. y J. P. Carabia 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biótica* 7(4): 551-560.
- Cejas F. y J. Pérez. 1989. Técnicas de análisis multivariado en el examen morfológico de muestras foliares de *Calophyllum* L. en Cuba. *Ciencias Biológicas*, 21-22: 42-50.
- Chadefaud, M. y L. Emberger 1960. *Traité de Botanique Systématique*. Masson et Cie. Paris.
- Colinvaux, P. A. 1997. Amazonian diversity in light of the paleoecological record. *Quat. Res.*, 34: 330-345.
- 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.*, 7: 95-96.
- y P. E. De Oliveira. 1999. A palynological history of the Amazon rainforests through glacial cycles. *Acta Palaeontol. Roman.*, 2: 99-103.
- , P. E. De Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller y M. B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: Forest and cooling in glacial times. *Science*, 274: 85-88.
- , P. E. De Oliveira y M. B. Bush. 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat. Sci. Rev.*, 19: 141-169.
- Colwell R, J. Coddington 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. London B.* 345: 110-118.
- Contreras-Medina R, J. J. Morrone e I. Luna 2001. Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften* 88: 427-430.
- Copeland, H. F. 1957. Forecast of a system of the dicotyledons. *Madroño* 14: 1-9.
- Corner, E. J. 1946. Centrifugal stamens. *Jour. Arnold Arb.* 27: 423-437.
- Cortés, R. y P. Franco. 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia*, 19(3): 465-478.

- Cracraft J. 1985. Biological diversification and its causes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72 (34): 794-822.
- y R. O. Prum 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- Craven, L.A. y C.R. Dunlop 1992. A taxonomic revision of *Pachynema* (Dilleniaceae). *Aust. Syst. Bot.* 5:477-500
- Craw, R. C. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatam Islands. *Syst. Zool.*, 37: 291-310.
- Craw R. C, J. R. Grehan y M. J. Heads 1999. Panbiogeography: Tracking the history of life. Oxford *Biogeography Series* 11. Nueva York, EEUU. 229 pp.
- Crespo, S. E. 1989. Evaporación media anual 1964-1983, escala 1:2 000 000. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. Editado por Instituto de Geografía, ACC, Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía. La Habana, Impreso Instituto Geográfico Nacional de España. Clima VI.
- Crisci J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription. *J. Theor. Biol.* Special Issue on unsolved problems 97: 35-41
- 1998. Forma, espacio, tiempo: los métodos modernos de reconstrucción filogenética. Introducción. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica* 68: 443-444.
- y T. F. Stuessy 1980. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Systematic Botany* 5(2): 112-135.
- , M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig Juárez 1991a. A comparative review of cladistic approaches to historical biogeography of southern South America. *Aust. Syst. Bot.* 4: 117-126.
- 1991b. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.* 40: 15-171.
- y M. F. López Armengol 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Washington, D.C. *Monografías de la OEA*. Núm. 26.
- y Katinas L. 1997. La filogenia frente a la justicia. *Ciencia Hoy* 8(43): 28-35.
- , L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires.

- Croat, B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 56: 295-307.
- Croat, T. B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*: 597-599 pp. Stanford University Press, California.
- Cronquist, A. 1957. Outline of a new system of families and orders of dicotyledons. *Bull. Jard. Bot. Brux.* 2:13-40.
- 1965. *The status of the general system of classification of flowering plants.* 52:13- 40.
- 1981. *An integrated system of classification of Flowering Plants.* The New York Botanical Garden. Columbia University Press. New York 293-302 pp.
- 1988. *The Evolution and classification of Flowering Plants. Second Edition.* The New York Botanical Garden Bronx, New York, USA.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography.* Published by the authors, Caracas.
- 1964. *Space, time, form: The biological synthesis.* Caracas, published by the author.
- 1975. Biogeografía analítica y sintética ('pan-biogeografía') de las Américas. Caracas. *Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.* Boletín 35: 1-890.
- Cuénoud, P., V. Savolainen, L.W. Chatrou, M. Powell, R.J. Grayer, M.W. Chase. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on 18S rDNA and plastid *rbcl*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 89: 132-144.
- Dahlgren, R.M.T. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* 3:119-149.
- De la Cruz, A. V. 1990. Un sistema para reconocimiento de patrones supervisado. En: *INFORMÁTICA '90*, Editorial Academia, La Habana 1990. 227-240 pp.
- De Souza A. D. 2003. Dos Amazonias. En Morrone JJ, Llorente J (Eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones.* Las Prensas de Ciencias, UNAM. México DF. ISBN- 968-36-9463-2, México 245-255 pp.
- Dickson W. C. 1967a. Comparative morphological studies in *Dilleniaceae*, II. The Pollen. *Jour. Arnold Arb.* 48: 2 31-240.
- 1967b. Comparative morphological studies in *Dilleniaceae*, I. Wood anatomy. *Jour. Arnold Arb.* 48: 1- 29.

- 1968. Comparative morphological studies in *Dilleniaceae*, III. The Carpels. *Jour. Arnold Arb.* 49: 317-329.
- 1970a. Comparative morphological studies in *Dilleniaceae*, V. Leaf Anatomy. *Jour. Arnold Arb.* 51: 89-101.
- 1970b. Comparative morphological studies in *Dilleniaceae* VI. Stamens and young stem. *Jour. Arnold Arb.* 51: 403-416.
- 1971. Comparative morphological studies in *Dilleniaceae*, VII. Additional Notes on *Acrotrema*. *Jour. Arnold Arb.* 52: 319-331.
- , J. A. Nowicke & J. J. Skvarla 1982. Pollen morphology of the *Dilleniaceae* and *Actinidiaceae*. *Amer. J. Bot.* 69(7): 1055-1073.
- Dinerstein, E. D., M. Olson, D. J. Graham, A. I. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. World Bank, Washington, D.C.
- Donoghue M. J. 1994. Progress and prospects in reconstructing plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 405-418.
- Duellman, W. E. 1982. Compresión climática cuaternaria en los Andes: efectos sobre la especiación. *Zoología Neotropical (Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología, Mérida, Venezuela)* 1: 177-201.
- Eames, A. J. 1953. Flora anatomy as an aid in generic limitation. *Chron. Bot.* 14: 126-132.
- 1961. *Morphology of the angiosperms*. 518pp. MacGraw-hill, New York
- Ehrendorfer, F. 1980. Polyploidy and distribution. – pp. 45-60 en: Lewis, W. H. (ed.), *Polyploidy, biological relevance*. New York.
- Endress, P.K. 1997. Relationships between floral organization, architecture, and pollination and pollination mode in *Dillenia* (*Dilleniaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 206: 99-118.
- Escalante T. 2003. Avances en el atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México. En Morrone J. J., Llorente J. (Eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México DF. 297-302 pp.
- Erdtman, G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy I*. Almqvist & Wiksell. Stockholm
- Faith D. P. 1994. Phylogenetic diversity: A general framework for the prediction of feature diversity. En Forey PI, Humphries J, Vane- Wright RI (Eds.) *Systematics*

- and conservation evaluation. Systematics Association Special Vol. 50. Clarendon Press. Oxford, RU. 251-268 pp.
- , P. A. Walker 1996. How do indicator groups provide information about the relative biodiversity of different sets of areas? On hotspots, complementarity and patterns-based approaches. *Biodiversity Lett.* 3: 18-25.
- Farris, J. S. 1970. Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En Planick N. Funk V. Eds. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society. *Advances in Cladistics* 2:7-36. Columbia University Press. New York. USA.
- 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistic* 5 (4): 417- 419.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 786-791.
- Ferrás H., A. López, A. Martell y A. Suárez 1999. Relaciones de la diversidad en la flora endémica cubana con la vegetación y la aridez del clima. II Estudio de las variables climáticas. *Acta Botánica Cubana* 136: 1-12.
- Fitch, W. M. 1971. Toward finding the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology, *Syst. Zool.* 20: 406-416.
- Frailey, C. D., E. L. Lavina, A. Rancy y J. P. Souza Filho. 1988. A proposed Pleistocene/ Holocene lake in the Amazon basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica*, 18(3-4): 119-143.
- García-Barros E., P. Guerra, M. Luciañez, J. Cano, M. Munguira, J. Moreno, H. Sainz, M. Sanz y J. C. Simón 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero- Balearic region (western Mediterranean). *J. Biogeog.* 29: 109-124.
- Gaston, K. J. y P.H. Williams. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity, pp. 202-229. En: Gaston K.J. (ed.), *Biodiversity: A biology of numbers and difference*, Blackwell Science, Cambridge.
- Gilg, E. 1893. *Dilleniaceae*. *Nat. Pflanzenfam.* III. 6: 100-128.
- Grehan, J. R. 1989. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand J. Zool.*, 16: 731-748.
- 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/time. *Biodiv. Lett.*, 1: 134-140.

- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America. Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny?. *Ann. Mis. Bot. Gard.* 69(3) :557.
- 1985. Phytogeographic patterns of uplands and lowlands Panamian plants. In W. G. D'Arcy y M. Correa (eds.) *La botánica e historia natural de Panamá*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis. 147-160 pp.
- 1993. *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru)*. Conservation International Washington, DC. 895 pp.
- Gilg, E. y E. Werdermann 1925. *Dilleniaceae*. *Nat. Pflanzenfam* Band 21: 7.
- Goloboff, P. A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Buenos Aires. Sociedad Argentina de Botánica.
- Gottsberger, G. 1977. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Pl. Syst. Evol.*, Suppl. 1: 211-226.
- Gower, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* v. 27 (4): 857-874.
- Gundersen, A. 1950. *Families of Dicotyledons*. Chronica Botanica. Waltham, Mass.
- Gurni, A. y K. Kubitzki 1981. Flavonoid chemistry and systematics of the *Dilleniaceae*. *Biochem. Syst. & Ecol.* 9(2/3): 109-114.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- 1974. Avian speciation in tropical South America with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publ. Nuttall Ornith.*, club, 14:1-390.
- 1977. Pleistocene speciation in Amazonian birds. *Amazoniana*, 6:161-192.
- 1982. General aspects of the refuge theory, pp. 6-24. En: Prance G.T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York.
- Hallier, H. 1905. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. *New Phytol.* 4: 151-162.
- Henderson, I. M. 1991. Biogeography without area? *Aust. Syst. Bot.* 4: 59-71.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: Univ. Illinois Press.
- 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*, Eudeba, Buenos Aires.

- Hernández, A., J. M. Pérez y O. Ascanio. 1971. Mapa Genético de Suelos. Escala 1:250 000. En *Atlas de Cuba XX aniversario*. I.C.G.C.
- Hickey, L. J. y J. A. Wolfe 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589.
- Hoogland, R. D. 1951. *Dilleniaceae*. In: Van Steenis, *Fl. Males.* 1. 4:141-174.
- 1952. A revision of the genus *Dillenia*. *Blumea* 7: 1-145.
- 1953. The genus *Tetracera* (*Dilleniaceae*) in the eastern Old World. *Reinwardtia* 2: 185-225.
- Horn, J. W. 2002. Phylogenetics of the Dilleniaceae. P. 128, in *Botany 2002: Botany in the Curriculum*, Abstracts. [Madison, Wisconsin.]
- Humphries, C. J. y V. A. Funk 1984. *Cladistic methodology*. pp. 323- 362 in Current concepts in plant taxonomy, eds. V. H. Heywood and D.M. Moore. London: Academic Press.
- Humphries C. J., R. I. Vane-Wright y P. H. Williams 1991. Biodiversity reserves: setting new priorities for the conservation of wildlife. *Park* 2: 34-38.
- y L. R. Parenti 1999. *Cladistic biogeography: second edition. Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford. Oxford University Press.
- Hunter, G. E. 1965. Family 118. *Dilleniaceae* in R. E. Woodson Jr. & R. W. Schery (eds.) *Flora of Panamá. Ann. Mis. Bot. Garden* 52 (4): 579-598.
- Hutchinson, J. 1926. *The Families of Flowering Plants. I. Dicotyledons*. MacMillan & Co., London.
- 1964. *The Genera of Flowering Plants. Vol. 1:* 154-161. Clarendon Press. Oxford.
- Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía 1972. *Mapas Topográficos*. Provincias P. del Río, La Habana, Las Villas y Oriente. La Habana, Cuba.
- Izquierdo, A. 1989. Precipitación media anual 1964-1983, escala 1:2 000 000. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. Editado por Instituto de Geografía, ACC, Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía. La Habana, Impreso Instituto Geográfico Nacional de España. Mapa VI. 31.
- Jeanmonod, D. 1984. La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
- Judd, W., C. S. Campbell, E. A. Kellogg & P. E. Stevens. 2002. *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Sinauer Assoc. Second Edition, Sunderland, MA. USA, 376 pp.

- Keighery, G.J. 1975. Pollination of *Hibbertia hypericoides* (Dilleniaceae) and its evolutionary significance. *J. Nat. Hist.* 9: 681-684.
- 1991. Pollination of *Hibbertia conspicua* (Dilleniaceae). *W. Austral. Naturalist* 18: 163-165.
- Kitching I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries y D. M. Williams. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second edition. Oxford University Press. New York. USA. 228 pp.
- Kluge, A. G. y J. S. Farris 1969. Quantitative phylogenetics and the evolution of Anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- Kubitzki, K. 1968. Flavonoide und Systematik der *Dilleniaceen*. *Verh. Deutsch. Bot. Ges.* 81: 238-251.
- 1970. Die Gattung *Tetracera* (*Dilleniaceae*). *Mitt. Bot. Staatsäml.*, München 9: 1-105.
- 1971. *Doliocarpus*, *Davilla* und verwandte Gattungen (*Dilleniaceae*). *Mitt. Bot. Staatsäml.*, München 9: 194.
- 1973. Neue und Bemerkenswerte Neotropische *Dilleniaceen*. *Mitt. Bot. Staatsäml.*, München 9: 707-720.
- 1980. Eine neue *Doliocarpus*- Art aus Venezuela. *Mitt. Bot. Staatsäml.*, München 16: 501-502.
- 1981. Zwei neue *Doliocarpus*- Arten aus Venezuela. *Mitt. Bot. Staatsäml.*, München 17: 237-238.
- (en prensa). *Dilleniaceae*. in: *The Families and Genera of Vascular Plants*. K. Kubitzki (ed.). Vol. III. Springer- Verlag, Berlin.
- Kuntze, O. 1891. *Revisio generum plantarum*. H. St rtz. W rzburg.
- Lapinel B. 1989. Temperatura media anual del aire escala 1:2 000 000. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. Editado por Instituto de Geografía, ACC, Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía. La Habana, Impreso Instituto Geográfico Nacional de España. Mapa VI.
- Lecha, L. 1989. Media de las temperaturas mínimas absolutas anuales del aire media anual 1964-1983, escala 1:4 000 000. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. Editado por Instituto de Geografía, ACC, Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía. La Habana, Impreso Instituto Geográfico Nacional de España. Mapa VI..
- Lawrence, G. H. M. 1951. *Taxonomy of Vascular Plants*. MacMillan & Co., New York
- Le Maout, E. y J. Decaisne 1873. *System of Botany*. Longmans & Green. London.

- Lemesle, R. 1955. Contribution a` l'étude de quelques familles de dictotylédones considérées comme primitives. *Phytomorphology* 5: 11-45.
- León, Hno. y Hno. Alain. 1953. Flora de Cuba. III. *Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat.* Colegio La Salle 13: 502 pp.
- Lindley, J. 1830. *An Introduction to the Natural System of Botany. Vol. I. De. 1.* Longman, Rees, Orme, Brown & Green. London.
- Liogier, H (Alain). 1974. *Flora de Cuba. Suplemento.* Inst. Cub. del Libro. La Habana. 150 pp.
- Little E. L. y K. W. Dorman 1954. Slash Pine (*Pinus elliottii*) including South Florida Slash Pine *U. S. Dep. Agr. Forest. Serv., Southeastern Forest. Exper. Sta. Pap.* 36: 82 pp.
- López, A. 1985. Variabilidad morfológica de las hojas en las especies cubanas del género *Calophyllum* (*Clusiaceae*). *Acta Bot. Cubana*, (31): 1-27.
- , M. Rodríguez y A. Cárdenas 1994. El Endemismo vegetal en Moa- Baracoa (Cuba Oriental). *Fontqueria* 39: 433-473.
- 1998. Origen probable de la Flora Cubana in La Diversidad Biológica de Iberoamérica Vol. II. Gonzalo Halffter, compilador. Volumen especial. *Acta Zoológica Mexicana*. CYTED-D. 83-108 pp.
- Lourenço, W. R. 1986. Diversité de la faune scorpionique de la region Amazonienne; centres d'endémisme; nouvel appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *Amazoniana*, 9(4): 559-580.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.*, 26: 1299-1305.
- , J. J. Morrone y D. Espinosa. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Divers. Distrib.*, 6: 137-143.
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue y D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-103.
- Maguire, B. 1970. On the flora of the Guayana highland. *Biotropica*, 2(2): 85-100.
- Marshall, I. 1949. Studies in the *Dilleniaceae* in C. Johnston. Flora of Costa Rica. *Sargentia*, 205 pp.
- Melchior, H. 1964. *Dilleniaceae*. In: Engler, *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Zwlfte Auflage, Band II. Gebr der Borntraeger. Berlin.

- Momose, K., T. Yumoto, T. Nagamitsu, M. Kato, H. Nagamasu, S. Sakai, R.D. Harrison, T. Itioka, A.A. Hamid, T. Inoue. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *Amer. J. Bot.* 85: 1477-1501.
- Morrone, J. J. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.* (Bogotá) 6: 53-66.
- 1994. On the identification of Areas of Endemism., *Syst. Biol.* 43 (3): 438-441
- 1999. How can biogeography and cladistics interact for the selection of areas for biodiversity conservation? A view from Andean weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Biogeographica* 75: 89-96.
- 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. En Martín-Piera F, Morrone 120 MAR 2004, VOL. 29 N° 3 JJ, Melic A (Eds.) *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES*. Vol. 1. SEA-CYTED-Instituto Humboldt, Monografías Tercer Milenio. Zaragoza, España. 69-78 pp.
- 2001a. *Sistemática, biogeografía, evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las Prensas de Ciencias. UNAM. México DF. 124 pp.
- 2001b. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA N°3. Zaragoza, España 148 pp.
- y J. V. Crisci 1990. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. Bogotá. *Evolución Biológica* 4: 119-140.
- 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.* (Bogotá), 6: 53-66.
- 1995. Historical Biogeography: Introduction to methods. Palo Alto, Ca. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- , M. M. Cigliano y J. V. Crisci 1992. Cladismo y Diversidad Biológica., *Ciencia Hoy* 4 (21): 26-34.
- y M. del C. Coscarón. 1996. Distributional patterns of the American *Peiratinae* (Heteroptera: Reduviidae). *Zool. Medel. Leiden*, 70(1): 1-15.
- y D. Espinosa 1998. La relevancia de los Atlas Biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* 49: 12-16.
- , D. Espinosa y J. Llorente 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zool. Mex.* 85: 83-108.
- Müller C. H. 1955. The origin of *Quercus* in Cuba. *Rev. Soc. Cubana. Bot.* 12(3): 41-47.

- Müller, P. 1973. *The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes*. Junk, La Haya.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Nelson, G. J. y N. Y. Platnick 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance.*, Columbia University Press, New York, 1-51 pp.
- Nixon, K. 1999. Winclada ver. 0.9.9+ (BETA). *Preliminary Documentation*.
- Ortega, F. y M. L. Arcia 1982. Determinación de las lluvias en Cuba durante la glaciación de Wisconsin mediante relictos edáficos. *Cienc. Tierra y Espacio* 4:85-104
- Ozenda P. 1949. Recherches sur les dicotylédones apocarpiques . Publ. Lab. L'École Normal Supérieure, Ser. Biol. Fasc. II. Paris.
- Patton, J. L., M. N. F. Da Silva y J. R. Malcolm. 2000. Mammals of the rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 244: 1-306.
- Pavanasasivam, G., Sultanbawa, M.U.S. 1974. Betulinic acid in the Dilleniaceae and a review of its natural distribution. *Phytochemistry* 13: 2002-2006.
- Pérez, J. 1994. Nueva especie del género *Doliocarpus* (Dilleniaceae) de Cuba. *Fontqueria* 40: 43- 44.
- 1998. Filogenia y Biogeografía Histórica de *Dilleniaceae* en el Neotrópico. *Tesis en opción al grado de Master en Ciencias*.
- 2003. Filogenia de la familia *Dilleniaceae*. Memorias del VII Simposio de Botánica. *CD- Rom Instituto de Ecología y Sistemática*, ISBN: 959-270-029-X.
- 2005. *Dilleniaceae. Fascículo No. 10 (3) de la Flora de la República de Cuba*. Serie A Plantas Vasculares. Koeltz Scientific Books, Germany. 1- 25 pp, ISBN 3-906166-30-9.
- y F. Cejas 1993. El género *Davilla* (Dilleniaceae) en Cuba. Morfología foliar. *Fontqueria* 36: 265-270.
- , C. A. Zavaro y F. Cejas 1995. El género *Doliocarpus* (Dilleniaceae) en Cuba: Consideraciones taxonómicas. *Fontqueria* 42: 357-360.
- Pico, R. 1999. Determinación del Umbral de semejanza  $\beta_0$  para los algoritmos de agrupamiento lógico- combinatorios, mediante el dendrograma de un algoritmo

jerárquico. *Memorias IV taller Iberoamericano de Reconocimiento de Patrones*. Ciudad de la Habana.

Platnick, N. I. 1991. On areas of endemism. *Aust. Syst. Bot.* 4: xi- xii.

Portela, A. H., J. L. Díaz, J. R. Hernández, A. R. Magaz y P. Blanco 1989. Geomorfología. En *Nuevo atlas nacional de Cuba. Sección IV- 3*. Instituto de Geografía. Academia de Ciencias de Cuba, La Habana: 2-3.

Prado, D. E. y P. E. Gibbs 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 902- 927.

Prance, G. T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution pattern in *Caryocaraceae*, *Chrysobalanaceae*, *Dichapetalaceae* and *Lecythidaceae*. *Acta Amazonica* 3: 5-28.

----- 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38.

----- (ed.). 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press New York.

----- (ed.). 1987. *Biogeography and quaternary history in tropical America* I.T.C Whitmore, G.T. Prance. Clarendon press, Oxford, 214p.

----- 2002. Rhabdodendraceae. In: Kubitzki, K., Bayer, C. (eds.) *The families and genera of vascular plants: flowering plants, dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales*, vol. 5. Berlin: Springer Verlag, 339-341 pp.

Prendergast J. R., R. M. Quinn, J. H. Lawton, B. C. Eversham y D. W. Gibbons. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365: 335-337. Sclater, P. L. 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.*, 2: 130-145.

Puff, C. y A. Weber. 1976. Contributions to the morphology, anatomy, and karyology of *Rhabdodendron*, and a reconsideration of the systematic position of the Rhabdodendronaceae. *Pl. Syst. Evol.* 125: 195-222.

Ramírez, N. y Y. Brito 1987. Patrones de floración y fructificación en una comunidad pantanosa tipo morichal (Calabozo-Guarico, Venezuela). *Acta Cient. Venezolana* 38: 376-381.

Raven, P. H. y D. L. Axelrod 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.

- , R. F. Evert y S. E. Eichhorn 1992. *Biología de las plantas*, E.d. Reverté, S.A., Barcelona, España. 671-679 pp.
- Rendle, A. B. 1925. *The Classification of Flowering Plants. Vol. II*. The University Press. Cambridge.
- Ricardo Nápoles, N. E., E. Pouyú Rojas y P. P. Herrera Oliver 1995. The synanthropic flora of Cuba. *Fontqueria* 42: 367-430.
- Roig, J. T. 1963. *Diccionario botánico de nombres vulgares cubanos*. ed. 3, 1-2. Santiago de las Vegas.
- 1974. Plantas medicinales, aromáticas o venenosas de Cuba. Ciencia y Técnica, La Habana. 952 pp.
- 1988. *Diccionario botánico de nombres vulgares cubanos*. Vol 2. Editorial Científico Técnica. 713-716 pp.
- Rohlf, F. J. 1971. *NTSYS. Numerical taxonomy system of multivariate statistical programs*. Tch. Rep. State University of New York at Stony Brook, New York, N.Y.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. Pages 437-481 in *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distribution* (A. Myers and P. Giller, eds.). Chapman and Hall, London.
- Russell A., N. Myers y C. Goettsch 1999. Biodiversidad Amenazada. Las ecorregiones terrestres prioritarias del mundo. *CEMEX*. Conservación internacional.
- Samek V. 1973. Regiones fitogeográficas de Cuba. *Ser. Forest. Acad. Cien. Cuba*. La Habana. No. 15, 50 pp.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio 1983. Life form and phenology In: Tropical savannas. *Elsevier*. Amsterdam 79-108.
- Sastri R. L. N. 1958. Floral morphology and embryology of some Dilleniaceae *Bot. Not.* 11: 495-511.
- Savolainen, V., M. F. Fay, D. C. Albach, A. Backlund, M. van der Bank, K. M. Cameron, S. A. Johnson, M. D. Lledó, L. C. Pintaud, M. Powell, M. C. Sheahan, D. E. Soltis, P. S. Soltis, P. Weston, W. M. Whitten, K. J. Wurdack & M. W. Chase. 2000. Phylogeny of the euicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. *Kew Bull.* 55: 257-309.
- Scott J M. 1997. Gap Analysis for biodiversity survey and maintenance. En Reaka-Kudla

- M L, Wilson D E, Wilson E O (Eds.) *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. National Academy Press. Washington DC, EEUU. 321-340 pp.
- Schatral, A., S.G. Kailis, J.E.D. Fox. 1994. Seed dispersal of *Hibbertia hypericoides* (Dilleniaceae) by ants. *J. Roy. Soc. W. Australia* 77: 81-85.
- Silva, J. M., C. Da y D. C. Oren. 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: An example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.*, 59: 427-437.
- Simpson, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology*, 1: 273-294.
- Smith, A. C. 1967. Systematics and appreciation of reality. *Taxon* 18: 5-13.
- Sokal R. R. y F. J. Rohlf. 1981. Taxonomic congruence in the *Leptodomorpha* reexamined. Nueva York. *Systematic Zoology* 30: 309-325.
- Soltis, D.E., A.E. Senter, M.J. Zanis, K. Sangtae, J.D. Thompson, P.S. Soltis, L.P. De Craene Ronse, P.K. Endress, J.S. Farris. 2003. Gunnerales are sister to other core eudicots: implications for the evolution of pentamery. *Amer. J. Bot.* 90: 461-470.
- Standley, P. C. 1927. The flora of Barro Colorado island. *Smithsonian Misc. Collect.* 78: (8):1-32.
- y L. O. Willians. 1961. Flora of Guatemala. *Dilleniaceae. Fieldiana* 4: 1-20.
- Stuessy, T. F., E. Hörandl y V. Mayer. 2001. *Plant systematic: A half-century of progress (1950-2000) and future challenges*. IAPT, Vienna, 410 pp.
- Takhtajan, A. 1958. *Origins of angiospermous plants*. (Transl. by O. H. Gankin.) Am. Inst. Biol. Sci., Washington.
- 1969. *Flowering Plants, Origin and Dispersal*. (Transl. C. Jeffrey.) Smithsonian Inst. Press, Washington.
- 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *The Botanical Review* Vol. 46, 3: 225.
- 1987. *Systema Magnoliophytorum*, Leninopoli, Oficina Editoria Nauka, sectio Leninopolitana, : 54-154 pp.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

- y P. F. M. Verdonschot 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57: 255-289.
- Anon. (1990). *SPSS/PC+ V.6.0. Base manual*. SPSS Inc., Chicago, IL.
- y P. Smilauer 1998. *CANOCO Reference Manual and User's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 349 pp.
- Thorne, R. F. 1958. Some guiding principles in Angiosperm phylogeny. *Brittonia* 10: 72-77.
- 2000. The classification and geography of flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae. *Bot. Rev. (Lancaster)* 66: 441-647.
- Tobe, H., Raven, P.H. 1989. The embryology and systematic position of *Rhabdodendron* (Rhabdodendraceae). In: Tan, K. (ed.) *The Davis & Hedge festschrift: plant taxonomy, phytogeography and related subjects*. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 233-248.
- Todzia, C. A. y F. R. Barrie 1991. Neotypification of *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). *Taxón* 40: 488- 489.
- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico, pp. 93-111. En: Prance, G.T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York.
- Tucker, S.C., P. Bernhardt. 2000. Floral ontogeny, pattern formation, and evolution in *Hibbertia* and *Adrastaea* (Dilleniaceae). *Amer. J. Bot.* 87: 1915-1936.
- Van der Hammen, T. 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon basin and surroundings areas during the Pleistocene. *Geología in Mijnbouw*, 51: 641-643.
- Vane-Wright R., C. Humphries y P. Williams 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- Vanzolini P. E. y E. E. Willians 1970. The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae) *Arq. Zool. (Sao Paulo)*, 19: 1-298.
- Veillon, J.-M. 1990. Dilleniaceae. In: Morat, P., MacKee, H.S. (eds.) *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*. Vol. 16: 3-86. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle.

- Vestal P. A. 1937. The significance of comparative anatomy in establishing the relationship of the *Hypericaceae* to the *Guttiferae* and their allies. *Philippine Journ. Sci.* 64: 199-256
- Vilamajó, D. 1989. Mapa de Bioclima. En *Nuevo atlas nacional de Cuba*. Sección X.1.2-3, La Habana, Cuba.
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London*, 20: 107-110.
- Warming, E. 1911. *Handbuch systematischen Botanik*. Gebr der Borntraeger.
- Watrous, L. y Q. Wheeler 1981. The out- group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Weston P. H. 1994. Methods for rooting cladistic tress. En Scotland R. W., Siebert D. J. y Williams D. M. Eds. *Models in phylogeny reconstruction*. Systematics Association by Clarendon Press. Oxford University Press Inc. New York, USA. 125-155 pp.
- Wettstein, R. 1935. *Handbuch der systematischen Botanik*. Leipzig & Wien.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Nueva York. John Wiley.
- Willis, J. C. 1907. The geographical distribution of the *Dilleniaceae*, as illustrating the treatment of this subject on the theory of mutation. *Ann. Royal Bot. Gard., Peradeniya*, 4: 67-77.
- Wilson, T. K. 1960. The comparative morphology of the *Canellaceae*. I. Synopsis of genera and wood anatomy. *Trop. Woods* 112: 1-27.
- Wilson, C. L. 1937. The phylogeny of the stamen . *Am. Jour. Bot.* 24: 686-699.
- 1965. The floral anatomy of the *Dilleniaceae*. I. *Hibbertia* Andr. *Phytomorphology* 15: 248-274.
- 1974. The floral anatomy of the *Dilleniaceae* II. Genera other than *Hibbertia*. *Phytomorphology*, 23: 25-42.
- Zanis, M. J., P. S. Soltis, Y. Long-Qiu, E. Zimmer & D. E. Soltis. 2003. Phylogenetic analyses and perianth evolution in basal Angiosperms. *Ann Missouri-Bot. Garden* 90: 129-150.

### **Publicaciones del autor que avalan los resultados.**

- Pérez J. y F. Cejas. 1993. El género *Davilla* (*Dilleniaceae*) en Cuba. Morfología foliar. *Fontqueria* 36: 265-270.
- Pérez J. 1994. Nueva especie del género *Doliocarpus* (*Dilleniaceae*), de Cuba. *Fontqueria*. 40: 43-44.
- Pérez J., C. Zavaro y F. Cejas. 1995. El género *Doliocarpus* (*Dilleniaceae*) en Cuba. Morfología foliar. *Fontqueria*. 42: 357-360.
- Almagro, G, R. Pico y J. Pérez. 2001. Algoritmo para calcular peso de separación entre objetos en un problema de reconocimientos de patrones. *Memorias del VI Simposio de Matemática y IV Conferencia Italo- Latinoamericana de Matemática Industrial y Aplicada*.
- Pérez J. 2003. Filogenia de la familia *Dilleniaceae*. Memorias del VII Simposio de Botánica. *CD- Rom Instituto de Ecología y Sistemática*, ISBN: 959-270-029-X.
- Almagro G. y J. Pérez 2004. Clasificación computarizada basada en la morfología foliar del género *Davilla* (*Dilleniaceae*) en Cuba. *Acta Cubana Botánica*. 174: 7-14.
- Pérez J. 2004. El género *Tetracera* (*Dilleniaceae*, Dileniales) en Cuba. Consideraciones Taxonómicas. *Acta Cubana Botánica*. 185: 10-13.
- Pérez J. 2005. *Dilleniaceae*. Fascículo No. 10 (3) de la Flora de la República de Cuba. Serie A Plantas Vasculares. Koeltz Scientific Books, Germany. 1- 25 pp., ISBN 3-906166-30-9.

## Anexos

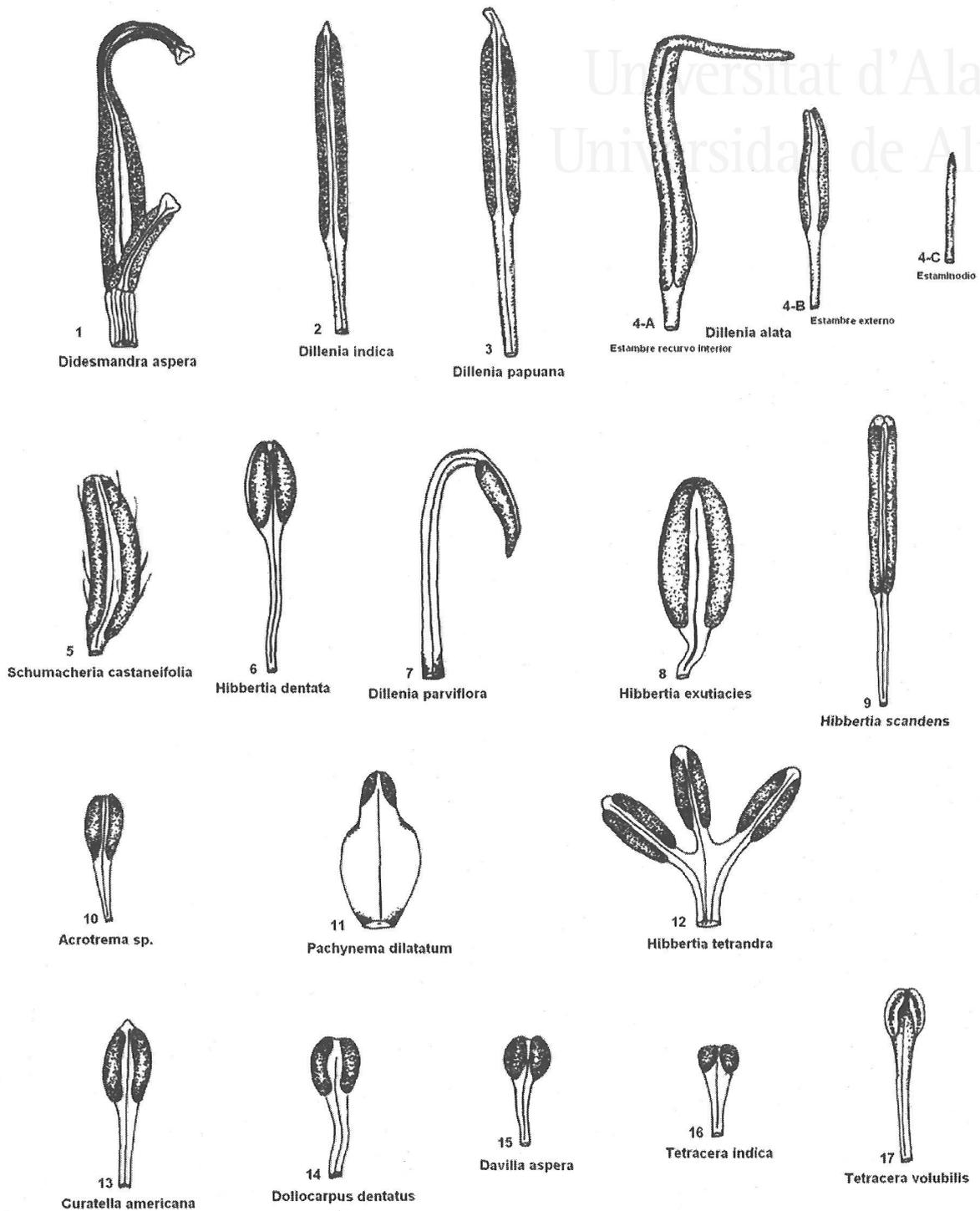


Fig. 1. Morfología de los estambres de algunas especies de la familia Dilleniaceae (Dickison, 1970a)

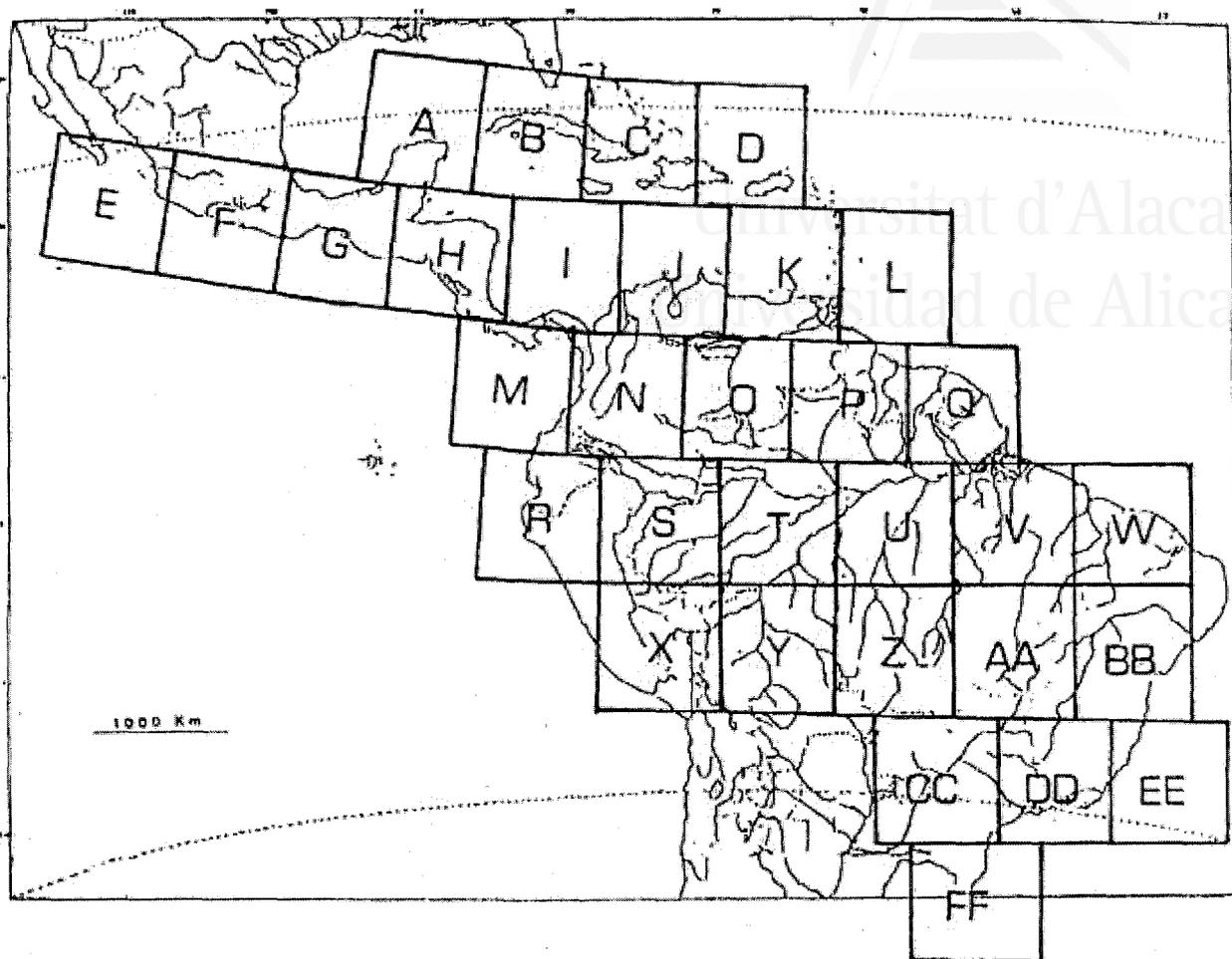


Fig. 2. Parcelación del área de estudio en cuadrantes de 3x3 grados, para la determinación de los centros de endemismos neotropicales de la familia Dilleniaceae.

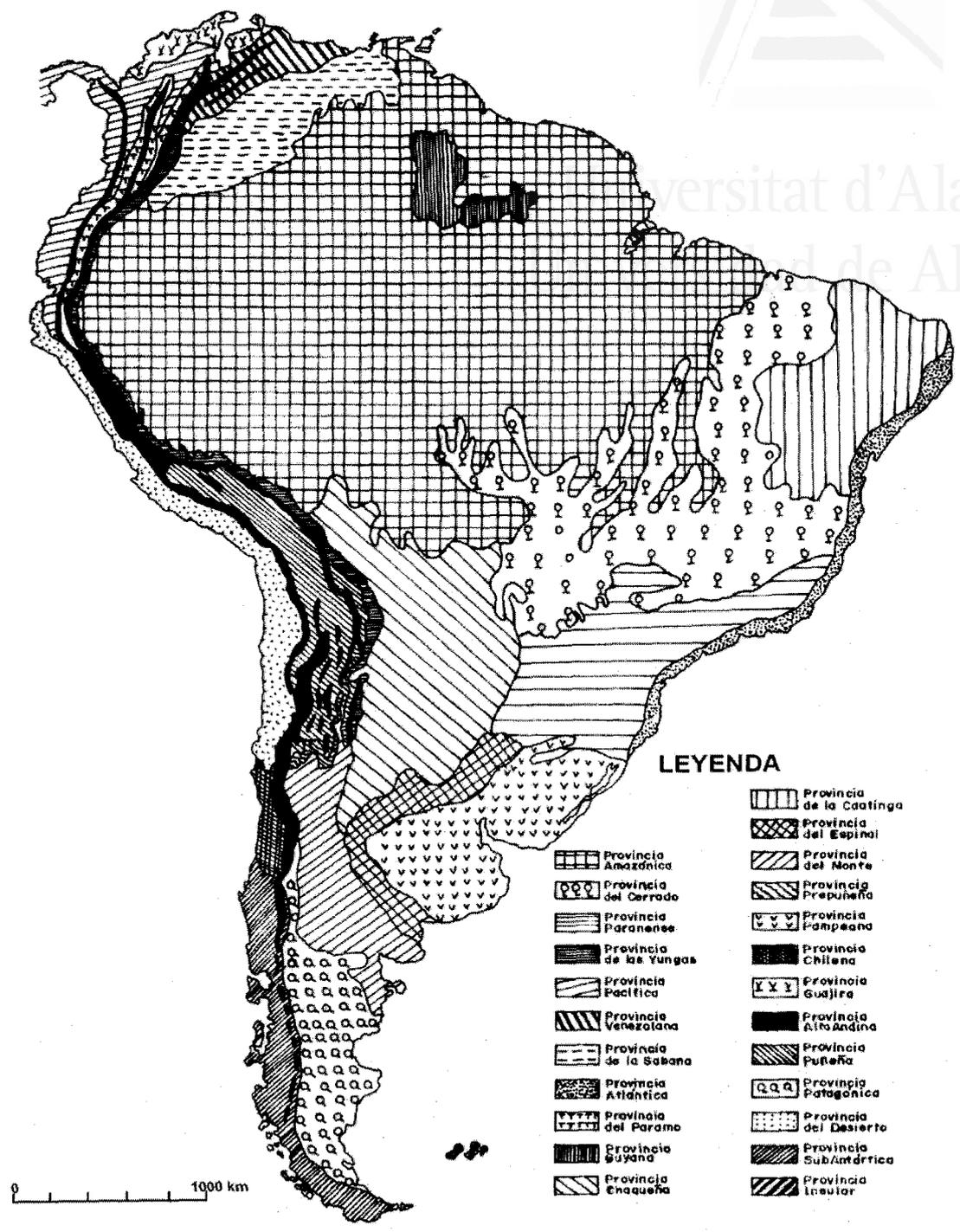
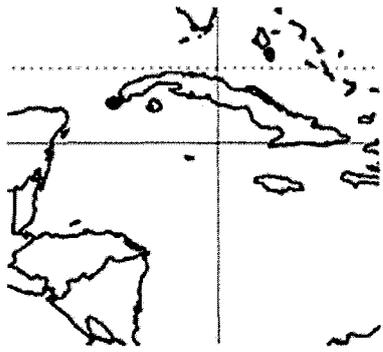


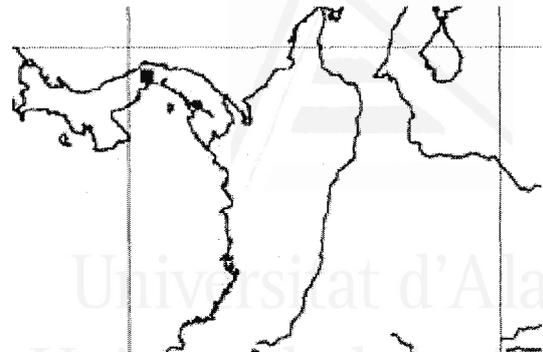
Fig. 40. Provincias Biogeográficas de América del Sur propuestas por Cabrera (1973).



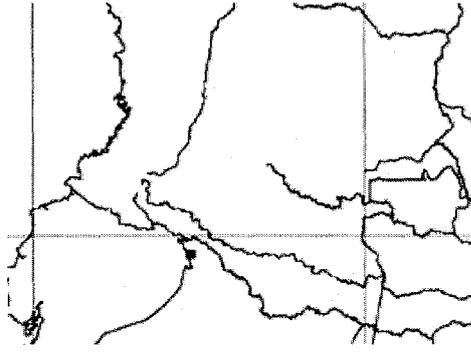
Fig. 41. Centros de endemismo propuestos por Prance (1979), basados en cinco familias de Angiospermas leñosas: Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythidaceae. 1-Darién; 2-Chocó; 3-Río Magdalena; 4-Santa Marta; 5-Catatumbo; 6-Apure; 7-Rancho Grande; 8-Paria; 9-Imataca; 10-Oeste Guyana; 11-Este Guyana; 12-Imerí; 13-Napo; 14-Sao Paulo de Oliveira; 15-Tefé; 16-Manaus; 17-Trombetas; 18-Belém; 19-Tapajós; 20-Aripuana; 21-Este Perú-Acre; 22-Bene; 23-Pernambuco; 24-Bahía; 25-Río Espírito-Santo; 26-Araçuaia.



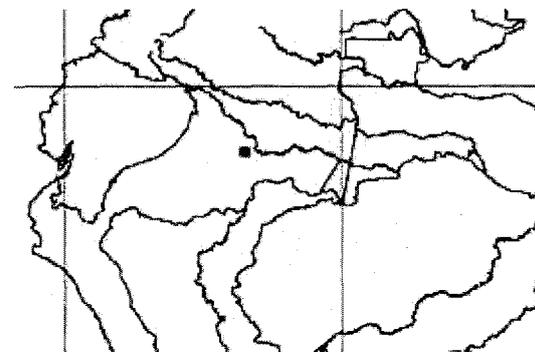
*Doliocarpus herrerae*



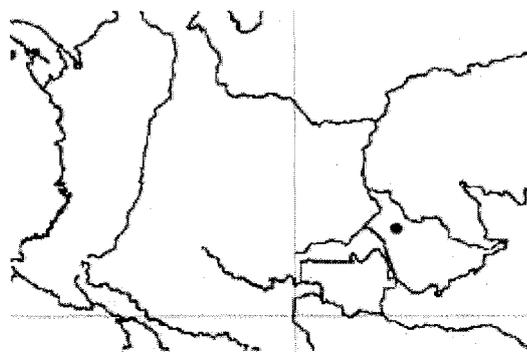
*Doliocarpus dressleri*



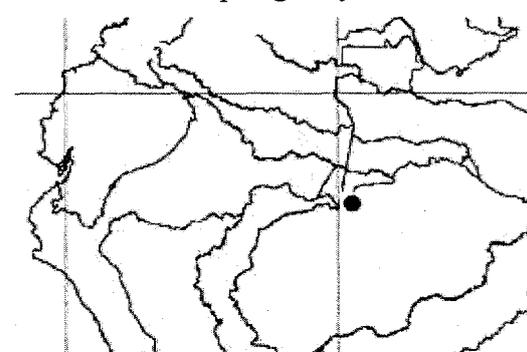
*Doliocarpus pipolyii*



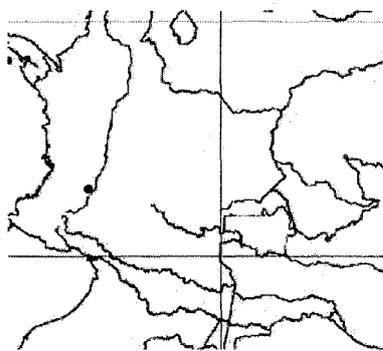
*Doliocarpus gentryi*



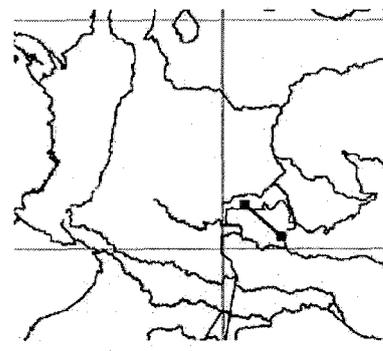
*Doliocarpus leiophyllus*



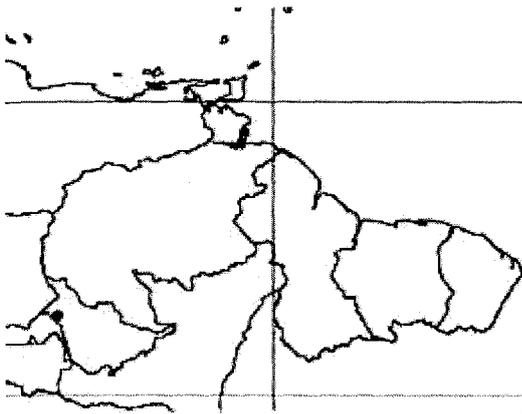
*Doliocarpus hispidus*



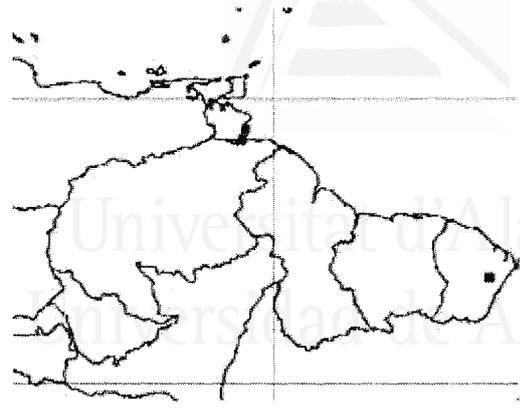
*Doliocarpus chocoensis*



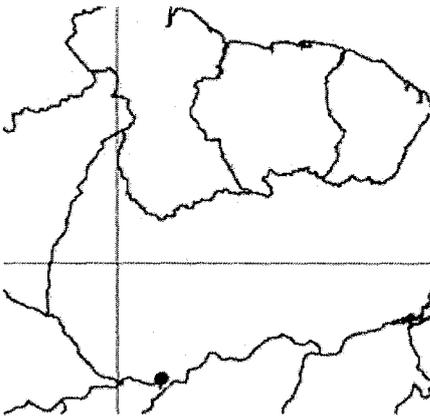
*Doliocarpus areolatus*



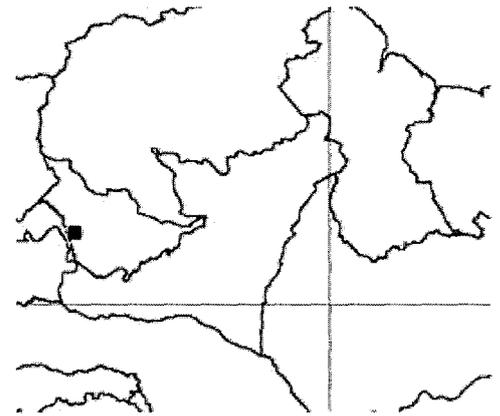
*Doliocarpus carnevaliorum*



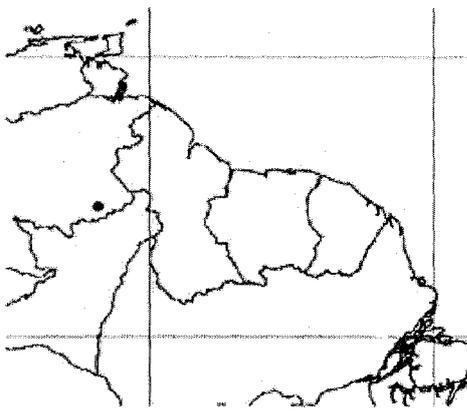
*Doliocarpus sagotianus*



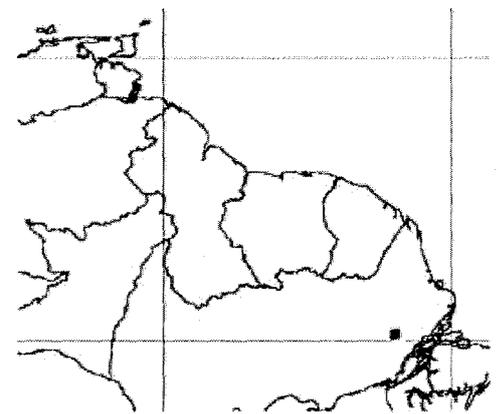
*Doliocarpus prancei*



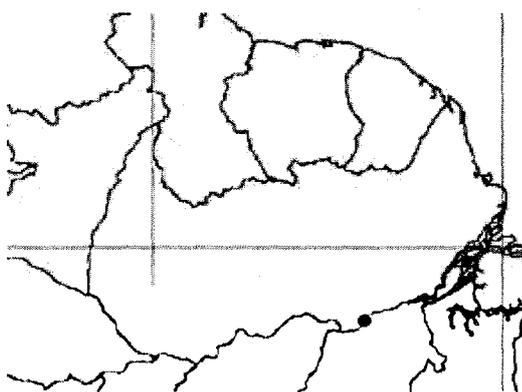
*Doliocarpus paucinervis*



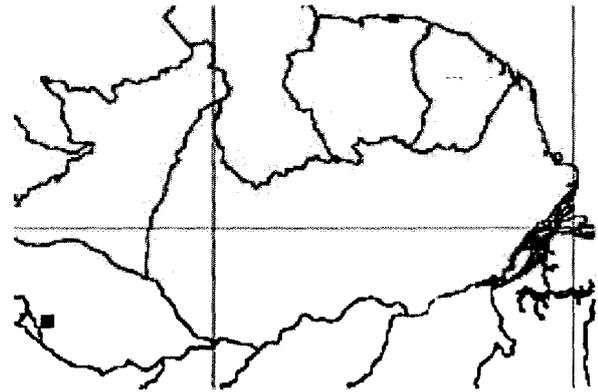
*Davilla steyermarkii*



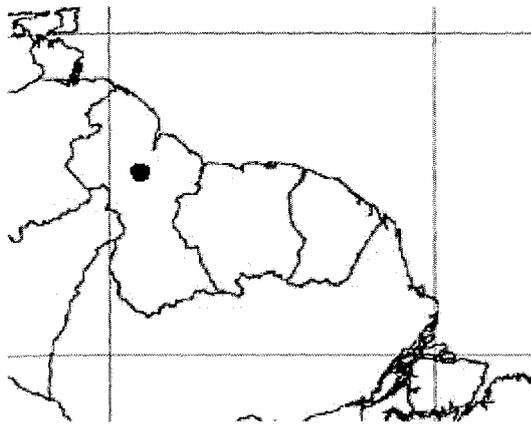
*Davilla strigosa*



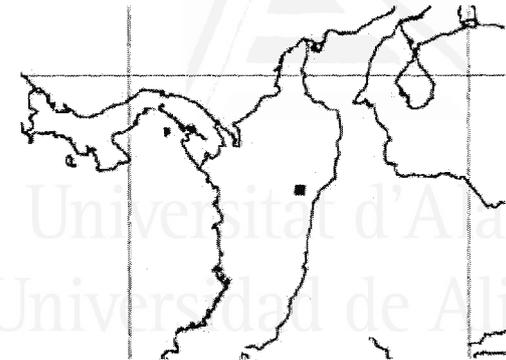
*Davilla pedicellaris*



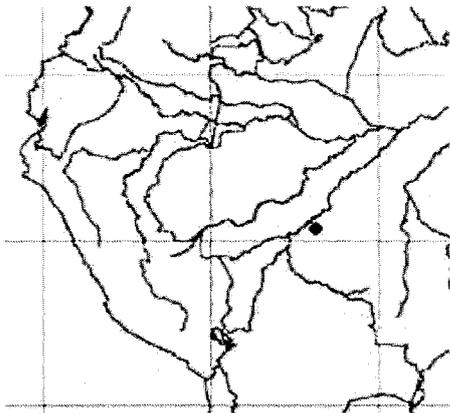
*Tetracera amazonica*



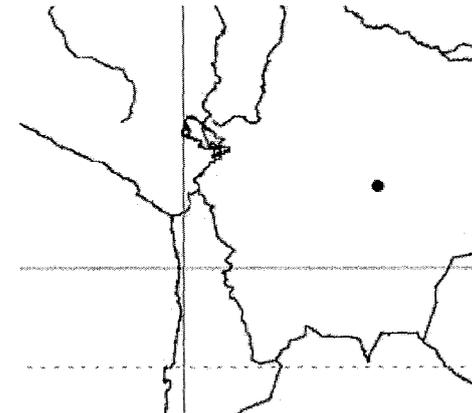
*Tetracera maguirei*



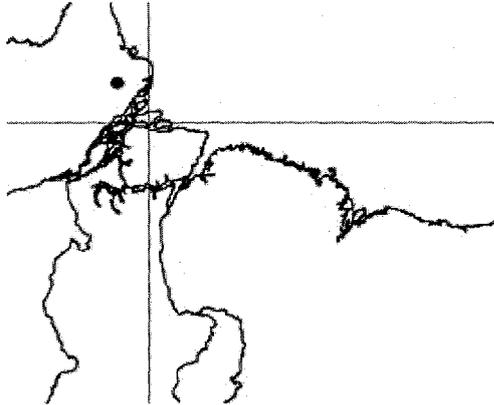
*Doliocarpus lopez-palacii*



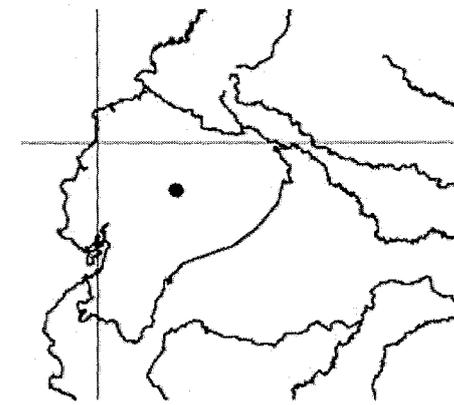
*Doliocarpus dasvanthus* ssp. *dasvanthus*



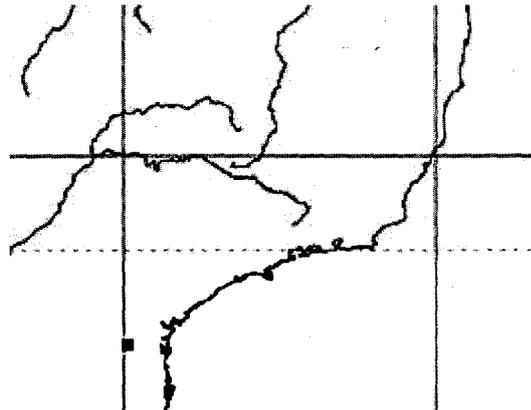
*Doliocarpus spatulifolius* ssp. *tuberculatus*



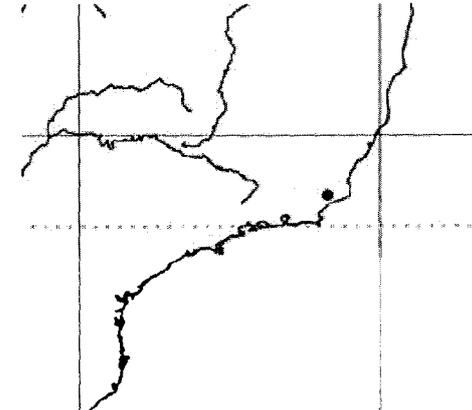
*Doliocarpus spatulifolius* ssp. *spatulifolius*



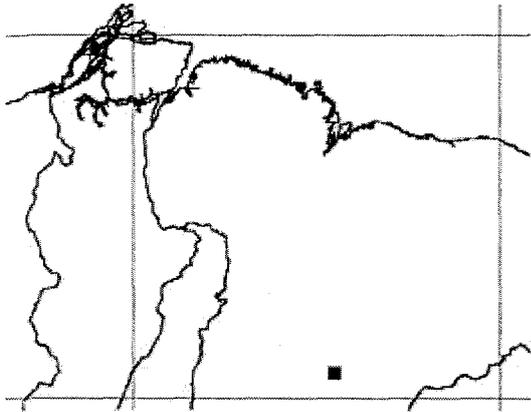
*Doliocarpus dentatus* ssp. *tuberculatus*



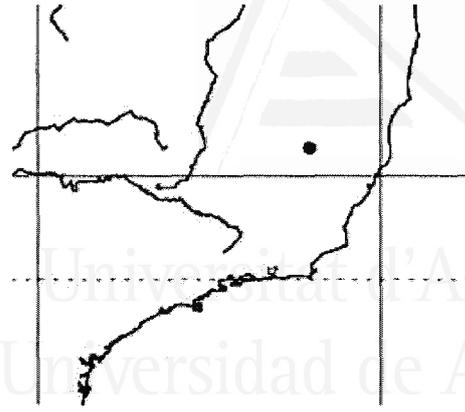
*Doliocarpus glomeratus*



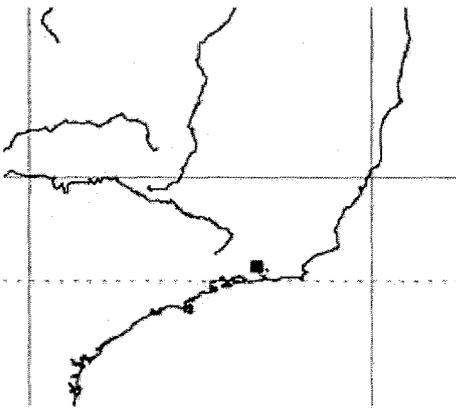
*Doliocarpus lancifolius*



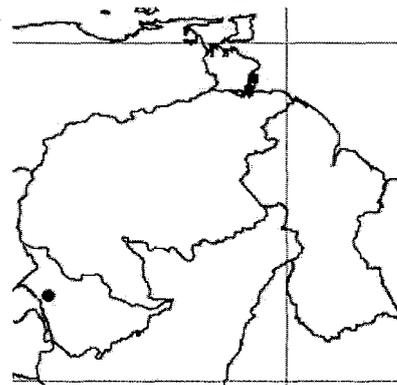
*Doliocarpus elliptifolius*



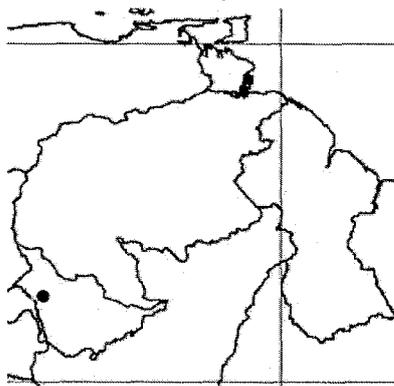
*Davilla angustifolia*



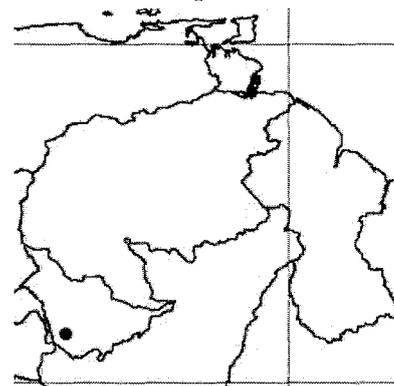
*Davilla glabrata*



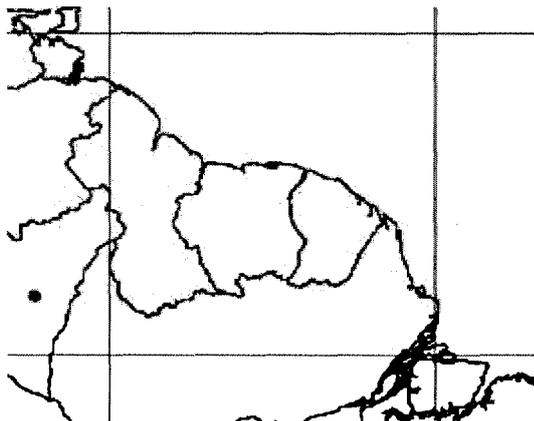
*Doliocarpus liesneri*



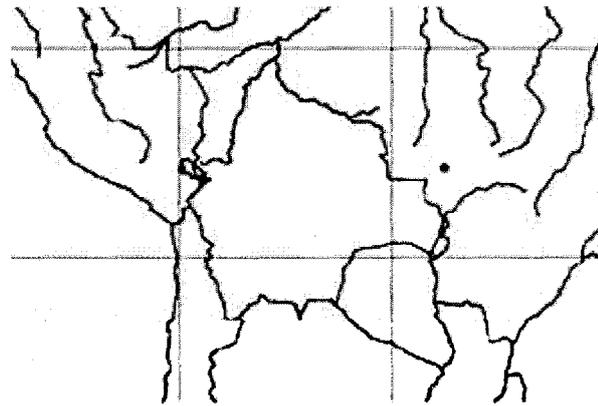
*Doliocarpus ortegae*



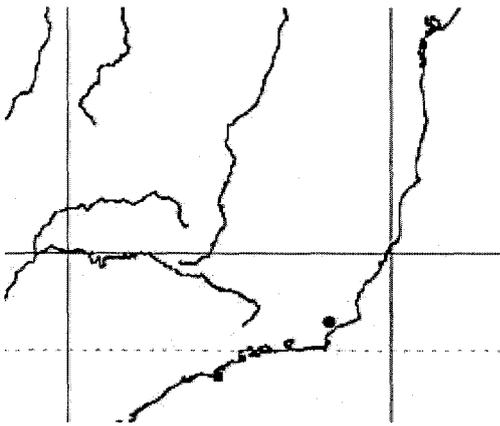
*Neodillenia venezuelana*



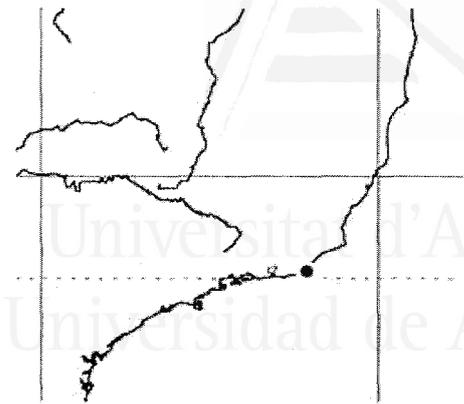
*Doliocarpus aureobaccus*



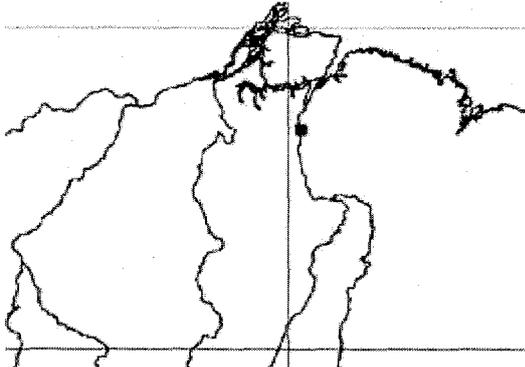
*Davilla rugosa* var. *riedelii*



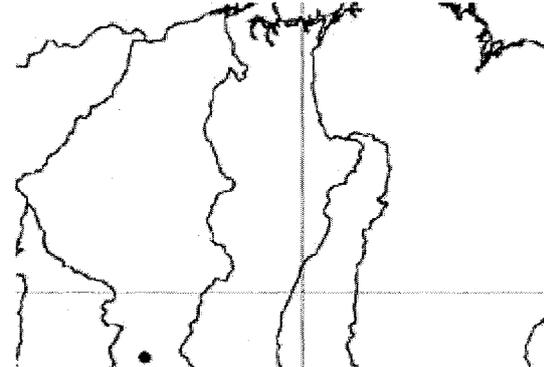
*Davilla glaziovii*



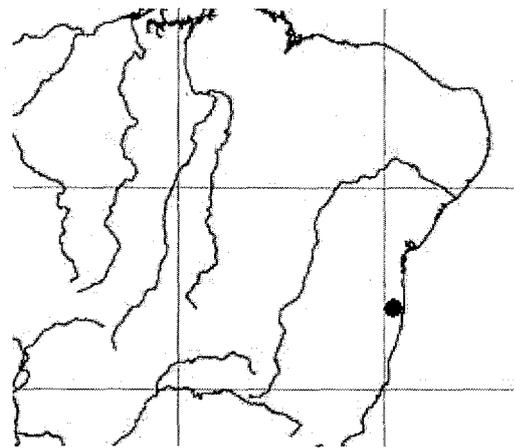
*Doliocarpus major* ssp. *littoralis*



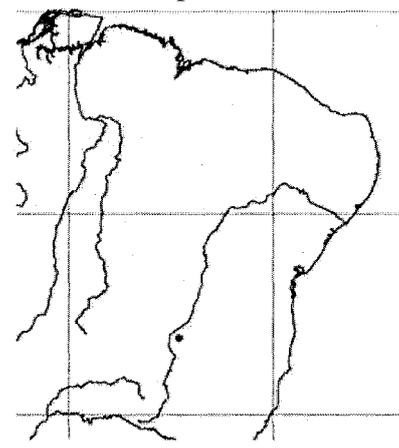
*Davilla Kubitzkii*



*Doliocarpus Kubitzkii*



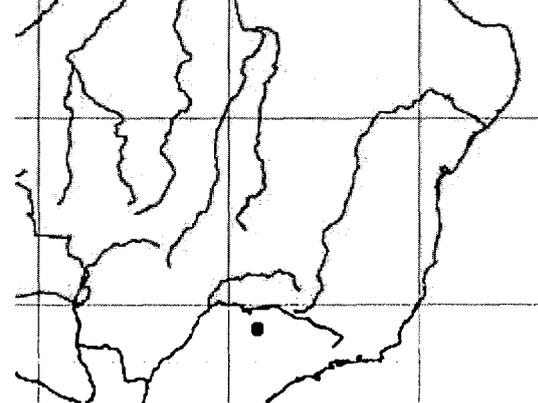
*Davilla morii*



*Doliocarpus lombardi*



*Davilla panvracea*



*Davilla cuatrecasasii*

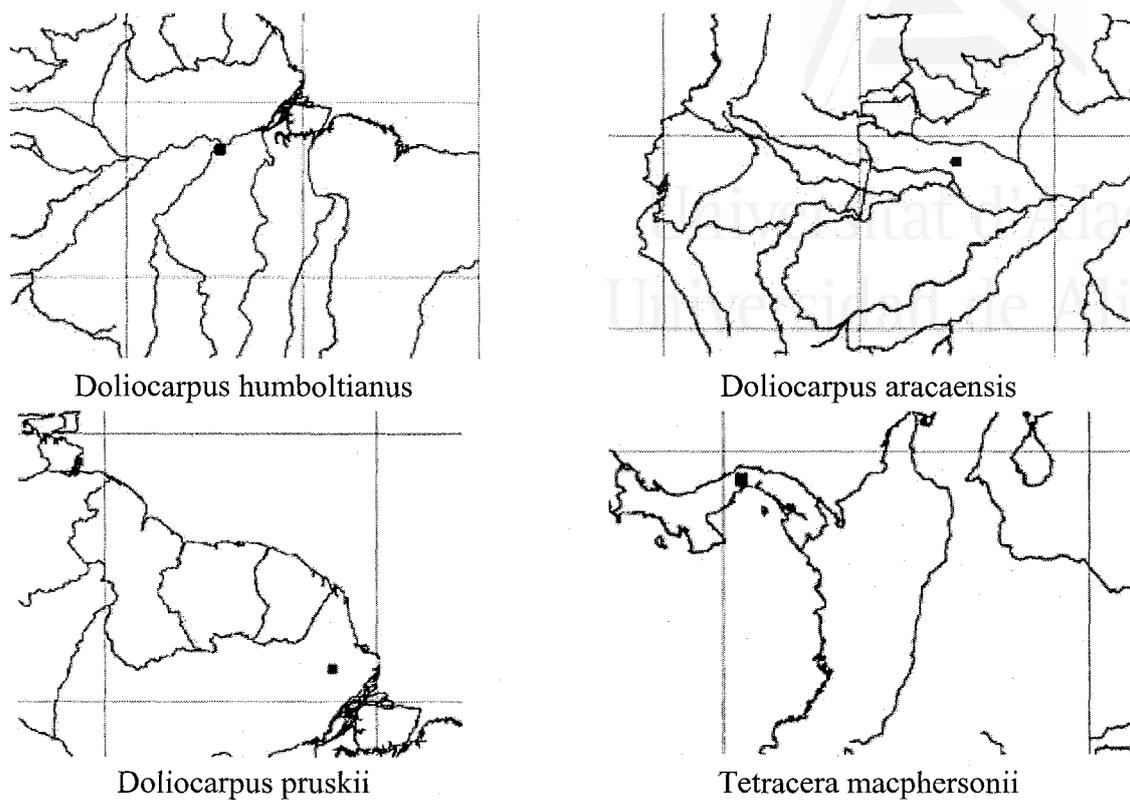
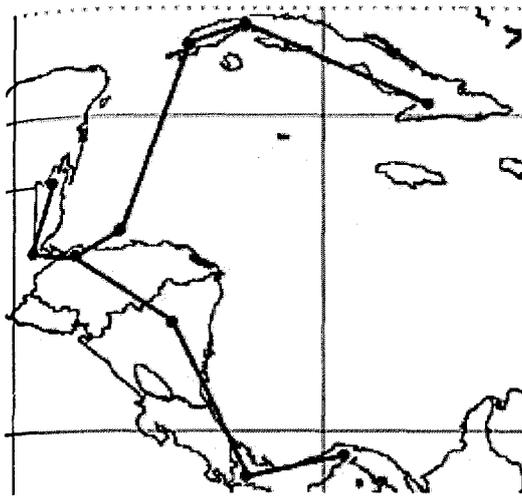
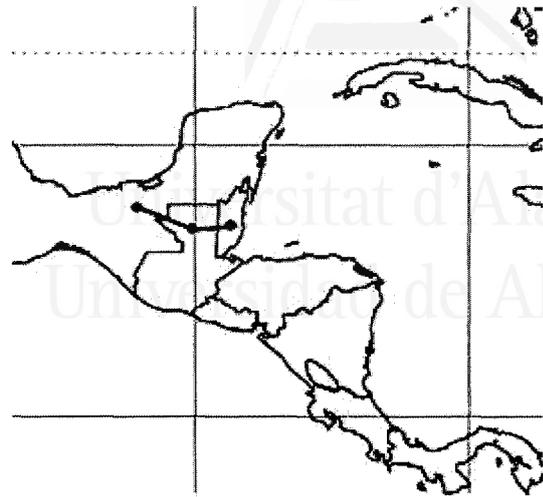


Fig. 43a. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies de distribución restringida.



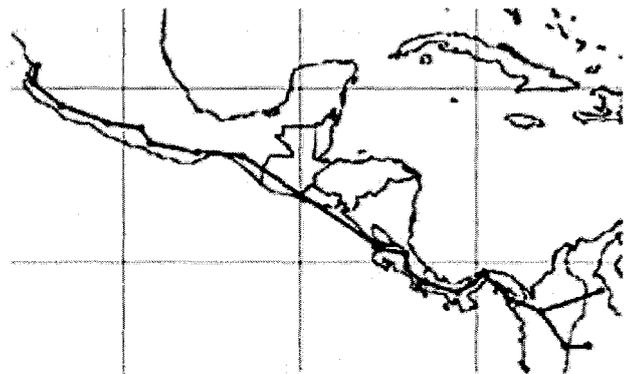
*Doliocarpus multiflorus*



*Tetracera volubilis* ssp. *mollis*

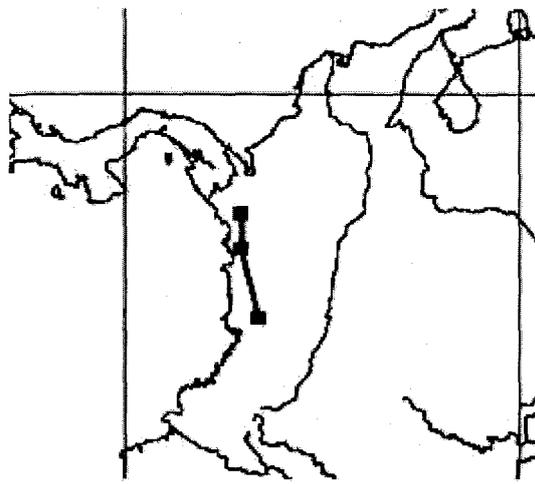


*Tetracera hydrophila*

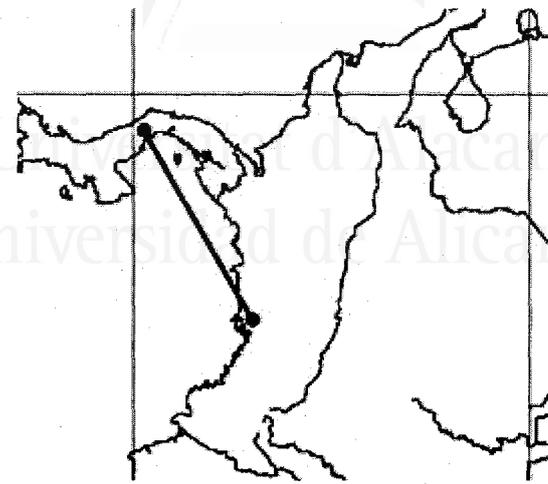


*Tetracera portobellensis*

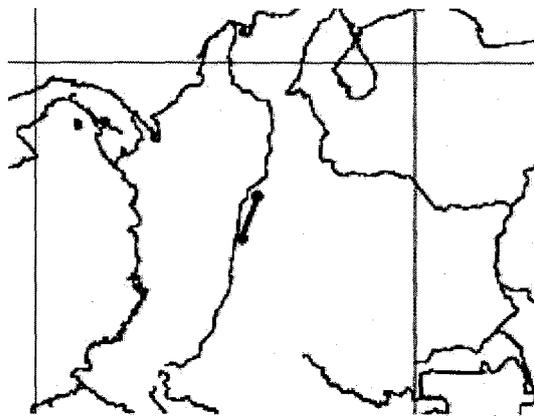
Fig. 43b. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies relacionadas con la América Central y Cuba.



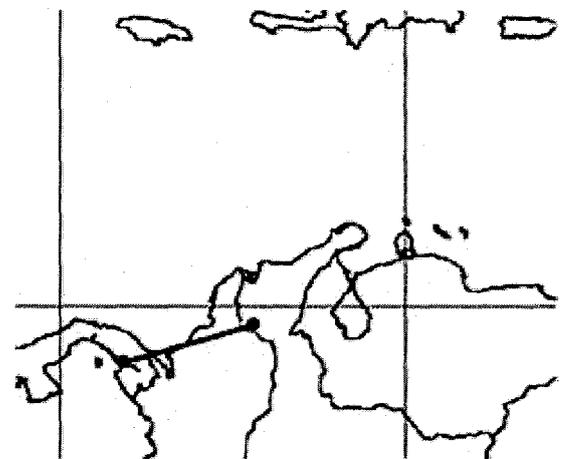
*Doliocarpus foreroi*



*Doliocarpus dasyanthus* ssp. *robustus*

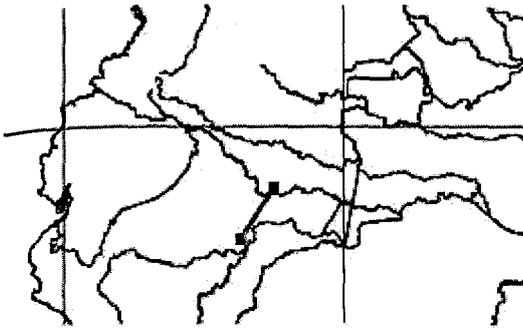


*Doliocarpus nitidus*

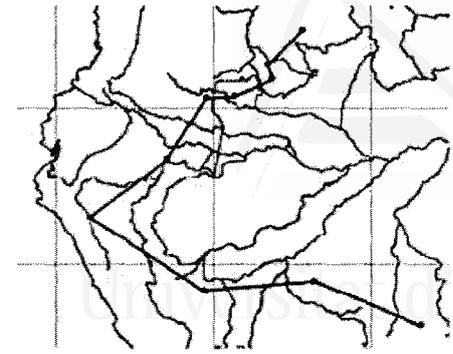


*Doliocarpus olivaceus*

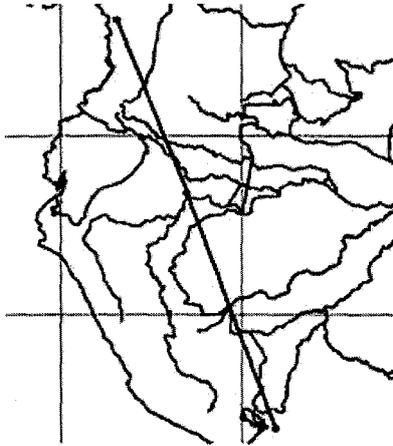
Fig. 43c. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies relacionadas con Colombia y Panamá.



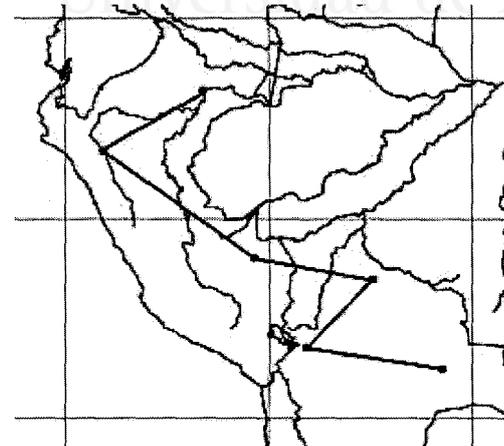
*Neodillenia peruviana*



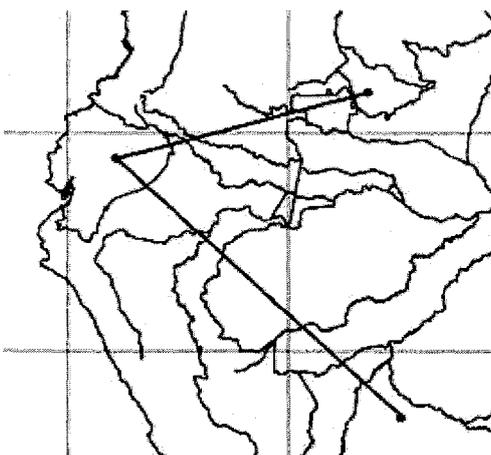
*Doliocarpus dentatus* ssp. *latifolius*



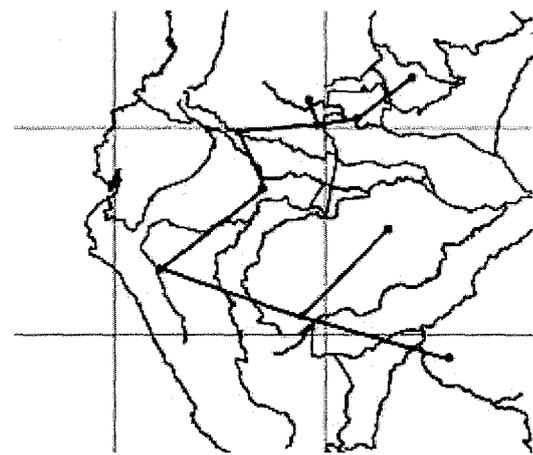
*Doliocarpus dentatus* ssp. *ferrugineo*



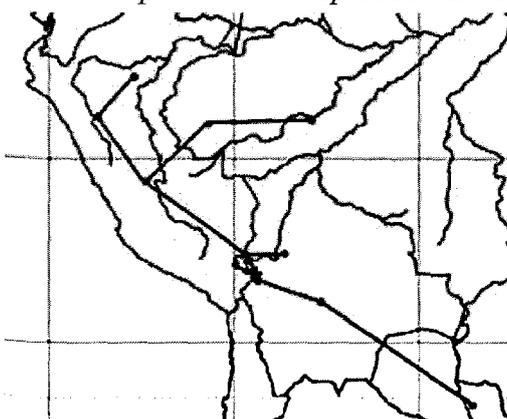
*Doliocarpus dentatus* ssp. *rufescens*



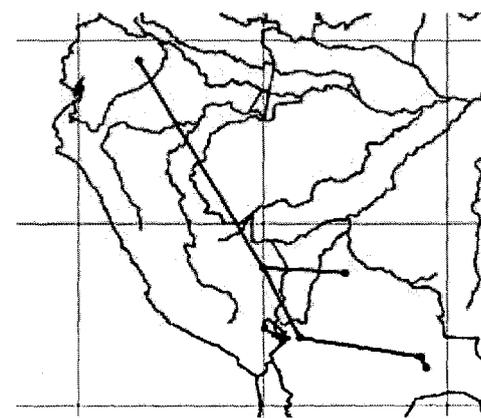
*Doliocarpus dentatus* ssp. *lanceolatus*



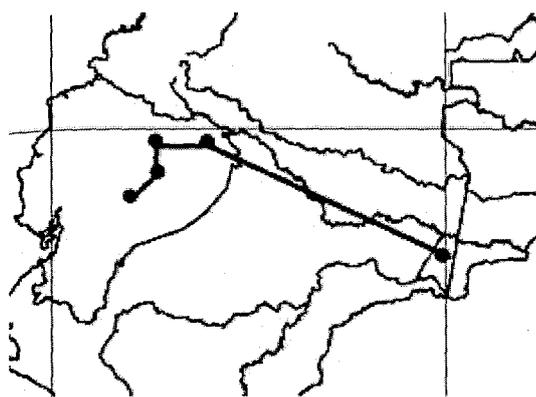
*Doliocarpus dentatus* ssp. *undulatus*



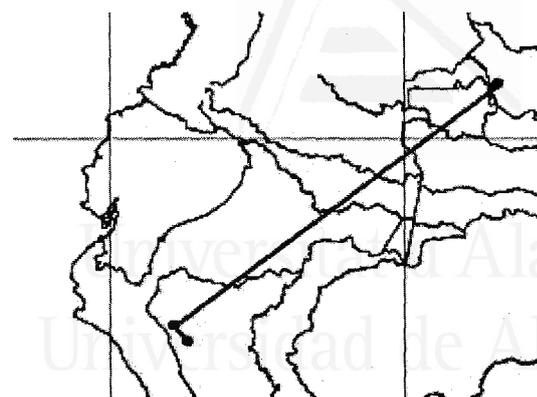
*Tetracera parviflora*



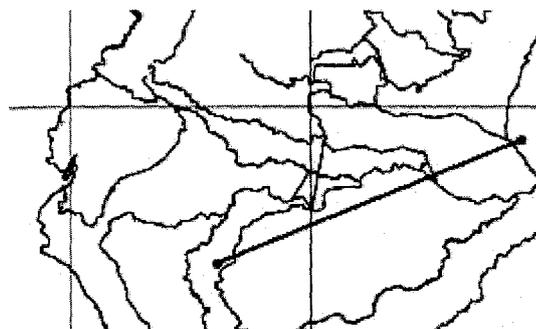
*Doliocarpus subandinus*



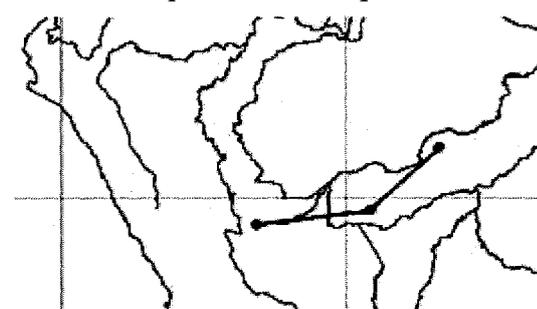
*Neodillenia coussapoana*



*Doliocarpus dentatus* ssp. *obovatus*

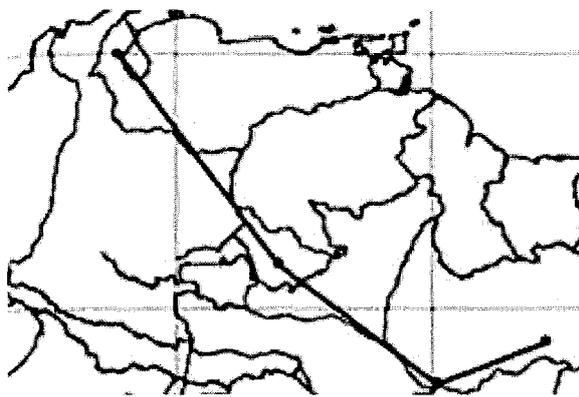


*Doliocarpus amazonicus* ssp. *amazonicus*

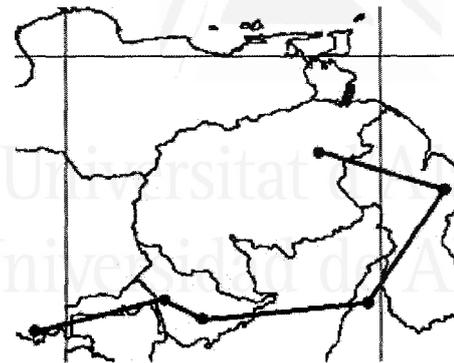


*Doliocarpus magnificus*

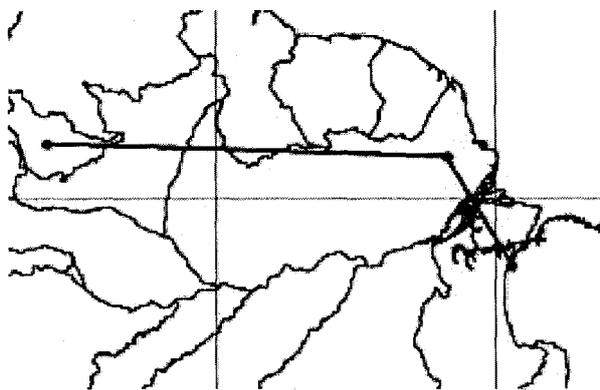
Fig. 43d. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies relacionadas con Perú y otros países del noroeste de América del Sur



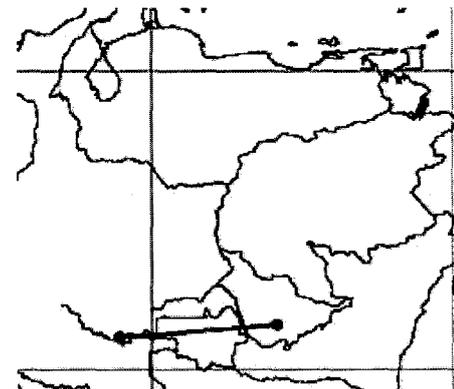
*Doliocarpus amazonicus* ssp. *duckeanus*



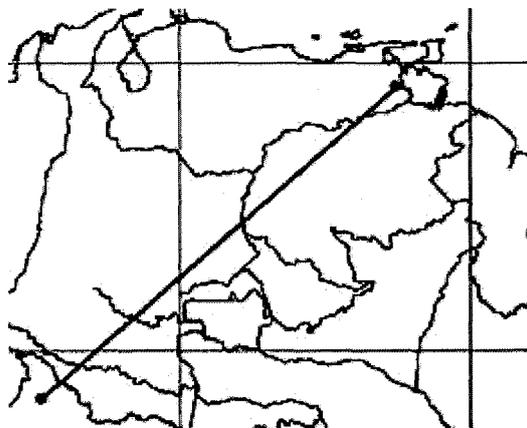
*Doliocarpus savannarum*



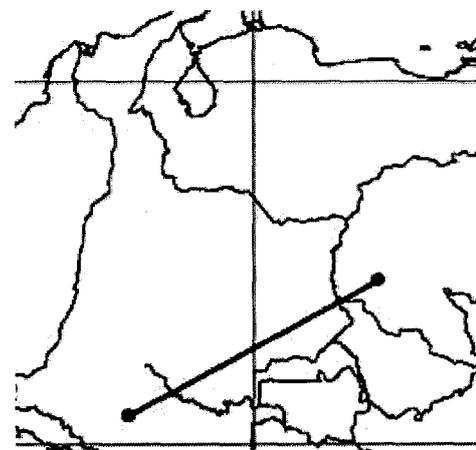
*Tetracera willdenowiana* ssp. *emarginata*



*Doliocarpus hispidobaccatus*

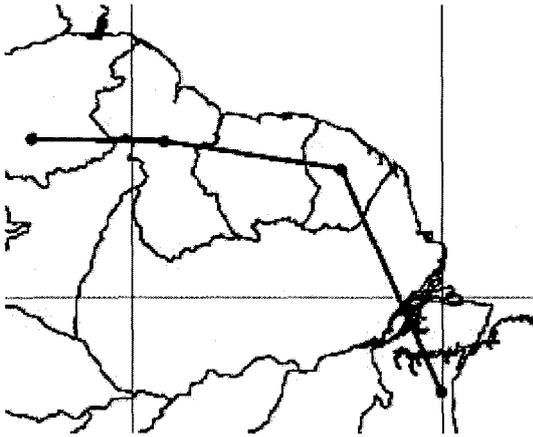


*Doliocarpus novogranatensis*

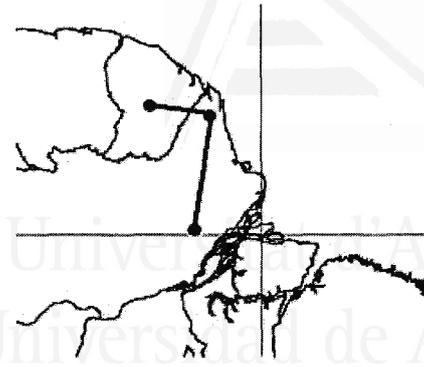


*Doliocarpus verruculosus*

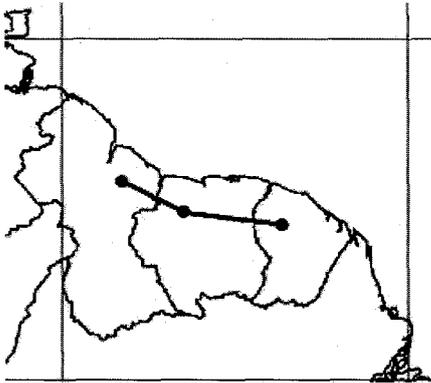
Fig. 43e. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies que relacionan a Venezuela, Colombia, Brasil y Guyana.



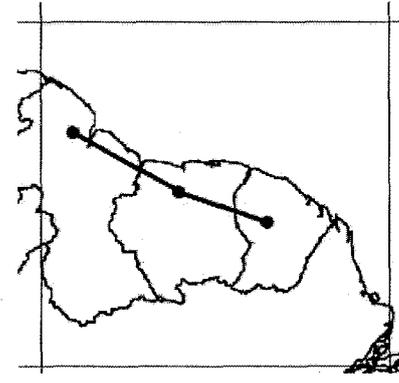
*Tetracera costata* ssp. *rotundifolia*



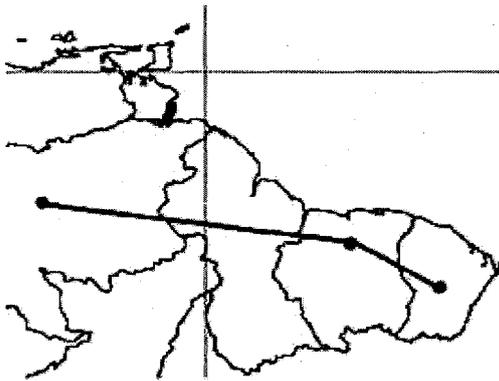
*Doliocarpus gracilis*



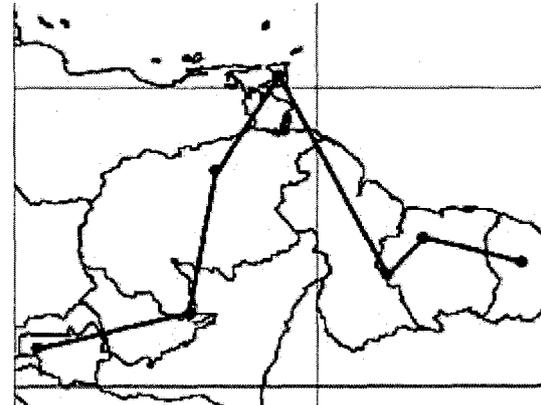
*Davilla alata*



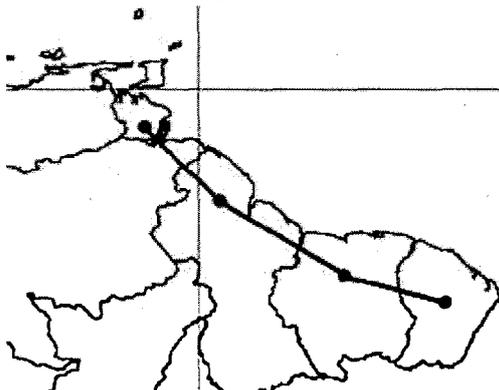
*Tetracera asperula*



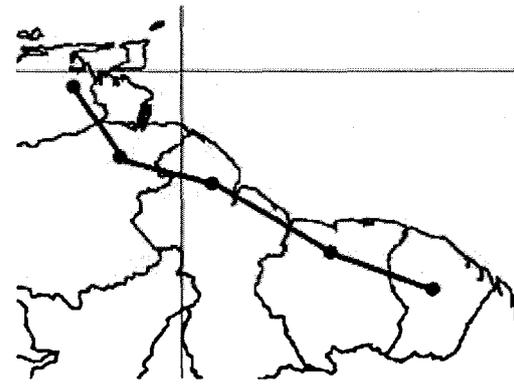
*Doliocarpus guianensis*



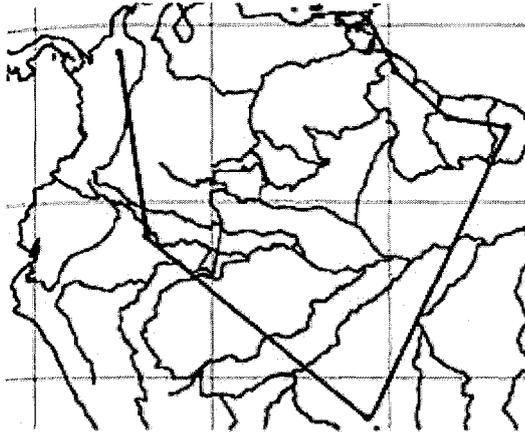
*Doliocarpus spraguei*



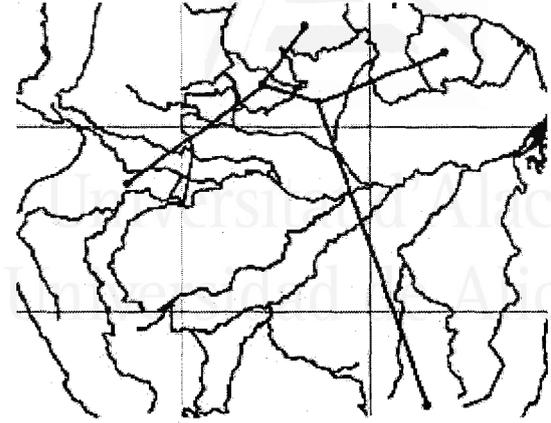
*Tetracera surinamensis*



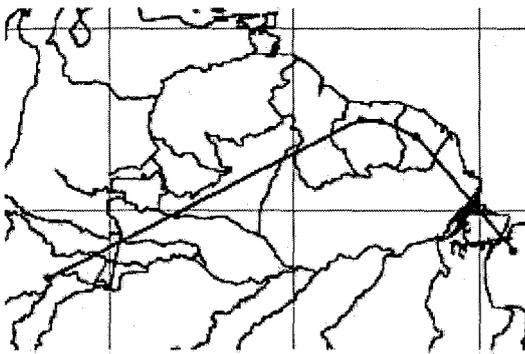
*Tetracera tigarea*



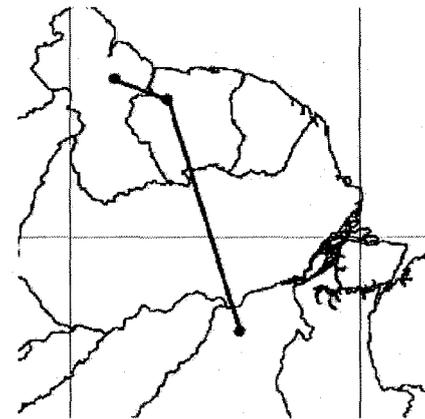
*Tetracera costata* ssp. *costata*



*Doliocarpus dentatus* ssp. *esmeraldae*

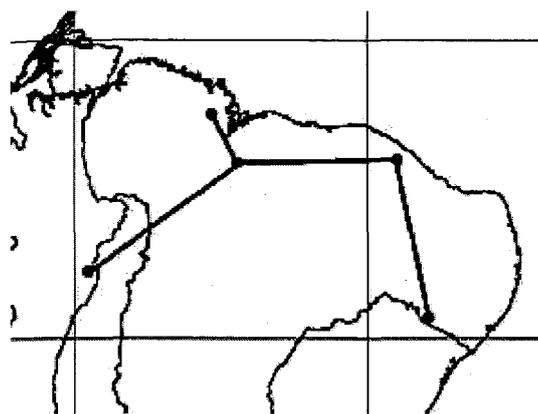


*Doliocarpus macrocarpus*

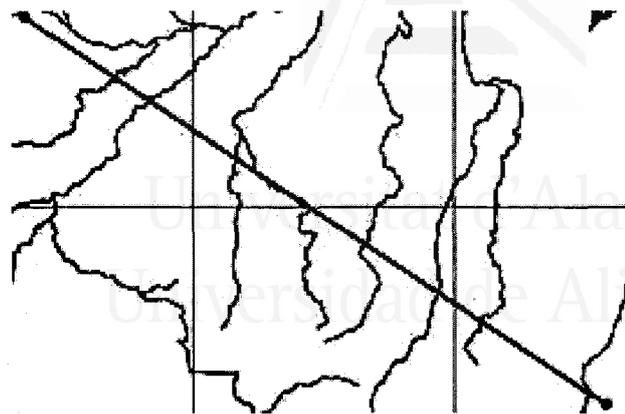


*Doliocarpus paraensis*

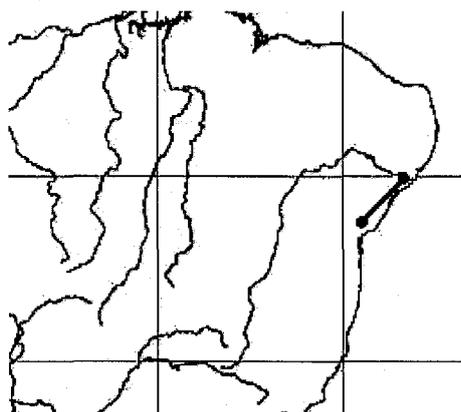
Fig. 43f. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies relacionadas con la Guyana.



*Davilla cearensis*

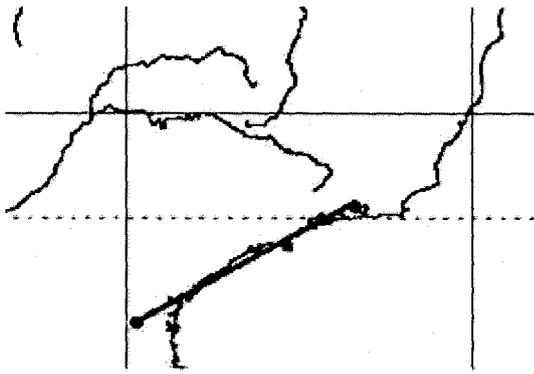


*Davilla cuspidulata*

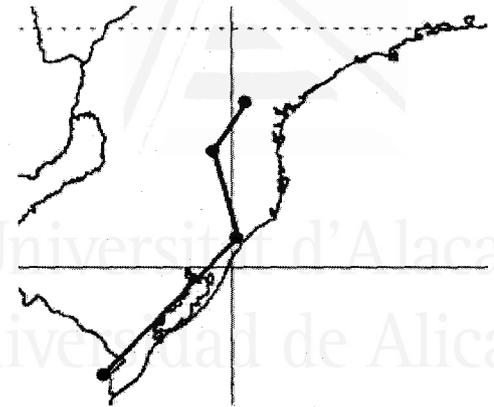


*Tetracera boomii*

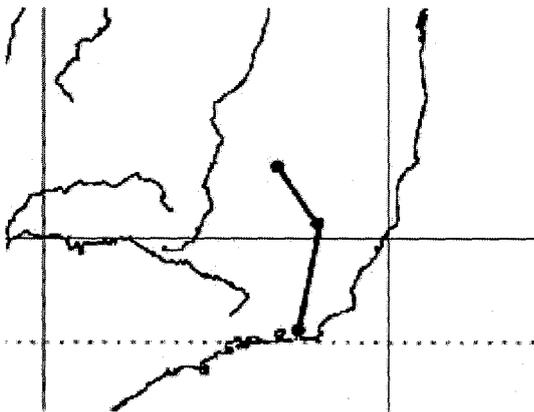
Fig. 43g. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies relacionadas con el noreste de Brasil.



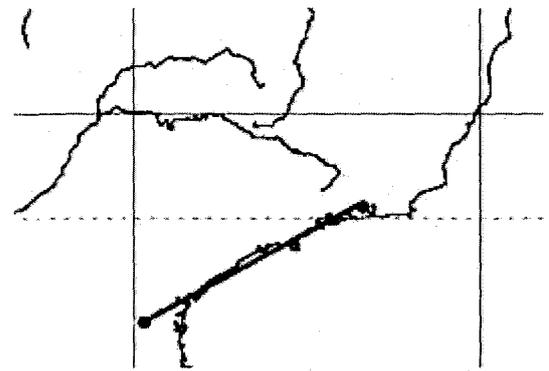
*Davilla sellowiana*



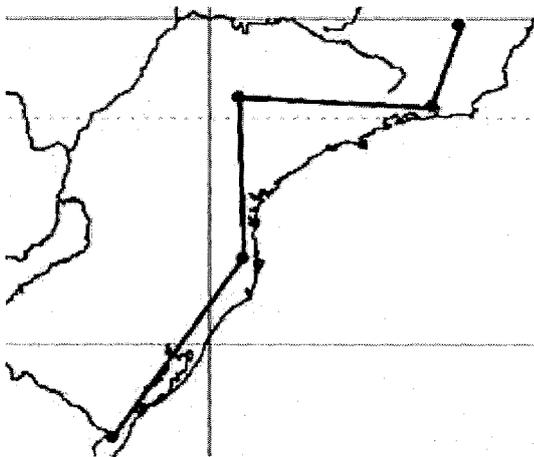
*Doliocarpus schottianus*



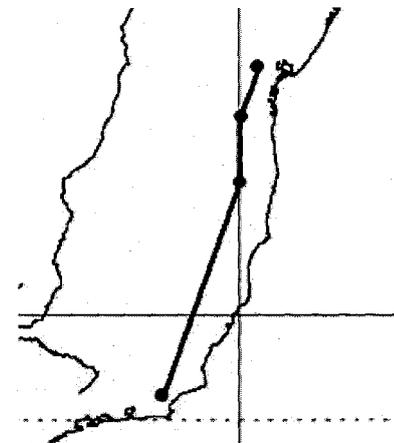
*Tetracera lasiocarpa*



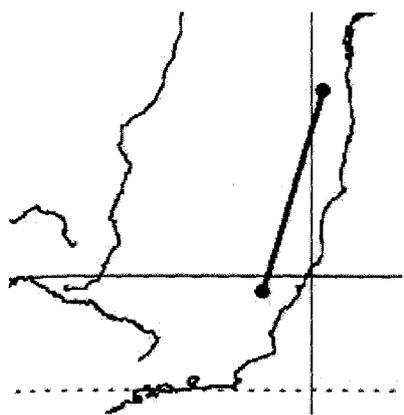
*Davilla latifolia*



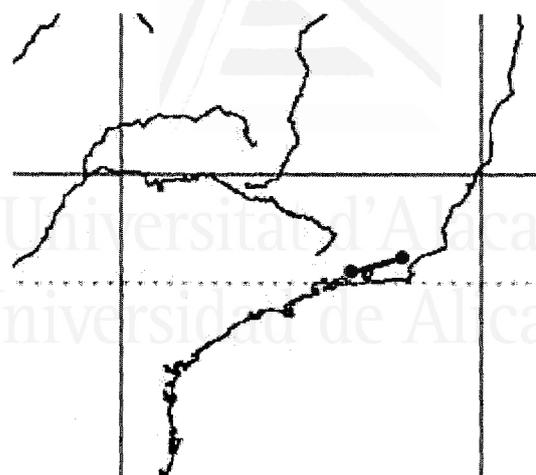
*Tetracera oblongata*



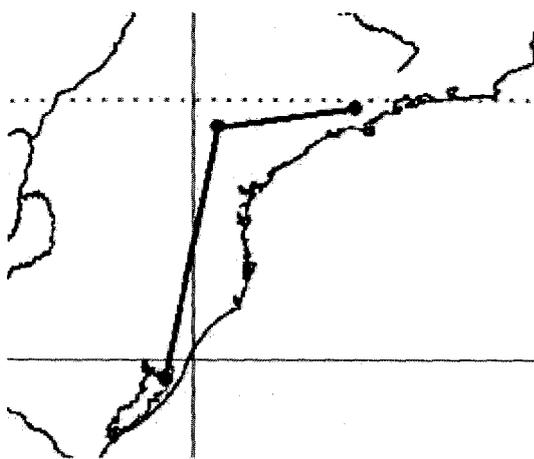
*Davilla flexuosa*



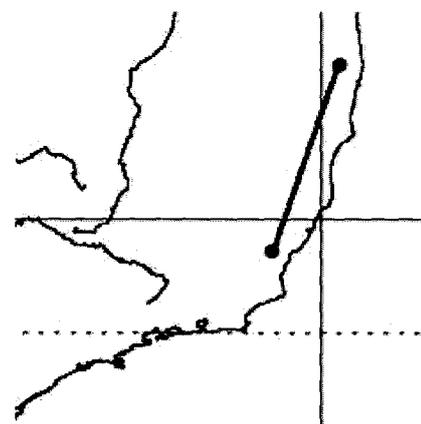
*Doliocarpus sellowianus*



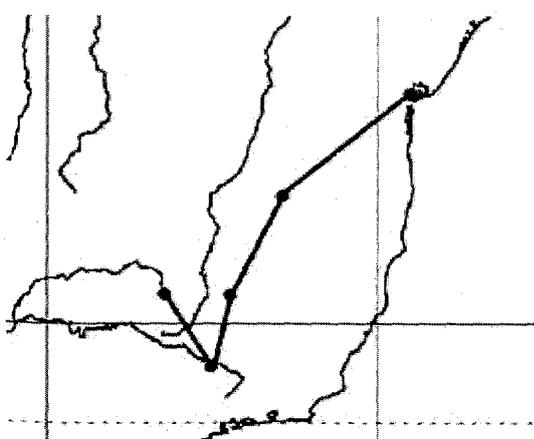
*Doliocarpus sessiliflorus*



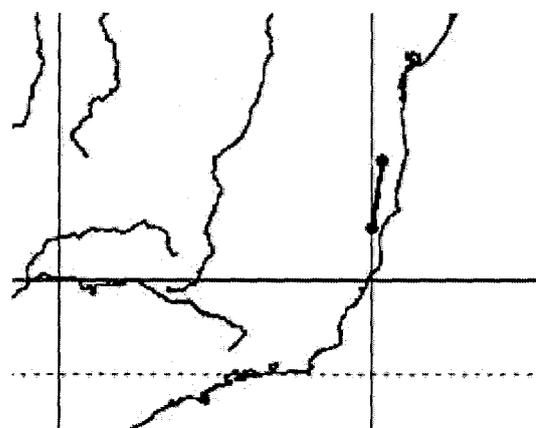
*Tetracera sellowiana*



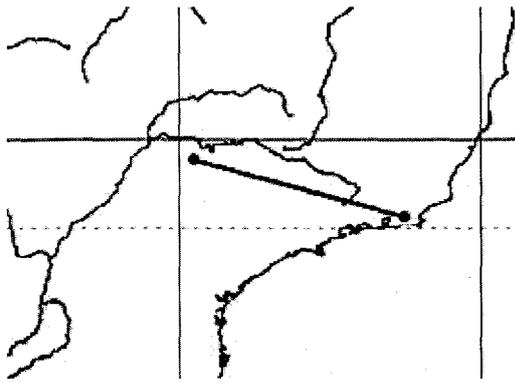
*Doliocarpus validus*



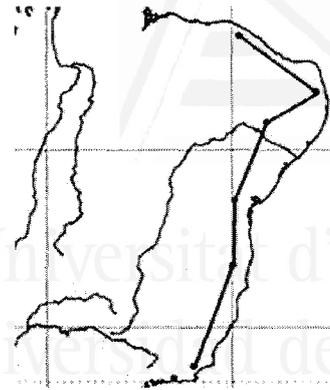
*Doliocarpus elegans*



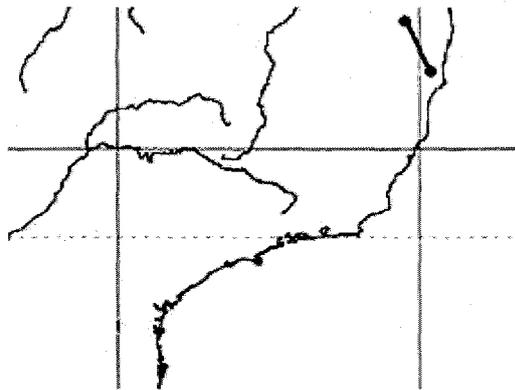
*Davilla grandifolia*



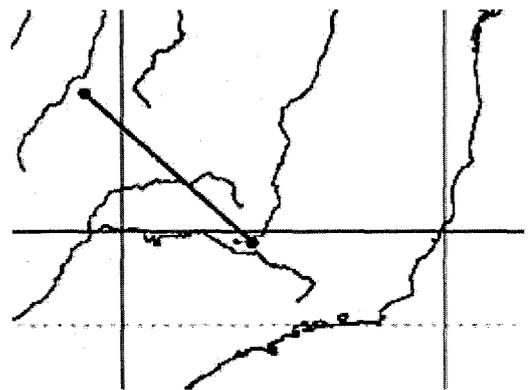
*Doliocarpus grandiflorus*



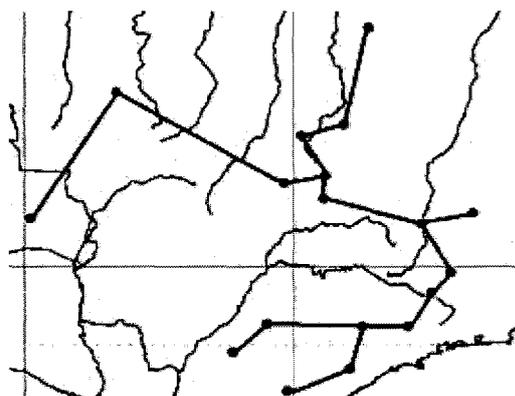
*Tetracera breyniana*



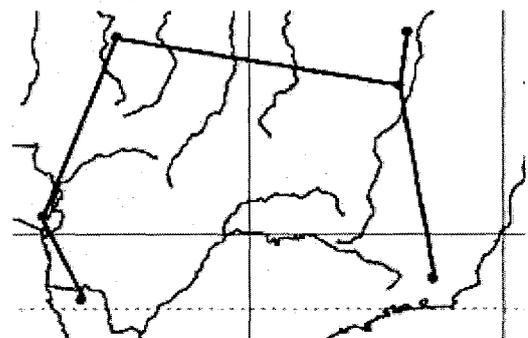
*Davilla macrocarpa*



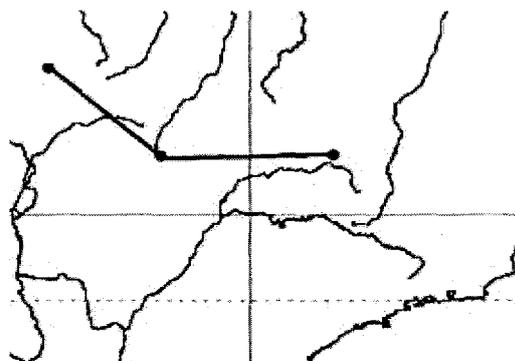
*Davilla grandiflora*



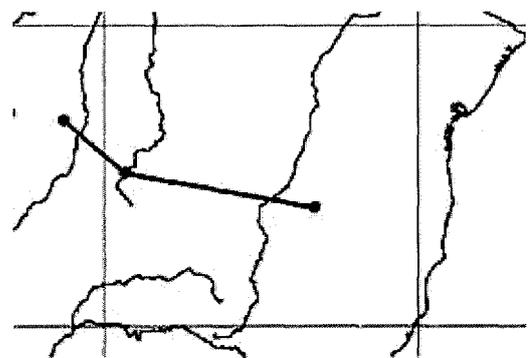
*Davilla elliptica*



*Tetracera empedoclea*

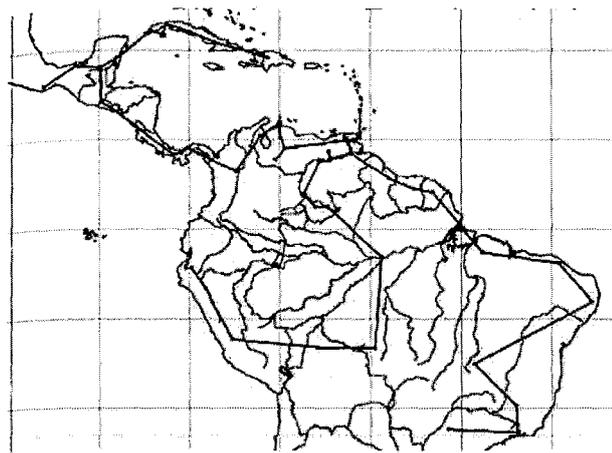


*Davilla lacunosa*

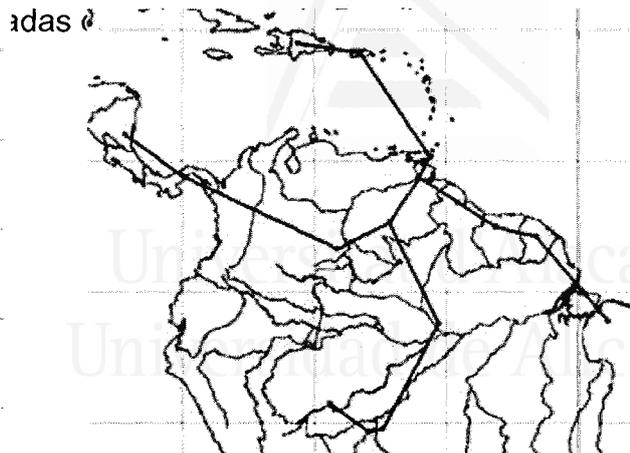


*Doliocarpus brevipedicellatus* ssp. *hilarianus*

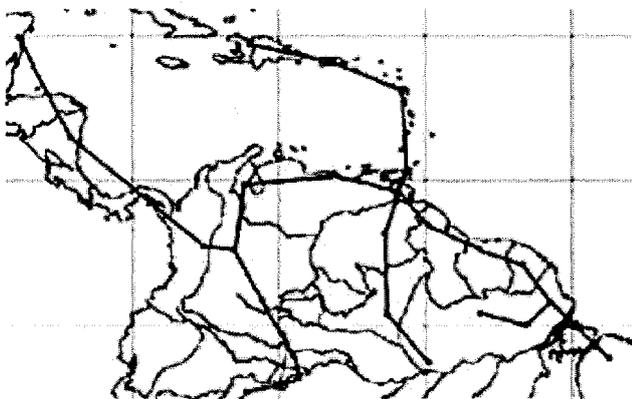
Fig. 43h. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia



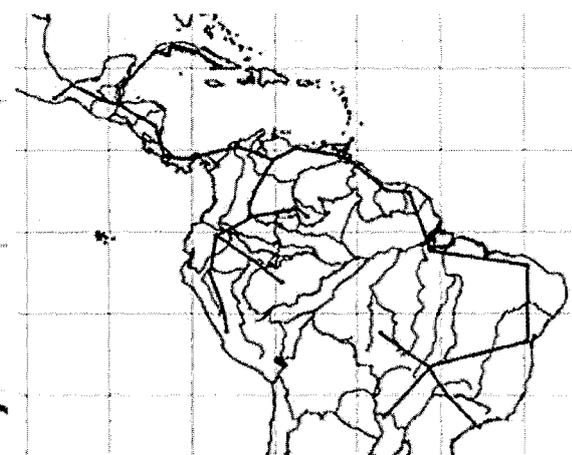
*Curatella americana*



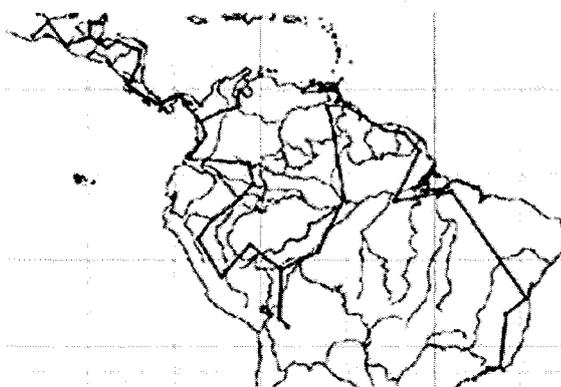
*Doliocarpus brevipedicellatus* ssp. *brevipedicellatus*



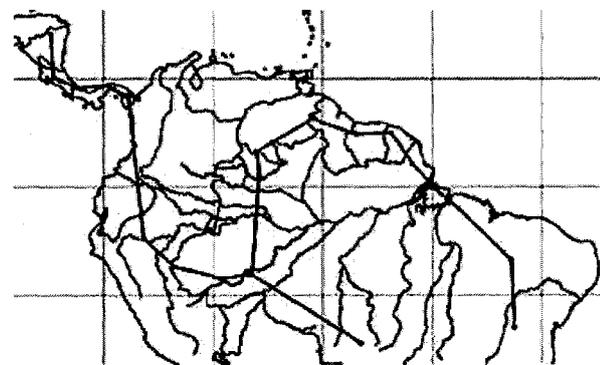
*Pinzona coriacea*



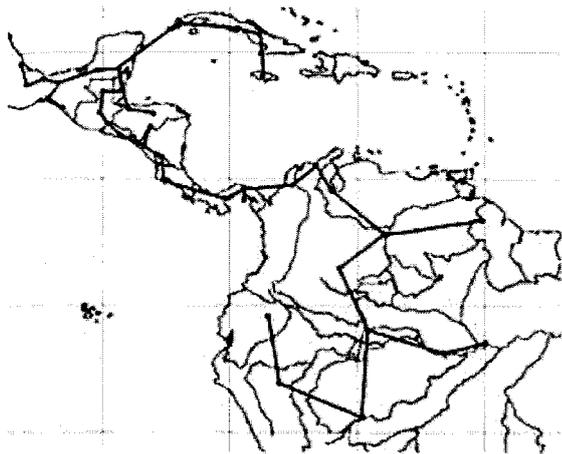
*Doliocarpus dentatus* ssp. *dentatus*



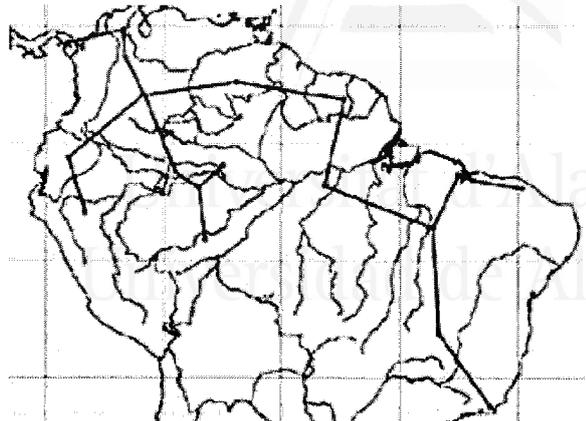
*Davilla kunthii*



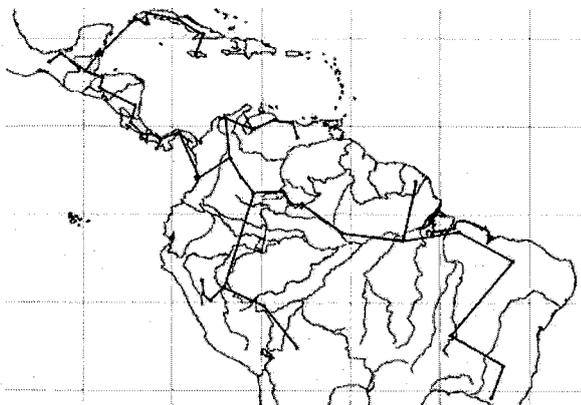
*Doliocarpus major* ssp. *major*



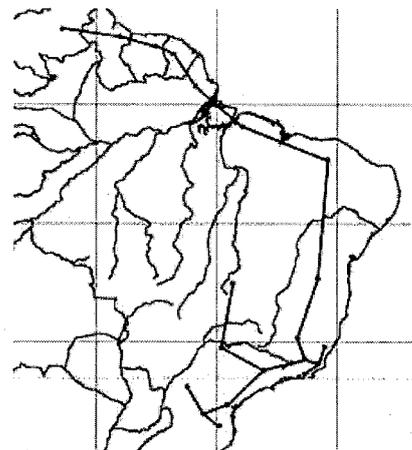
*Tetracera volubilis* ssp. *volubilis*



*Tetracera willdenowiana*



*Davilla nitida*



*Davilla rugosa*

Fig. 43i. Esquemas de distribución de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae. Especies de amplia distribución en América Central y del Sur.

Tabla 29. Listado de especies neotropicales de la familia Dilleniaceae utilizadas en la determinación de Centros de endemismo.

0. <i>Doliocarpus multiflorus</i> Standl.	24. <i>D. brevipedicellatus</i> Garcke	48. <i>D. pruskii</i> Aymard
1. <i>D. savannarum</i> Szandw.	25. <i>D. olivaceus</i> Sprag., Williams ex Hunt	49. <i>D. subandinus</i> Aymard
2. <i>D. elegans</i> Eichl.	26. <i>D. grandiflorus</i> Eichl.	50. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>esmeraldae</i> (Steyererm.) Kubitzki
3. <i>D. sellowianus</i> Eichl.	27. <i>D. areolatus</i> Kubitzki	51. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>latifolius</i> Kubitzki
4. <i>D. dentatus</i> (Aubl.) Standl.	28. <i>D. macrocarpus</i> Mart. ex Eichl.	52. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>rufescens</i> (Sleum.) Kubitzki
5. <i>D. herrerae</i> J. Pérez	29. <i>D. spatulifolius</i> Kubitzki	53. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>undulatus</i> (Eichl.) Kubitzki
6. <i>D. gracilis</i> Kubitzki	30. <i>D. prancei</i> Kubitzki	54. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>ferrugineo</i> (Rusby) Kubitzki
7. <i>D. validus</i> Kubitzki	31. <i>D. dasyanthus</i> Kubitzki	55. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>lanceolatus</i> Kubitzki
8. <i>D. novogranatensis</i> Kubitzki	32. <i>D. elliptifolius</i> Kubitzki	56. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>obovatus</i> Aymard
9. <i>D. spraguei</i> Cheesm.	33. <i>D. nitidus</i> (Triana) Tr. & Pl.	57. <i>D. dentatus</i> ssp. <i>tuberculatus</i> Aymard
10. <i>D. magnificus</i> Sleum.	34. <i>D. paraensis</i> Sleum	58. <i>D. major</i> ssp. <i>littoralis</i> Kubitzki
11. <i>D. sessiliflorus</i> Mart.	35. <i>D. sagotianus</i> Kubitzki	59. <i>D. liesneri</i> Aymard
12. <i>D. amazonicus</i> Sleum.	36. <i>D. pipolyii</i> Aymard	60. <i>D. ortegae</i> Aymard
13. <i>D. guianensis</i> (Aubl.) Gilg	37. <i>D. gentryi</i> Aymard & Miller	61. <i>D. amazonicus</i> ssp. <i>duckeanus</i> Kubitzki
14. <i>D. leiophyllus</i> Kubitzki	38. <i>D. dressleri</i> Aymard	62. <i>D. lombardii</i> G. Aymard
15. <i>D. hispidus</i> Standl. & Will.	39. <i>D. hispidobaccatus</i> Aymard	63. <i>D. humboltianus</i> Aymard
16. <i>D. verruculosus</i> Kubitzki	40. <i>D. brevipedicellatus</i> ssp. <i>hilarianus</i> Kubitzki	64. <i>Davilla macrocarpa</i> Eichl.
17. <i>D. major</i> J.F. Gmel.	41. <i>D. dasyanthus</i> ssp. <i>robustus</i> Aymard	65. <i>D. cearensis</i> J. Huber
18. <i>D. lancifolius</i> Kubitzki	42. <i>D. foreroi</i> Aymard	66. <i>D. pedicellaris</i> Benth.
19. <i>D. choecoensis</i> Aymard	43. <i>D. lopez-palacii</i> Aymard	67. <i>D. grandiflora</i> St.-Hil. & Tul.
20. <i>D. carnevaliorum</i> Aymard	44. <i>D. spatulifolius</i> ssp. <i>tuberculatus</i> Aymard	68. <i>D. nitida</i> (Vahl) Kubitzki
21. <i>D. paucinervis</i> Kubitzki	45. <i>D. aracaensis</i> Aymard	69. <i>D. glaziovii</i> Eichl.
22. <i>D. glomeratus</i> Eichl.	46. <i>D. aureobaccus</i> Aymard	70. <i>D. rugosa</i> Poir.
23. <i>D. schottianus</i> Eichl.	47. <i>D. Kubitzkii</i> Aymard	71. <i>D. steyermarkii</i> Kubitzki



Tabla 29. Listado de especies neotropicales de la familia Dilleniaceae utilizadas en la determinación de centros de endemismo (Continuación)

- |   |   |  |
|---|---|--|
| 72. <i>Davilla strigosa</i> Kubitzki            | 87. <i>D. cuatrecasasii</i> Aymard      | 102. <i>T. breyniana</i> Schlecht                                      |
| 73. <i>D. lacunosa</i> Mart.                    | 88. <i>D. papyracea</i> Aymard          | 103. <i>T. tigarea</i> DC.   |
| 74. <i>D. kunthii</i> St.-Hil.                  | 89. <i>Tetracera empedoclea</i> Gilg    | 104. <i>T. volubilis</i> subsp. <i>Mollis</i> (Standl.) Kubitzki       |
| 75. <i>D. sellowiana</i> Schlecht.              | 90. <i>T. willdenowiana</i> Steud.      | 105. <i>T. costata</i> ssp. <i>rotundifolia</i> (J. E. Smith) Kubitzki |
| 76. <i>D. flexuosa</i> St.-Hil.                 | 91. <i>T. surinamensis</i> Miq.         | 106. <i>T. willdenowiana</i> ssp. <i>emarginata</i> Kubitzki           |
| 77. <i>D. glabrata</i> Mart. Ex Eichl.          | 92. <i>T. hydrophila</i> Tr. & Pl.      | 107. <i>T. macphersonii</i> Aymard                                     |
| 78. <i>D. angustifolia</i> St.-Hil.             | 93. <i>T. costata</i> Mart. ex Eichl.   | 108. <i>T. boomii</i> G. Aymard  |
| 79. <i>D. elliptica</i> St.-Hil.                | 94. <i>T. amazonica</i> Kubitzki        | 109. <i>T. maguirei</i> Aymard & Boom                                  |
| 80. <i>D. alata</i> (Vent.) Briq.               | 95. <i>T. volubilis</i> L.              | 110. <i>Neodillenia coussapoana</i> Aymard                             |
| 81. <i>D. grandifolia</i> Moric. ex Eichl.      | 96. <i>T. oblongata</i> DC.             | 111. <i>N. peruviana</i> Aymard  |
| 82. <i>D. latifolia</i> Casar.                  | 97. <i>T. lasiocarpa</i> Eichl.         | 112. <i>N. venezuelana</i> Aymard                                      |
| 83. <i>D. cuspidulata</i> Mart. ex Eichl.       | 98. <i>T. asperula</i> Miq.             | 113. <i>Pinzona coriacea</i> Mart. & Zucc.                             |
| 84. <i>D. Kubitzkii</i> Aymard                  | 99. <i>T. portobellensis</i> Beurl.     | 114. <i>Curatella americana</i> L.                                     |
| 85. <i>D. morii</i> Aymard                      | 100. <i>T. sellowiana</i> Schlecht      |  |
| 86. <i>D. rugosa</i> var. <i>riedelii</i> Eichl | 101. <i>T. parviflora</i> (Rugby) Sleum |  |



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante

Tabla 30. Matriz de datos de presencia / ausencia empleada en el Análisis de Parsimonia de Endemismo para 115 especies de la familia Dilleniaceae, para determinar centros de endemismo en el Neotrópico. Áreas (A – FF), ver Fig. 2 ; Ra = Raíz.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234											
Ra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
H	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
W	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DD	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
EE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 31. Matriz de datos de presencia / ausencia empleada en el Análisis de Parsimonia de Endemismo para 110 especies neotropicales de la familia Dilleniaceae (Tabla 32), contenidas en los centros de endemismo, América Central y las Antillas. Centros de endemismo (A1- A6), ver Fig. 39, AC (América Central), An (Las Antillas), Ra = Raíz.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
RA	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
A2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
An	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Tabla 32. Listado de especies utilizadas en el Análisis de Parsimonia de Endemismo para las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae, contenidas en los centros de endemismo, América Central y las Antillas.

0	<i>Davilla alata</i>	27	<i>Doliocarpus carnealiorum</i>	54	<i>Doliocarpus savannarum</i>
1	<i>Davilla angustifolia</i>	28	<i>Doliocarpus choocoensis</i>	55	<i>Doliocarpus sellowianus</i>
2	<i>Davilla cuspidulata</i>	29	<i>Doliocarpus dentatus</i>	56	<i>Doliocarpus sessiliflorus</i>
3	<i>Davilla elliptica</i>	30	<i>Doliocarpus dressleri</i>	57	<i>Doliocarpus schottianus</i>
4	<i>Davilla flexuosa</i>	31	<i>Doliocarpus elegans</i>	58	<i>Doliocarpus spatulifolius</i>
5	<i>Davilla glabrata</i>	32	<i>Doliocarpus elliptifolius</i>	59	<i>Doliocarpus spraguei</i>
6	<i>Davilla glaziovii</i>	33	<i>Doliocarpus gentryi</i>	60	<i>Doliocarpus validus</i>
7	<i>Davilla grandiflora</i>	34	<i>Doliocarpus gracilis</i>	61	<i>Doliocarpus verruculosus</i>
8	<i>Davilla grandifolia</i>	35	<i>Doliocarpus glomeratus</i>	62	<i>Doliocarpus prancei</i>
9	<i>Davilla Kunthii</i>	36	<i>Doliocarpus grandiflorus</i>	63	<i>Doliocarpus dasyanthus</i>
10	<i>Davilla lacunosa</i>	37	<i>Doliocarpus guianensis</i>	64	<i>Doliocarpus brevipedicellatus</i> ssp. <i>hilarianus</i>
11	<i>Davilla latifolia</i>	38	<i>Doliocarpus herrerae</i>	65	<i>Doliocarpus foreroi</i>
12	<i>Davilla macrocarpa</i>	39	<i>Doliocarpus hispidobaccatus</i>	66	<i>Doliocarpus lopez-palacii</i>
13	<i>Davilla nitida</i>	40	<i>Doliocarpus hispidus</i>	67	<i>Doliocarpus aracaensis</i>
14	<i>Davilla pedicellaris</i>	41	<i>Doliocarpus lancifolius</i>	68	<i>Doliocarpus aureobaccus</i>
15	<i>Davilla rugosa</i> var. <i>rugosa</i>	42	<i>Doliocarpus leiophyllus</i>	69	<i>Doliocarpus Kubitzki</i>
16	<i>Davilla sellowiana</i>	43	<i>Doliocarpus macrocarpus</i>	70	<i>Doliocarpus pruskii</i>
17	<i>Davilla steyermarkii</i>	44	<i>Doliocarpus magnificus</i>	71	<i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>rufescens</i>
18	<i>Davilla strigosa</i>	45	<i>Doliocarpus major</i> ssp. <i>major</i>	72	<i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>esmeraldae</i>
19	<i>Davilla Kubitzki</i>	46	<i>Doliocarpus multiflorus</i>	73	<i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>latifolius</i>
20	<i>Davilla morii</i>	47	<i>Doliocarpus nitidus</i>	74	<i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>ferrugineo</i>
21	<i>Davilla rugosa</i> var. <i>riedelli</i>	48	<i>Doliocarpus novogranatensis</i>	75	<i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>lanceolatus</i>
22	<i>Davilla cuatrecasasi</i>	49	<i>Doliocarpus olivaceus</i>	76	<i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>obovatus</i>
23	<i>Davilla papyracea</i>	50	<i>Doliocarpus paraensis</i>	77	<i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>undulatus</i>
24	<i>Doliocarpus amazonicus</i>	51	<i>Doliocarpus paucinervis</i>	78	<i>Doliocarpus major</i> ssp. <i>littoralis</i>
25	<i>Doliocarpus areolatus</i>	52	<i>Doliocarpus pipolyii</i>	79	<i>Doliocarpus liesneri</i>
26	<i>Doliocarpus brevipedicellatus</i>	53	<i>Doliocarpus sagotianus</i>	80	<i>Doliocarpus ortegae</i>

Tabla 32. Listado de especies utilizadas en el Análisis de Parsimonia de Endemismo para las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae, contenidas en los Centros de endemismo, América Central y las Antillas (Continuación).

81	<i>Dolioscarpus amazonicus</i> ssp. <i>duckeanus</i>	90	<i>Tetracera lasiocarpa</i>	99	<i>Tetracera volubilis</i> ssp. <i>mollis</i>
82	<i>Dolioscarpus dasyanthus</i> ssp. <i>robustus</i>	91	<i>Tetracera oblongata</i>	100	<i>Tetracera costata</i> ssp. <i>rotundifolia</i>
83	<i>Dolioscarpus lombardii</i>	92	<i>Tetracera portobellensis</i>	101	<i>Tetracera willdenowiana</i> ssp. <i>emarginata</i>
84	<i>Dolioscarpus humboltianus</i>	93	<i>Tetracera sellowiana</i>	102	<i>Tetracera macphersonii</i>
85	<i>Tetracera asperula</i>	94	<i>Tetracera surinamensis</i>	103	<i>Tetracera boomii</i>
86	<i>Tetracera breyniana</i>	95	<i>Tetracera tigarea</i>	104	<i>Neodillenia coussapoana</i>
87	<i>Tetracera costata</i>	96	<i>Tetracera volubilis</i>	108	<i>Neodillenia peruviana</i>
88	<i>Tetracera empedoclea</i>	97	<i>Tetracera willdenowiana</i>	109	<i>Neodillenia venezuelana</i>
89	<i>Tetracera hydrophila</i>	98	<i>Tetracera amazonica</i>		



Universitat d'Alacant  
Universidad de Alicante