

Endemismos vegetales cubanos presentes en las playas rocosas

Cuban endemisms of plants present on rocky beaches

Antonio López Almirall

Museo Nacional de Historia Natural de Cuba, Obispo 61, Plaza de Armas, Habana Vieja, La Habana, Cuba. Email: cycas@mnhnc.inf.cu

Fecha de recepción: 4 de junio de 2019 Fecha de aceptación: 17 de septiembre de 2019

RESUMEN. Se identificaron con el nombre de playas rocosas a las costas formadas por arrecifes casi siempre calizos, cavernosos por donde penetra el mar, cuyos efectos se detectan a varios kilómetros. Esas costas están cubiertas de matorrales áridos sobre suelos pardos tropicales esqueléticos. Allí se identifican ocho regiones en las cuales se determina la riqueza en endemismos cubanos separados por categorías de distribución. En ellas se determinó la riqueza taxonómica en familias, géneros y taxones infragenéricos, por categoría de distribución y por centros evolutivos neotropicales donde se incluyen los taxones. A esto se sumaron cuatro variables no taxonómicas: intensidad de la especiación, índice de aridez biológica, cota, y longitud geográfica. Con esa información se determinó la correlación entre variables, la semejanza entre regiones, las familias que caracterizan esta vegetación, los grados de aridez biológica por territorio y los grupos evolutivos predominantes. Los resultados más interesantes fueron la predominancia de taxones del grupo evolutivo chaqueño, las familias que predominan y sus causas, el alto grado de aridez biológica de estas regiones, su ocasional falta de coincidencia con la aridez climática y las causas que provocan esa anomalía.

Palabras claves: Cuba, Flora, vegetación, endemismos, costas, aridez

ABSTRACT. They were identified with the name of rocky beaches to the coasts formed by almost always limestone reefs, cavernous where the sea penetrates, whose effects are detected several kilometers away. These coastlines are covered with arid thickets on skeletal tropical brown soils. There, eight regions are identified in which wealth is determined in Cuban endemisms separated by distribution categories. In them, taxonomic wealth was determined in families, genres and infra-generic taxa, by distribution category and by Neotropical evolutionary centers where taxa are included. To this were added four non-taxonomic variables: intensity of speciation, index of biological aridity, elevation, and geographical length. With this information the correlation between variables, the similarity between regions, the families that characterize this vegetation, the degrees of biological aridity by territory and the predominant evolutionary groups was determined. The most interesting results were the predominance of taxa of the Chaco evolutionary group, the predominant families and their causes, the high degree of biological aridity of these regions, their occasional lack of coincidence with the climatic aridity and the causes that cause this anomaly.

Keywords. Cuba, flora, vegetation, endemisms, coasts, aridity

INTRODUCCIÓN

León (1946) identifica las costas cubanas como unidad fitogeográfica que nombra "sector litoral". En la publicación enfatiza la pobreza en endemismos vegetales de esas costas y sus estrechas relaciones con otras Antillas. En el sector segrega una unidad fitogeográfica que denomina "playas rocosas". El autor caracteriza esas playas con una vegetación arbustiva y la presencia de unas pocas especies de amplia distribución. Al final la descripción se ejemplifica con la foto de una estrecha playa flanqueada por el farallón calizo de una terraza marina.

Al pie de la figura aparece el nombre de la localidad donde fue tomada la fotografía, ubicada en el extremo occidental del distrito Costa de Sierra Maestra (25) (**Fig. 1, Tabla 1**). Por experiencia personal, sabemos que los arbustos que menciona León (1946), y que ocupan los estratos superiores de la vegetación en la terraza donde se hizo la foto, son fundamentalmente micrófilos y espinosos. Howard (1973) asegura estos matorrales costeros áridos en rocas diferentes a las ofiolitas constituyen las formaciones vegetales más características de las Antillas.

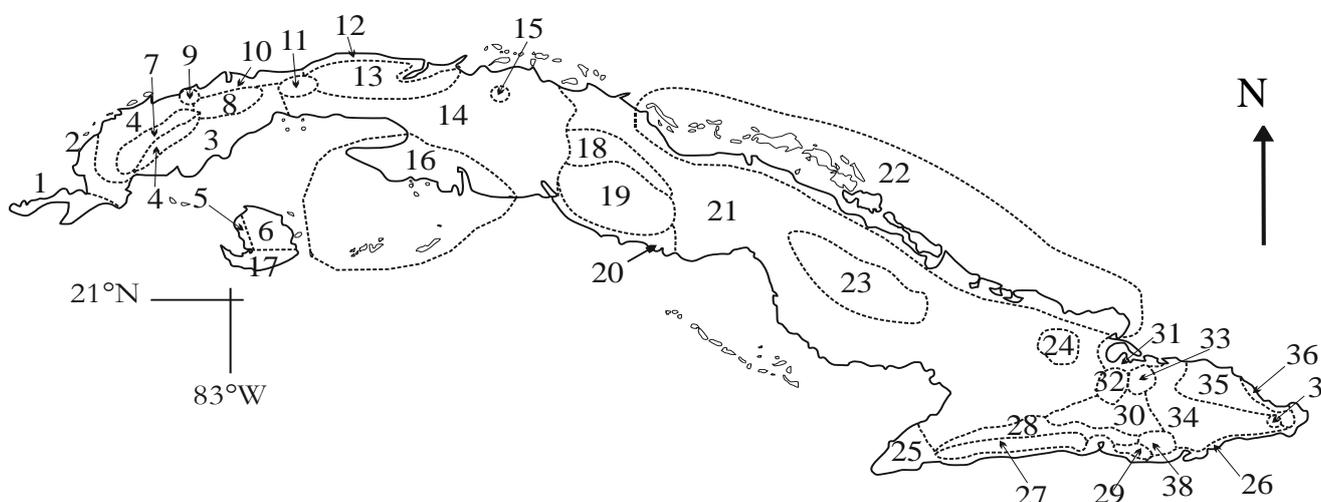


Figura 1. Regionalización fitogeográfica de Cuba. Los números asignados a los Distritos son los que se relacionan en la **Tabla 1**.

Tabla 1. Distritos donde hay costas rocosas. **No.**= números de orden de cada distrito en la **Fig. 1**; **IE**= intensidad de la especiación; **Cota**= cota máxima; **IA**= índice de aridez; **long**= longitud geográfica de un punto cerca del centro de cada distrito.

No.	Distritos	IE	Cota	IA	long	No.	Distritos	IE	Cota	IA	long
1	Guanahacabibes	0.16	11	2.24	84.50	20	Cienfuegos-Trinidad	0.11	40	1.83	80.30
2	Guane	0.17	21	1.17	84.13	21	Camagüey	0.08	92	2.54	77.80
3	Pinar del Río	0.07	80	1.00	83.70	22	Llanuras Camagüey-Maniabón	0.08	410	2.15	77.52
4	Pizarras	0.02	315	0.68	83.78	23	Costa N Camagüey-Maniabón	0.16	338	2.02	76.35
5	Los indios-Siguanea	0.18	20	1.06	83.02	24	Holguín	0.16	409	2.44	76.25
6	Nueva Gerona	0.07	310	1.21	83.78	25	Costa de Sierra Maestra	0.16	266	1.75	77.58
7	Sierra de los Órganos	0.25	591	0.72	83.62	26	Costa Guantánamo-Maisí	0.22	200	1.33	74.65
8	Sierra del Rosario	0.09	692	0.78	83.35	27	Cordillera del Turquino	0.31	1974	0.35	76.83
9	Cajalbana	0.20	462	1.07	83.45	28	Promontorios de Sierra Maestra	0.11	278	0.71	76.40
10	Bahía Honda Cabañas	0.12	50	1.05	82.92	29	Gran Piedra	0.06	1228	0.24	75.62
11	Anafe	0.10	70	1.50	82.73	30	Valles Centrales	0.04	135	0.71	76.32
12	Cabañas-Husillo	0.08	40	1.38	82.02	31	Bahía de Nipe	0.01	30	1.58	75.33
13	Alturas Habana-Matanzas	0.12	321	1.81	82.00	32	Sierra de Nipe	0.15	995	0.77	75.80
14	Llanuras Occidentales	0.06	18	1.74	82.02	33	Sierra Cristal	0.13	1231	0.64	75.48
15	Motembo	0.12	30	1.45	80.65	34	Meseta del Guaso	0.15	911	0.43	75.08
16	Zapata	0.06	8	3.89	80.93	35	Cuchillas del Toa	0.33	1130	0.62	74.93
17	Cabo Francés-Punta del Este	0.05	10	2.33	82.87	36	Baracoa	0.19	600	0.36	74.48
18	Santa Clara	0.06	392	1.60	79.97	37	Sierra de Purial	0.05	571	0.16	74.45
19	Guamuhaya	0.25	1156	0.75	80.13	38	Colinas de Oriente	0.04	443	0.75	75.33

Borhidi (1993), después de analizar, las formaciones vegetales, suelos, geología y clima, identifica seis regiones que agrupa bajo el nombre de costas secas, a saber: I) Sur de Guanahacabibes, II) Costa entre Mariel y Varadero, III) Costa entre Cienfuegos y Trinidad, IV) Costa entre Nuevitás y Banes, V) Costa serpentina (ofiolítica) entre Moa y Baracoa, y VI) Costa Sur de Cuba Oriental. La regionalización de Borhidi & Muñiz (1986) es usada sin modificaciones por Borhidi (1993, 1996). De acuerdo con esa regionalización fitogeográfica las mencionadas costas están en los distritos: *Guanahacabibense*, *Havanense*, *Trinidadense*, *Gibaraense*, *Guantanamense*, *Uveroense* *Pilonense* y *Moaense*. Las descripciones y fotos de las “costas secas” de Borhidi (1993, 1996) se asemejan a las “playas rocosas” de León (1946).

León (1946) no especifica la distancia tierra adentro desde la costa que alcanzan las playas rocosas. De la descripción de Borhidi (1996) se infiere que la influencia del mar en esos distritos puede extender varios kilómetros tierra adentro. En este trabajo, se acepta el alcance ecológico de las costas secas de Borhidi (1996), pero el término de “playas rocosas” de León (1946). Este último término refleja mejor la connotación paisajística, se basa en una concepción regional integral y es la denominación más antigua. La riqueza en endemismos vegetales de las playas rocosas cubanas se niega de manera implícita por León (1946), es ignorada por Capote & Berazaín (1989), enfatizada por Borhidi (1993) y López Almirall *et al.* (1993), y demostrada por Figueredo Cardona & Reyes Domínguez (2015).

La necesidad de caracterizar el grado de endemividad vegetal en los matorrales de las playas rocosas cubanas se debe a que allí se ubica gran parte de la infraestructura para la explotación turística de esas playas. Lo que obliga a ser muy cuidadoso en el manejo de las mencionadas playas. Con ese objetivo esta publicación analiza la distribución los endemismos vegetales cubanos presentes en los distritos mencionados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Información primaria

De nuestra base de datos de endemismos cubanos se extrajeron los registros de taxones colectados en playas rocosas. Esa base de datos cuenta con más de 27 mil registros e incluye todos los folios con endemismos vegetales cubanos depositados en los herbarios Nacional de Cuba (HAC), Museo Nacional de Historia Natural de Cuba (MNHN), *Smithsonian Institution* (US), el Jardín Botánico de Montreal (MTJB) y el Instituto Komarov (LE).

La validez de estos taxones y su carácter endémico se verificó con ayuda de las bases de datos en línea: *Tropico*, *The list of plants*, y *The International Plant Names Index*. Esas mismas bases de datos se usaron para revisar la correspondencia entre taxones y familias, la ortografía de los nombres latinos y los acrónimos de autores. Cuando aparecieron discrepancias entre las mencionadas bases de datos se acudió a un especialista cubano del grupo en que encontramos la anomalía. Ejemplo de esto es *Goerziella minima* (Standl.) Urb., género endémico monotípico de Guanahacabibes (distrito 1) según *Tropico*. En “*The list of plants*” ese taxón aparece en el

género *Amaranthus*. El paso siguiente fue ordenar los taxones en categorías de distribución (**Tabla 2**).

Bases cartográficas

Las localidades de colecta se localizaron en el mapa del Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía escala uno en 250 mil y después se ubicaron en el distrito fitogeográfico que le correspondía. La fitorregionalización usada fue la de Samek (1973), modificada (**Fig. 1, Tabla 1**) para esta publicación, teniendo en cuenta la regionalización y toponimia de Acevedo (1989).

Superponiendo la regionalización de Borhidi & Muñiz (1986), y teniendo en cuenta modificaciones hechas a los criterios de Borhidi (1993) que explicaremos más adelante, los distritos de playas rocosas son: Guanahacabibes (1), Cabañas-Husillo (12), Zapata (16), Cabo Francés-Punta del Este (17), Cienfuegos-Trinidad (20), Costa N Camagüey-Maniabón (23), Costa de Sierra Maestra (25) y Costa Guantánamo-Maisí (26) (**Fig. 1, Tabla 1**).

De la propuesta de Borhidi (1993) se suprimió el distrito *Moaense* y se añadió el *Sudpineroense*. Borhidi (1996) identifica en las playas rocosas formaciones vegetales que denomina: playas, pavimentos rocosos litorales, bosques y matorrales leñosos (clase *Coccothrinaceto-Plumerietea*), vegetación de semidesierto y manglares. En la costa del distrito *Moaense* el autor solo reconoce matorrales semisecos siempreverdes sobre serpentinas (ofiolitas) y pinares con *Pinus cubensis* Griseb. Como dijimos, Howard (1973) separa los matorrales sobre suelos derivados de ofiolitas como unidades vegetales independientes de cualquiera otra formación vegetal cubana. Debemos aclarar que no encontramos la descripción de la formación denominada semidesierto en Borhidi (1987) y Borhidi (1996).

El segundo cambio se hace a partir de Borhidi & Muñiz (1986) quienes reúnen los distritos *Sudpineroense*, *Guanacabibense* y *Zapatense* en el sector *Peninsularicum*. La validez del sector se fundamenta en la semejanza de la vegetación, floras, suelos, geología de los tres distritos. Formalmente en los tres distritos Borhidi (1993, 1996) reconoce la presencia de costas rocosas, razones suficientes para incluir el distrito *Sudpineroense* en la publicación.

Características generales de las playas rocosas

En las playas rocosas las altitudes van del nivel del mar hasta los 100-200 m (Magaz García, 1989) aproximadamente. La mayor parte de los suelos son pardos tropicales calizos esqueléticos sobre calizas (Marrero *et al.*, 1989) y la influencia marina en el manto freático se percibe varios

kilómetros tierra adentro al probar el agua. Las precipitaciones varían entre menos de 900 y 1200 mm anuales con uno o dos períodos secos que duran como mínimo seis meses (Izquierdo, 1989; Borhidi, 1996). La temperatura media del aire está entre 24 y 26°C (Lapinel, 1989).

Análisis de la información

Junto a la lista de distritos aparecen dos variables territoriales: la cota máxima y longitud geográfica de los distritos en su porción central. La primera variable es un estimador confiable de la complejidad del relieve y la segunda lo es de la posición geográfica (**Tabla 1**). Esos datos se obtuvieron del mapa de Cuba escala uno en 250 mil del Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía (**Fig. 1, Tabla 1**).

Para completar se añadieron dos variables relacionales: la intensidad de la especiación y un índice biológico de aridez. Ambas variables definidas y aplicadas de acuerdo con criterios y métodos descritos por López Almirall (2013) (**Tabla 1**). La primera es la relación entre endemismos distritales (dis) y totales (tot) presentes en un territorio. Para ello partimos de tres principios establecidos: 1) El mencionado por Espinosa Organista & Llorente Bousquet (1993), que considera improbable que una especie de amplia distribución se haya originado en el territorio en que la encontramos y 2) el enunciado por Gentry (1990) donde se establece que las especies de distribución limitada se originaron en el área donde viven. El tercer principio, de Warren & Crother (2003) afirma que los taxones de distribución limitada son los presentes uno solo de los territorios analizados y los de amplia están presentes en dos o más. A los efectos de esta última publicación los endemismos de distribución limitada son los conocidos de un solo distrito (dis) y distribución amplia tienen los que viven en más de uno (mdt) (**Tablas 1, 2**).

Tabla 2. Categorías de distribución de los endemismos presentes en las playas rocosas.

Categorías de distribución	Acrónimos	Descripciones
Totales	tot	Todos los endemismos cubanos presentes en un territorio o a un taxón superior
Multidistritales totales	mdt	Total de endemismos colectados en más de un distrito
Exclusivos	exc	Endemismos conocidos de varios distritos todos con playas rocosas
No exclusivos	nex	Endemismos colectados en varios distritos, alguno o algunos de ellos sin playas rocosas
Distritales	dis	Endemismos que solo viven en un distrito

Como índice de aridez biológica se usa el cociente entre la de endemismos pertenecientes a familias evolucionadas en la subregión del Chaco, y los y pertenecientes a familias que lo hicieron en los Andes boreales (**Tabla 1**). La subregión del Chaco de Morrone (2001) es la franja árida que atraviesa América del Sur, desde las caatingas del nordeste brasileño hasta el Chaco. Los Andes Boreales, de Gentry (1982) corresponden a la subregión del Chocó en Colombia (Morrone, 2001), allí están las pluvisilvas con más precipitaciones en América. En los valores de ese índice se consideran áridos los distritos donde prevalecen endemismos de linajes evolucionados en el Chaco (Morrone, 2001), cuyo índice supera la unidad (Ferrás *et al.* 1999).

El valor real de la intensidad de especiación sería la relación entre endemismos distritales y el total de especies de un territorio. Cuba con más de 50% de su flora endémica, es uno de los territorios más colectados del Caribe insular (Capote *et al.* 1989; Acevedo-Rodríguez & Strong, 2012). Reyes *et al.* (2000) aseguran en los territorios que ellos han trabajado, los endemismos cubanos tienen como regla distribución restringida, y los no endémicos por el contrario tienen amplia distribución.

Como se ha dicho, en las colecciones cubanas que tienen las instituciones en el mundo, se evidencia que los botánicos colectan fundamentalmente endemismos. En la mayoría de las etiquetas las únicas referencias geográficas son: localidad de colecta, municipio y provincia. Esa información permite ubicar la localidad con exactitud en el distrito fitogeográfico, que es la unidad territorial usada en esta publicación. La concepción de ubicar a escala de distrito hace de esta visión de la intensidad de especiación un estimador confiable que ha servido para poner en evidencia algunos patrones de distribución y sus causas (López Almirall, 1998). Sin embargo, hay algunos inconvenientes a tener en cuenta. Uno de ellos es que en ocasiones la distribución de los endemismos está supeditada a los patrones generales la flora, algo que veremos por lo menos en una ocasión. Una vez ubicados los endemismos en los distritos en que fueron colectados, los taxones (familias, géneros, taxones infragenéricos) se organizaron en categorías de distribución por distrito (**Tabla 2**).

El siguiente paso fue determinar el grado de relación entre sí de los distritos con playas rocosas, entre sí y con el resto de Cuba. Con ese fin se usaron árboles de semejanza máxima, para ello se unió cada distrito con el que tiene mayores relaciones. Como indicador de las relaciones

florísticas entre territorios se usó el concepto de semejanza de Raven *et al.* (1992) donde se expresa que la semejanza florística entre dos regiones igual al número de especies que comparten, Eso significa que se unió cada distrito con el que comparte más taxones infra genéricos. Ese procedimiento se usó cuando se compararon las costas rocosas entre sí y con el resto de distritos cubanos.

La diversidad de reemplazo en las familias, parte del criterio de López Almirall (2014) sobre la posibilidad de usar los taxones de cualquier nivel en estudios de diversidad biológica. Para ello se dice que solo es necesario identificar la función matemática que permita expresar los taxones de categorías inferiores en función de los superiores. Esa posibilidad fue demostrada con éxito por Piera (2000) en algunos grupos de insectos y validada por López Almirall (2014) para la flora endémica cubana. Una ecuación así permite expresar aquí la riqueza en taxones infragenéricos como como función de la riqueza en familias (**Fig. 2**).

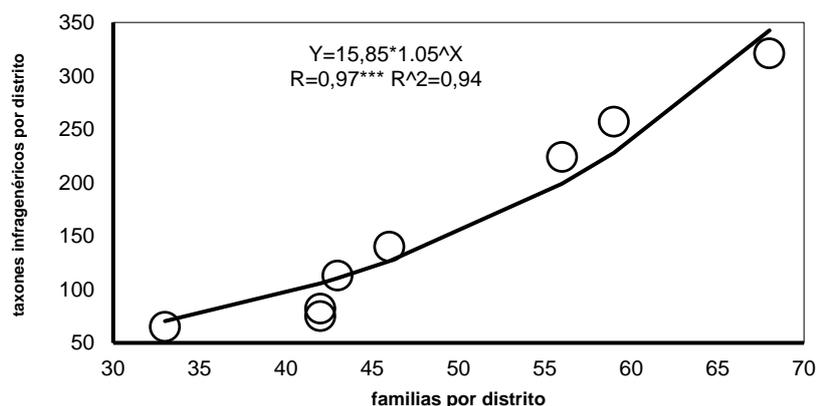


Figura 2. Relación entre la cantidad de familias por distritos y la cantidad de taxones infragenéricos por distritos.

El análisis de la diversidad de intercambio y reemplazo de familias en las playas rocosas (diversidad beta) se hizo con ayuda de un cálculo de componentes principales. El primero que intentó aplicar componentes principales para estudiar la diversidad beta fue Whittaker (1973a, b), redactor de los conceptos básicos de diversidad biológica (Whittaker, 1960). López Almirall (2014) asegura al intentar es este autor aplicar ese método paramétrico indica su posible utilidad para calcular la diversidad beta. El aumento conjunto de la escalas espacial y taxonómica, ha sido una herramienta útil para analizar la diversidad vegetal a escalas biogeográficas como demostraron Gentry (1986, 1988) y López Almirall (1998, 2014).

Otro parámetro calculado fue el hábito de crecimiento, ya que las familias que en Amazonia están representadas con árboles y liana, en los cerrados lo están por arbustos xerofíticos del dosel. Eso exige demostrar que en el dosel de la vegetación en las playas rocosas predominan los arbustos de ese tipo.

Para completar se hace un Análisis de Componentes Principales con los distritos y los centros evolutivos neotropicales identificados por Gentry (1982), modificados por López Almirall (2013). Al igual que en las familias se correlacionaron los vectores propios con las variables de la **Tabla 1**.

RESULTADOS

En los ocho distritos con playas rocosas, se identificaron 751 endemismos infragenéricos totales (tot), reunidos en 93 familias y 305 géneros (**Tablas 2, 3**). Del total de endemismos hay 191 conocidos de un solo distrito (dis) y de los 560 restantes (mdt) hay 45 colectados solo en playas rocosas (exc) (**Tabla 3**). Quedan 515 taxones que también son conocidos de distritos donde no hay playas rocosas, esos son los no exclusivos (nex) (**Tablas 2, 3**).

Tabla 3. Riqueza endemismos por categorías taxonómicas y de distribución. **Fam**=familias, **Gen**=géneros, **Taxa**= taxones infragenéricos) y distrito. Las primeras tres letras identifican la categoría de distribución (**Tabla 2**) y los números corresponden a los distritos (**Tabla 1**). Los valores totales por categoría de distribución no se identifican con número alguno.

Categorías	Fam	Gen	Taxa	Categorías	Fam	Gen	Taxa	Categorías	Fam	Gen	Taxa
tot01	42	68	82	mdt26	66	153	251	exc25	7	23	29
tot12	46	103	140	dis01	11	11	12	exc26	7	21	34
tot16	33	58	65	dis12	11	13	13	nex01	38	58	67
tot17	42	65	75	dis16	3	4	4	nex12	44	96	122
tot20	43	83	113	dis17	3	3	3	nex16	32	52	57
tot23	56	148	224	dis20	9	11	12	nex17	39	60	69
tot25	59	148	257	dis23	18	31	36	nex20	41	71	93
tot26	68	174	321	dis25	22	32	41	nex23	51	119	171
mdt01	38	61	70	dis26	29	49	70	nex25	53	122	187
mdt12	45	99	127	exc01	2	3	3	nex26	62	140	217
mdt16	33	56	61	exc12	3	4	5	tot	93	305	751
mdt17	41	63	72	exc16	3	4	4	mdt	85	265	560
mdt20	41	77	101	exc17	3	3	3	dis	51	113	191
mdt23	53	129	188	exc20	7	7	8	exc	25	39	45
mdt25	55	137	216	exc23	5	13	17	nex	83	253	515

En la matriz de correlación se puede ver que, como regla, las riquezas en taxones por distrito correspondientes a las diferentes categorías de distribución están significativa y positivamente correlacionadas entre sí (**Tabla 4**). Por tanto, se puede asumir que los resultados en cálculos asociados a las riquezas de los endemismos totales por distrito son válidos para las demás categorías de distribución. Salvo los no exclusivos (nex), la riqueza por categorías de distribución (tot, mdt, dis, exc, nex) está significativamente correlacionada con la intensidad de especiación, la longitud geográfica y la complejidad del relieve. La riqueza distrital en endemismos no exclusivos se correlaciona negativa y significativamente con la aridez (**Tabla 4**).

Tabla 4. Matriz de correlación entre: las riquezas distritales por categoría de distribución las variables **IE**, **Cota**, **long** (**Tablas 1, 2**) y la posición de los distritos en el primer vector en el análisis de componentes principales de familias (**fV1**).

Variables	tot	mdt	dis	exc	nexc	IE	Cota	IA	long	fV1
tot	1.00	<u>1.00</u>	<u>0.97</u>	<u>0.99</u>	<u>0.74</u>	<u>0.81</u>	<u>0.89</u>	-0.62	<u>-0.90</u>	<u>-0.81</u>
mdt	<u>1.00</u>	1.00	<u>0.95</u>	<u>0.98</u>	<u>0.75</u>	<u>0.78</u>	<u>0.89</u>	-0.63	<u>-0.90</u>	<u>-0.83</u>
dis	<u>0.97</u>	<u>0.95</u>	1.00	<u>0.98</u>	<u>0.67</u>	<u>0.88</u>	<u>0.84</u>	-0.56	<u>-0.88</u>	<u>-0.72</u>
exc	<u>0.99</u>	<u>0.98</u>	<u>0.98</u>	1.00	<u>0.72</u>	<u>0.86</u>	<u>0.90</u>	-0.56	<u>-0.89</u>	<u>-0.80</u>
nexc	<u>0.74</u>	<u>0.75</u>	<u>0.67</u>	<u>0.72</u>	1.00	<u>0.69</u>	<u>0.56</u>	<u>-0.75</u>	<u>-0.50</u>	<u>-0.89</u>
IE	<u>0.81</u>	<u>0.78</u>	<u>0.88</u>	<u>0.86</u>	<u>0.69</u>	1.00	<u>0.68</u>	-0.53	<u>-0.66</u>	<u>-0.74</u>
Cota	<u>0.89</u>	<u>0.89</u>	<u>0.84</u>	<u>0.90</u>	<u>0.56</u>	<u>0.68</u>	1.00	-0.49	<u>-0.76</u>	<u>-0.72</u>
IA	-0.62	-0.63	-0.56	-0.56	<u>-0.75</u>	-0.53	-0.49	1.00	<u>0.35</u>	<u>0.85</u>
long	<u>-0.90</u>	<u>-0.90</u>	<u>-0.88</u>	<u>-0.89</u>	<u>-0.50</u>	<u>-0.66</u>	<u>-0.76</u>	<u>0.35</u>	1.00	<u>0.59</u>
fV1	<u>-0.81</u>	<u>-0.83</u>	<u>-0.72</u>	<u>-0.80</u>	<u>-0.89</u>	<u>-0.74</u>	<u>-0.72</u>	<u>0.85</u>	<u>0.59</u>	1.00

La intensidad total de especiación en las playas rocosas es de 0,25, una cifra bastante alta para Cuba. Individualmente ninguno de los ocho distritos alcanza ese valor (**Tabla 1**). No obstante, hay localidades que por excepción tienen intensidad de especiación mayor, como encontraron Figueredo-Cardona y Reyes (2015) en una terraza del distrito Costa de la Sierra Maestra (**Fig. 1, Tabla 1**).

El 62% de todos los endemismos presentes en las playas rocosas vive en un solo distrito con tales playas, aunque muchos de ellos también están en distritos sin costa. Hay una sola especie que ha sido colectada en los ocho distritos con playas, esta es *Securidaca elliptica* Turcz. Los 45 endemismos exclusivos (exc) pertenecen a 39 géneros, de los cuales *Ayenia*, *Caesalpinia*, *Cordia*, *Drejerella*, *Galactia* y *Pseudocarpidium* tienen dos taxones de ese tipo, el resto solo tiene uno. Como promedio, cada taxón infragenérico endémico cubano exclusivo playas rocosas vive en menos de tres distritos. Hay un solo taxón presente en cinco distritos *Drejerella*

origanoides (Nees) Lindau. Con presencia en tres distritos se conocen: *Ziziphus bidens* (Urb.) M.C.Johnst., *Habenaria brittonae* Ames, *Cordia leucosebestena* Griseb., *Cordia curbeloi* Alain, *Castela jacquiniifolia* (Small) Ekman ex Urb., *Caesalpinia intermedia* Urb., *Bonellia brevifolia* (Griseb.) B.Stahl & Kallersjo, *Argythamnia cubensis* Britton & P.Wilson y *Acidocroton lobulatus* Urb. Los taxones restantes solo han sido colectados en dos distritos fitogeográficos.

En el análisis de semejanza máxima entre las playas rocosas estas se reúnen en un árbol de tres ramas con un nodo en la Costa de Sierra Maestra (25) (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**). La primera rama une al nodo con la costa Guantánamo-Maisí (26), y la segunda sube al norte, hasta la Costa N Camagüey-Maniabón (23). Allí la rama gira de nuevo al sur hasta la costa Cienfuegos-Trinidad (20) (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**), por donde continúa hasta Zapata (16) y Cabo Francés-Punta del Este (20) (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**). La tercera y última rama une la Costa de Sierra Maestra (25) con Cabañas-Husillo (12) para terminar en Guanahacabibes (1) (**Figs. 1, 3a; Tabla 1**), evidenciando una disyunción entre las floras *costeras* occidental y oriental.

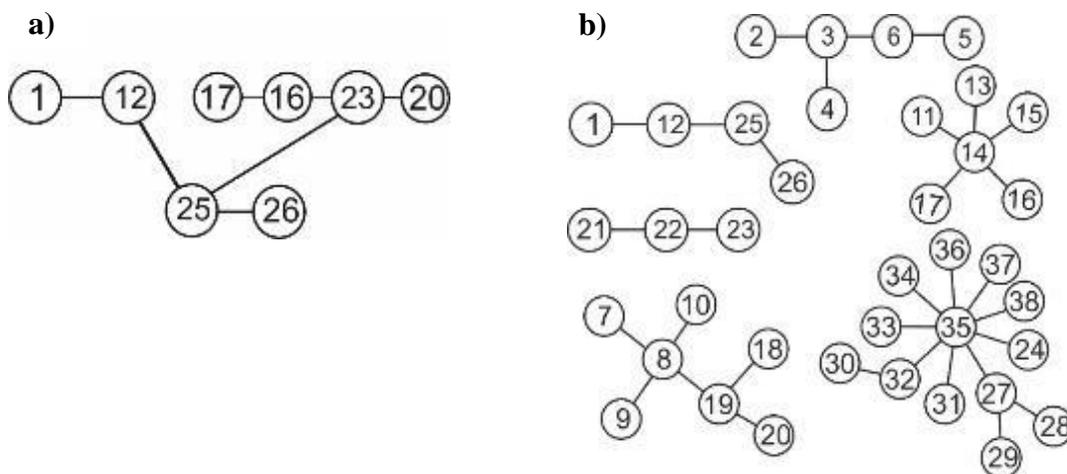


Figura 3. Árboles resultantes del análisis de semejanzas máxima entre playas rocosas (a) y generalizada entre los distritos (b).

En el análisis de semejanza generalizada desaparece la rama que une los distritos 25, 23, 20, 16 y 17, los distritos aparecen unidos a llanuras adyacentes, algunas de ellas sin costa (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**). La primera y tercera ramas aparecen sin cambios en el análisis con todos los distritos cubanos (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**).

Las variaciones en la riqueza de las familias representadas en las playas rocosas son grandes, y el promedio 8,8 endemismos totales (tot) por familia por distrito (**Tabla 3**). Las 23 familias con riqueza superior al promedio reúnen casi tres cuartas partes de los endemismos totales y son: Rubiaceae, Leguminosae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Arecaceae, Boraginaceae, Lamiaceae, Sapindaceae, Acanthaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Gesneriaceae, Cactaceae, Malvaceae, Orchidaceae, Phyllanthaceae, Piperaceae, Malpighiaceae, Convolvulaceae, Poaceae, Rutaceae y Polygalaceae.

En el análisis de componentes principales de familias por distrito, los dos primeros vectores acumulan 83% de la varianza lo que hace confiables los resultados (**Fig. 4a**). De esa cifra 76% corresponde al primer vector (V1), y 7% al segundo (V2) (**Fig. 4a**). En el gráfico con los distritos estos tienen un coeficiente de correlación entre -0,95 y -0,78 en V1, y por lo que todos están en los cuadrantes dos y tres del gráfico correspondiente (**Fig. 4a**).

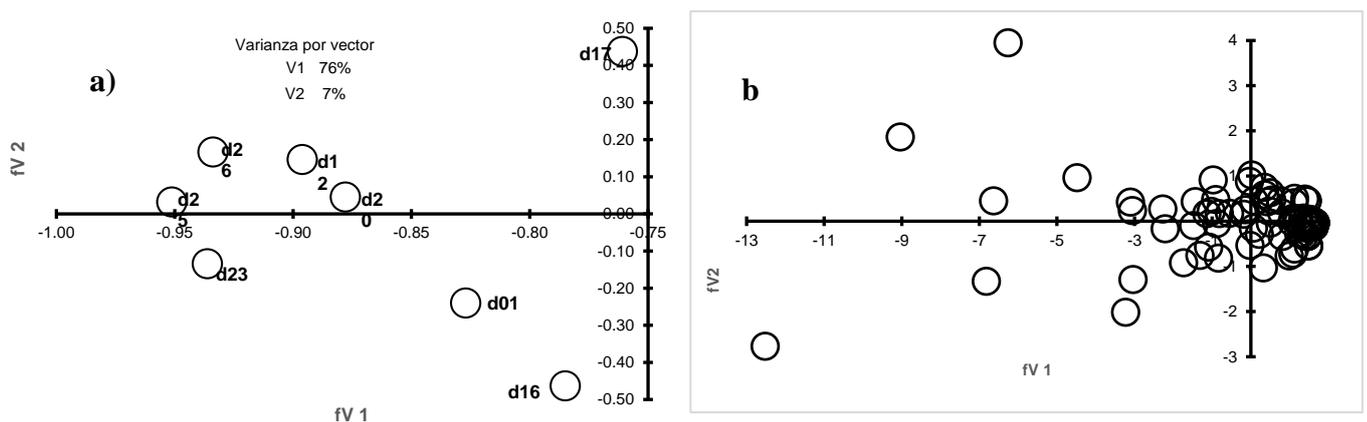


Figura 4. Resultados del Análisis de Componentes Principales de familias por distritos.

Los valores de los distritos en V1 están significativa y negativamente correlacionados con la riqueza en todas las categorías de distribución, la complejidad del relieve y la intensidad de la especiación (**Tabla 4**). El segundo vector (V2), a diferencia del primero, no está significativamente correlacionado con las variables manejadas en este trabajo.

En el gráfico de componentes principales con las familias, hay 29 de esos taxones en los cuadrantes dos y tres, los mismos en que aparecen todos los distritos en su gráfico (**Figs. 4a, b**). Las familias en esos cuadrantes son: Rhamnaceae, Salicaceae, Sapotaceae, Simaroubaceae, Theophrastaceae, Celastraceae y Solanaceae a las que se suman las que tienen más taxones que la media excepto Poaceae.

En las fotos y descripciones de León (1946), Howard (1973) y Borhidi (1996) se enfatiza la vegetación fundamentalmente arbustiva de las payas rocosas. Eso explica por qué el 63% de los endemismos vegetales son arbustos, la mayoría del dosel. En formaciones vegetales más húmedas los taxones con ese hábito de crecimiento forman parte del sotobosque casi sin excepción. De todas formas, en el sotobosque de las playas rocosas no faltan taxones leñosos de baja talla que Borhidi (1996) llama subfrutice. No encontramos definición alguna para ese hábito de crecimiento. Eso nos lleva a incluir entre los arbustos los taxones con las características descritas.

Los hábitos que ocupan el segundo y tercer lugar en riqueza, aunque distante de los arbustos, son las herbáceas (15%) y los árboles (13%). En Cuba el sinusio de epífitas está poco estudiado y en los conceptos manejados por Benzing (1987) Gentry & Dodson (1987) este grupo no se asocia con hábitos de crecimiento. Por tal razón esas plantas se incluyen de acuerdo con su porte, en árboles, herbáceas y trepadoras. De esa manera se añadieron a los árboles tres especies de *Clusia*, a las herbáceas dos Orchidaceae, dos Araceae, una Bromeliaceae y dos *Peperomia*. Si se restan las epífitas de los árboles y herbáceas, la riqueza de los primeros superaría a las herbáceas. De los tres grupos de hábitos que predominan, solo los arbustos con una intensidad de especiación de 0,28 superan ligeramente la media para las playas.

En las playas rocosas se destacan por su riqueza los grupos evolutivos chaqueño y norandino que juntos tienen casi 70% de los endemismos totales. La intensidad media de especiación de los elementos norandinos es de 0,30 y de los del chaqueño es 0,23. Pero son tantas las familias chaqueñas, que los taxones de ese grupo evolutivo superan los demás en todas las categorías taxonómicas (familias, géneros y taxones infra genéricos) (**Tabla 5**).

Tabla 5. Riqueza taxonómica por categorías de distribución (**Tablas 1, 2**) y centros evolutivos neotropicales. (**Ch**= Chaco, **AB**=Andes boreales, **AA**=Andes Australes, **La**=Laurasia, **RA**=Regiones áridas, **In**=centro evolutivo no definido, **Id**=centro evolutivo indeterminado).

Categorías taxonómicas	Categorías de distribución	Ch	AB	AA	La	RA	In	Id
fam	tot	30	18	5	29	2	8	1
gen	tot	128	84	18	45	9	20	1
taxa	tot	313	211	66	107	18	33	3
fam	mdt	28	18	5	25	2	6	1
gen	mdt	113	72	17	37	9	16	1
taxa	mdt	241	147	49	81	16	24	2

fam	dis	19	12	3	11	1	4	1
gen	dis	43	38	7	17	2	5	1
taxa	dis	72	64	17	26	2	9	1
fam	exc	12	4	3	5	1	0	0
gen	exc	15	10	5	7	2	0	0
taxa	exc	18	11	5	9	2	0	0
fam	nex	27	18	4	25	2	6	1
gen	nex	108	68	15	37	8	16	1
taxa	nex	223	136	44	72	14	24	2

La riqueza en endemismo totales (tot) está significativa y positivamente correlacionada con la riqueza en las demás categorías de distribución (**Tablas 5, 6**). Eso determina que como regla la riqueza de los diferentes grupos evolutivos varía proporcionalmente de una a otra categoría de distribución. Como consecuencia los resultados obtenidos en los cálculos con los endemismos totales (tot) se pueden asumir válidos para las demás categorías de distribución.

Tabla 6. Matriz de correlación de la riqueza en endemismos totales por centros evolutivos (**Tabla 5**) y variables no bióticas (**Tabla 1**), incluida la posición de los distritos en el gráfico de componentes principales (**Fig. 5, Tabla 5**).

Variables	Ch	AB	AA	La	RA	In	Id	IE	Cota	IA	long	V2ori
Ch	<u>1.00</u>	<u>0.96</u>	<u>0.95</u>	<u>0.98</u>	<u>0.80</u>	0.63	0.48	<u>0.82</u>	<u>0.90</u>	-0.56	<u>-0.94</u>	0.64
AB	<u>0.96</u>	<u>1.00</u>	<u>0.96</u>	<u>0.97</u>	<u>0.84</u>	0.70	0.55	<u>0.82</u>	<u>0.74</u>	-0.66	<u>-0.87</u>	<u>0.78</u>
AA	<u>0.95</u>	<u>0.96</u>	<u>1.00</u>	<u>0.95</u>	<u>0.85</u>	<u>0.78</u>	0.39	<u>0.72</u>	<u>0.81</u>	-0.66	<u>-0.87</u>	<u>0.80</u>
La	<u>0.98</u>	<u>0.97</u>	<u>0.95</u>	<u>1.00</u>	<u>0.83</u>	0.67	0.51	<u>0.76</u>	<u>0.84</u>	-0.57	<u>-0.90</u>	0.65
RA	<u>0.80</u>	<u>0.84</u>	<u>0.85</u>	<u>0.83</u>	<u>1.00</u>	<u>0.76</u>	0.69	0.70	0.66	-0.48	-0.63	0.67
In	0.63	0.70	<u>0.78</u>	0.67	<u>0.76</u>	<u>1.00</u>	0.38	0.47	0.52	<u>-0.86</u>	-0.41	<u>0.89</u>
Id	0.48	0.55	0.39	0.51	0.69	0.38	<u>1.00</u>	<u>0.78</u>	0.28	-0.33	-0.24	0.35
IE	<u>0.82</u>	<u>0.82</u>	<u>0.72</u>	<u>0.76</u>	0.70	0.47	<u>0.78</u>	<u>1.00</u>	0.66	-0.55	-0.65	0.57
Cota	<u>0.90</u>	<u>0.74</u>	<u>0.81</u>	<u>0.84</u>	0.66	0.52	0.28	0.66	<u>1.00</u>	-0.39	<u>-0.84</u>	0.40
IA	-0.56	-0.66	-0.66	-0.57	-0.48	<u>-0.86</u>	-0.33	-0.55	-0.39	<u>1.00</u>	0.35	<u>-0.91</u>
long	<u>-0.94</u>	<u>-0.87</u>	<u>-0.87</u>	<u>-0.90</u>	-0.63	-0.41	-0.24	-0.65	<u>-0.84</u>	0.35	<u>1.00</u>	-0.48
V2ori	0.64	<u>0.78</u>	<u>0.80</u>	0.65	0.67	<u>0.89</u>	0.35	0.57	0.40	<u>-0.91</u>	-0.48	<u>1.00</u>

En el análisis de componentes principales con los centros evolutivos de los taxones por distrito, la varianza acumulada por los vectores V1 y V2 supera el 99% (**Fig.5a**) lo que hace confiables los resultados. De esa cantidad 97% corresponde a V1 y 2% a V2, lo que provoca situaciones similares a las vistas en el cálculo con las familias. Todos los distritos están en los cuadrantes dos y tres (**Fig. 5a**) cercanos al extremo negativo del eje V1. En este análisis ninguna de las variables consideradas en la publicación se correlaciona significativamente con V1.

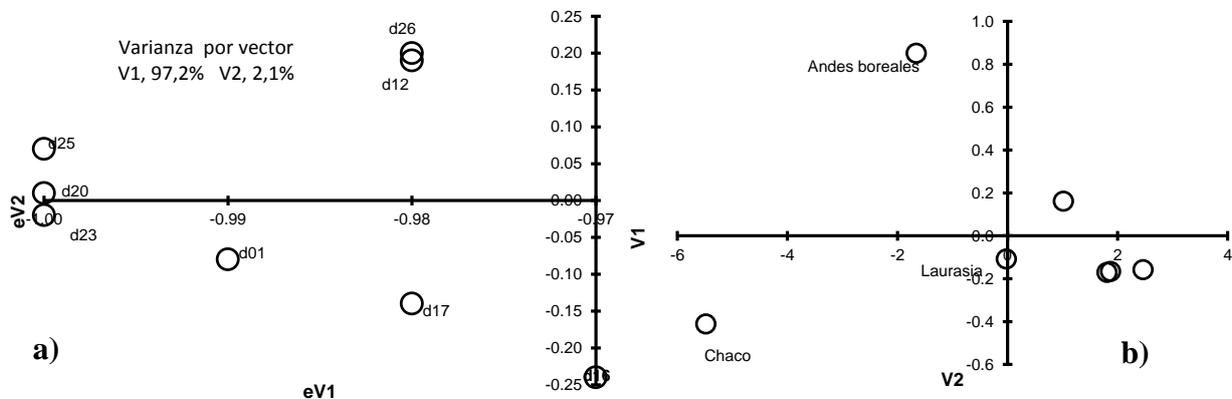


Figura 5. Resultados del Análisis de Componentes Principales con respecto a los centros evolutivos de los taxones por distritos.

Aunque todos los distritos con playas rocosas son áridos (**Tabla 1**), los valores de los distritos en V2 muestran una marcada polarización en función de la aridez biológica. Eso se demuestra en la correlación negativa altamente significativa entre V1 y la aridez biológica (**Tabla 6**). Todos los distritos en el tercer cuadrante tienen un índice superior a dos ($IA > 2$) y los ubicados en el segundo es inferior a ($IA < 2$) (**Figs. 1, 6a Tabla 6**). Desde el punto de vista matemático V2 está significativa y negativamente correlacionado con el índice de aridez, y positivamente con los dos centros evolutivos andinos, y las familias cuyo centro evolutivo neotropical Gentry (1982) no pudo definir (**Tabla 6**).

Entre los grupos evolutivos neotropicales, el “norandino” y el “chaqueño” están de forma clara en los mismos cuadrantes que los distritos (**Fig. 5b**). Los componentes Laurasianos están formalmente en el tercer cuadrante, el mismo que los cerrados, aunque su valor sobre el V1 tiende a cero (-0,02). Con un valor tan bajo, se podría pensar que es baja la importancia de esa variable en la caracterización de las playas. Sin embargo, coincide parcialmente con algunos supuestos del pasado siglo, lo que veremos más adelante.

DISCUSIÓN

Como vimos, 75% de los endemismos cubanos presentes en las playas rocosas probablemente se formó fuera de los lugares donde se colectaron, ya que son multidistritales. Para tal afirmación se parte de los criterios sostenidos por Espinosa-Organista & Llorente-Bousquet (1993) y Warren & Crother (2003). Si conjuntamente nos atenemos a Warren & Crother (*op. c.*) y Gentry (1960), el 25% restante, los endemismos distritales, se originaron en los distritos donde han sido colectados.

Las correlaciones positivas y significativas entre las riquezas distritales por categoría de distribución (tot, mdt, dis, exc, nex) confirman que la riqueza global de las playas rocosas es función del número de especies que llegaron originalmente (**Fig. 1, Tablas 1, 2, 3, 4**). Eso significa que los distritos a donde se establecieron más taxones, la especiación fue mayor. Eso explica también la correlación significativa y positiva entre la riqueza total y la intensidad de especiación (**Fig. 1, Tablas 1, 2, 3, 4**) lo que permite afirmar que en las playas rocosas se cumple la regla de Cracraft (1985). El mencionado autor habla sobre la correspondencia entre la riqueza total y en endemismos de los territorios.

El signo negativo de la correlación entre las riquezas y la longitud geográfica evidencia que la riqueza disminuye de oriente a occidente (**Tabla 3, 4**). López Almirall *et al.* (1993) asocian esa tendencia a un antiguo centro evolutivo entre Maisí y Guantánamo (distrito 26) (**Fig. 1, Tabla 1**) mencionado por Samek (1973). A partir de ese distrito López Almirall *et al.* (*op.c.*) y López Almirall & Cejas Rodríguez (2000) diseñan una ruta migratoria hasta Guanahacabibes (1), en el extremo occidental (**Fig. 1, Tabla 1**).

Esas referencias resultan coherentes con el concepto de Gaarlandia enunciado por Iturrealde Vinent & McPhee (1999). Gaarlandia fue un puente o guirnalda de islas que hubo en el Oligoceno entre América del Sur y las Antillas desde lo que hoy son Antillas Holandesas. La posibilidad de esa ruta migratoria para la flora, desde América del Sur hasta las Antillas se sugiere por Graham & Jarzen (1969).

Iturrealde Vinent & McPhee (1999) ubican la emersión de Gaarlandia hace 35 millones de años. De ser así, la edad de los estratos puertorriqueños estudiados por Graham & Jarzen (1969) coinciden con esa emersión, de acuerdo con las publicaciones de Iturrealde-Vinent & M, Hartstein (1988) e Iturrealde Vinent & McPhee (1999). La elevación de Gaarlandia hace 35

millones de años coincide con la glaciación global del Oligoceno (Rugiero & Ezcurra, 2000). Haffer (2003) afirma que en los trópicos durante las glaciaciones aumenta la aridez. Ortega *et al.* (2011) reconocen a partir de los suelos predominantes, que la aridez en la mayor parte de Cuba fue mucho mayor durante la glaciación del Wisconsin que en la actualidad.

La aceptación de Gaarlandia, junto al arco volcánico pre eocénico que unía la porción oriental de Cuba con lo que Nicaragua Brink *et al.* (2002) nombran Meseta de Nicaragua podría explicar la presencia de la familia Cactaceae y el género *Agave* en ambas Américas, mucho antes de elevarse América Central. Esta distribución es calificada como antigua y misteriosa por Raven & Axelrod (1974). La glaciación del Oligoceno explica por qué en las Antillas predominan especies de familias con centro evolutivo neotropical en la subregión chaqueña (López Amirall, 2015). No hemos encontrado evidencias sobre el papel de jugado por esa estrecha cresta en el enriquecimiento de la flora cubana durante el Paleógeno. Por su ubicación Gaarlandia estuvo unida a Cuba por su extremo más oriental, que es hoy el distrito Guantánamo-Maisí (26) (**Fig. 1, Tabla 1**).

Para Cuba, el ejemplo más conspicuo de una conexión con lo que después fue la subregión chaqueña es *Copernicia*. Este género de palmas, propio de regiones neotropicales áridas, tiene más de diez especies, de las cuales tres viven desde Colombia hasta Paraguay, dos en La Española y el resto en Cuba (Dahlgren & Glassman, 1963; Henderson *et al.*, 1995).

También es significativa y positiva la correlación de las riquezas tot, mdt, dis y exc con la complejidad del relieve. Los distritos 12, 20, 25 y 26 están flanqueadas por grupos orográficos con diferentes altitudes máximas. En algunos de esos distritos las formaciones arbustivas suben por las faldas de montañas 100-200 m. Otros alcanzan altitudes similares en terrazas marinas como muestra la foto de León (1946) (**Fig. 1, Tablas 1, 3**).

El extremo oriental de Cuba la vertiente norte se caracteriza por grandes precipitaciones mientras la costa Guantánamo-Maisí (26) en el sur es el territorio donde llueve menos (Núñez Jiménez, 1954, 1972; Rivero *et al.*, 2013). Se dice que esa aridez se debe a que la ladera norte del grupo de regiones geomorfológicas Sagua-Baracoa de Acevedo (1989), convierte en precipitaciones la humedad que traen los alisios. Este efecto depende de la posición relativa de las cordilleras respecto a los vientos predominantes, lo cual no ocurre en todas las zonas montañosas cubanas. Sin embargo, con independencia de las precipitaciones, desde las partes

altas de las montañas siempre corren ríos y arroyos, que como discutiremos más adelante, atemperan sensiblemente la aridez biológica costera.

Todos los autores que han tratado el tema coinciden en que la flora y vegetación es muy semejante en todas las playas rocosas cubanas (León, 1946, Borhidi, 1996). Reyes *et al.* (2000) aseguran que en Cuba los taxones no endémicos, como regla, tienen distribución amplia y los endemismos la tienen restringida. Al parecer esta última regla se cumple en las playas rocosas, donde *Jacquinia aculeata* (L.) Mez es el único endemismo cubano colectado en todos los distritos con playas rocosas.

Como dijimos, 62% de los endemismos totales (tot), sean estos distritales o no, solo se han colectado en un solo distrito con playas rocosas. Eso significa que la diversidad beta de los endemismos en esas playas se caracteriza por los reemplazos, no por los intercambios de especies, usando la terminología de Halffter *et al.* (2001). Los reemplazos masivos de especies entre territorios con ambientes semejantes se ajustan a Buffon (1761). Esa ley, patrón básico en la distribución global de especies, afirma que dos regiones del mundo con condiciones ambientales iguales tienen especies diferentes. Gentry (1986) demuestra indirectamente que en las pluvisilvas se distinguen rasgos de ese patrón en localidades separadas decenas de metros. Para paliar los efectos adversos en los análisis de diversidad biológica el autor usó la familia como unidad taxonómica evaluativa. Después, sobre esa base analizó la diversidad vegetal en las pluvisilvas del mundo (Gentry, 1988). Con anterioridad Tolmachov (1974) usó familias para caracterizar comunidades en las estepas rusas, que tienen extensiones continentales.

Como vimos, en los análisis de semejanza entre los distritos de playas rocosas entre sí, estos aparecen en un árbol con nodo en el distrito Costa de Sierra Maestra (25) (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**). La integración en un solo árbol valida la semejanza entre sus floras, y explica porque León (1946) los integra como unidad fitogeográfica. La posición de los distritos en los extremos de cada rama define la dirección de las migraciones de las floras, pero no necesariamente el sentido (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**). Las hipótesis discutidas ubican el centro de irradiación florística la Costa Guantánamo-Maisí (26), no en la Costa de Sierra Maestra (25).

La rama del árbol que une los distritos 25 y 26 es el esquema de recorrido hacia el oeste, de una flora que sigue una estrecha faja costera, obligada, por las montañas que la flanquean al norte. En el recorrido a occidente, desde el nodo, el primer paso fue avanzar hasta el distrito Costa Norte Camagüey-Maniabón (23). El distrito 23 es la porción costera septentrional de un

conjunto de llanuras que los geomorfólogos nombran Camagüey-Maniabón (Acevedo, 1989; Magaz García, 1989). Desde el punto de vista fitogeográfico en esas llanuras se identifican otros dos distritos fitogeográficos: Camagüey (21) y Llanuras Centro Orientales (22) (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**). Ambos distritos tienen índices biológicos de aridez superior a dos, como la Costa norte Camagüey-Maniabón (23) (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**). Para llegar hasta esa costa los componentes de la flora costera tuvieron que atravesar al menos uno de los dos distritos de las llanuras mencionadas (**Figs. 1, 3a, Tabla 1**).

Es difícil decir con certeza que los distritos que constituyen las actuales llanuras de Cuba Central siempre fueron regiones áridas. Pero como dijimos Haffer (2003) asegura que las glaciaciones se manifestaron en los trópicos con un aumento en la aridez. Ortega *et al.* (2011) aseguran que durante la glaciación de Wisconsin el clima en las llanuras que aludimos fue extremadamente árido (grupo B de Köppen). A partir del distrito 23 esa rama atraviesa nuevamente las llanuras áridas de Cuba Central hasta el distrito costero Cienfuegos-Trinidad (20). En el oeste, las playas rocosas reaparecen en el distrito Zapata (16) (**Figs. 1, 3a; Tabla 1**). Las playas más occidentales de esta rama están en el Sur de Isla de la Juventud (17), cerca del extremo occidental del Archipiélago Cubano (**Figs. 1, 3a Tabla 1**).

La tercera y última rama une la costa de Sierra Maestra (25) con Cabañas-Husillo (12). Esa rama define una disyunción entre las floras costeras occidental y oriental de Cuba. Aunque en otro contexto, ya Samek (1973) comenta la existencia de disyunciones florísticas entre oriente y occidente. La conclusión más interesante de esta discusión es que la flora de Guanahacabibes (1) tiene origen diferente a las floras de Zapata (16) y Cabo Francés-Punta del Este (17). Este resultado obliga a reanalizar la validez del sector *Penisularicum* de Borhidi & Muñiz (1986) y Borhidi (1996), formado con la unión de los tres distritos.

En el análisis de semejanza de los distritos cubanos, la rama que va desde el distrito 23 hasta el 17 desaparece, y los distritos que la forman se unen a nodos cercanos. La Costa Camagüey-Maniabón (23) queda unida a Camagüey (21) y Llanuras Camagüey-Maniabón (22). Estos tres distritos cubren la región geomorfológica con el mismo nombre que el último. Esa región geomorfológica Samek (1973) la une al distrito Holguín (24); el autor la nombra Sector Cuba Central (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**). López Almirall (2005) sugiere la segregación del último distrito mencionado, que está unido al nodo de Cuchillas del Toa (35) (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**).

El distrito Cienfuegos-Trinidad (20) se asocia a Guamuha (19), límite oriental de Cuba Occidental (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**) y subnodo de las montañas occidentales. Este nodo incluye el grupo orográfico del mismo nombre y sus pies de montaña Cienfuegos-Trinidad (20) y Santa Clara (18) (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**). Los distritos Zapata (16) y Sur de Isla de la Juventud (17) están unidos al nodo Llanuras Centro Occidentales (14) (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**).

Contrariamente a esa rama las otras dos se mantienen en el análisis de semejanza con todos los distritos. El caso más interesante, es la disyunción entre las floras costeras occidental y oriental de Cuba (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**). La disposición de las ramas, parecen indicar que, las dos ramas a occidente, partieron del distrito Costa Camagüey-Maniabón (23). Pero las migraciones a occidente por la costa norte continuaron sin grandes alteraciones en la composición florística, como lo demuestra su unión a la Costa de Sierra Maestra. Las floras que continuaron en el distrito 23, y las que fueron al sur, al parecer sufrieron modificaciones en las llanuras aledañas (distritos 21, 22). Esas llanuras, como vimos, tienen condiciones bioclimáticas muy similares a las playas rocosas más áridas de Cuba (**Figs. 1, 3b; Tabla 1**).

Como dijimos, en las playas rocosas, el 23% de familias con riqueza superior a la media acumula el 70% de los taxones infragenéricos. Los coeficientes de correlación entre el número total (tot) de especies por familia con el número de multidistritales (mdt) y distritales (dis) son: la unidad y 0,95 respectivamente. De acuerdo con esos valores, las familias que más taxones externos aportaron fueron las que especieron más.

Si nos atenemos al principio donde se dice que los taxones de distribución amplia son los presente en dos o más de las áreas estudiadas y los de distribución limitada solo aparecen en un área (Gentry, 1990; Espinosa Organista & Llorente Bousquet, 1993; Warren & Crother, 2003). Se podría afirmar que en las playas rocosas las familias que aportaron más taxones externos son las que más especieron. Lo cual se puede asumir como corolario del principio de Cracraft (1985) acorde con la propuesta de Gentry (1986). Este último autor reconoce la capacidad adaptativa en el nivel taxonómico de familia, como entidad taxonómica con capacidad adaptativa de las familias. Por tanto, las familias más ricas son las mejor adaptadas a las condiciones ambientales prevalecientes en las playas rocosas, y por ello también especieron más. Desde el punto de vista metodológico, los resultados obtenidos con la riqueza en endemismos totales por familia en los distritos se pueden asumir válidos para todas las categorías de distribución.

En el análisis de componentes con la riqueza familiar total (tot) por distrito, estos últimos están todos ubicados en los cuadrantes dos y tres. Esto hace presumir que las familias ubicadas en esos cuadrantes del gráfico que corresponde serían las mejor adaptadas a las condiciones de las playas rocosas (**Figs. 5a, b Tabla 1**). Prueba de ello es la correlación significativa entre la riqueza familiar por distrito y categoría de distribución con V1 (**Tabla 4**). Ese resultado permite asumir como complementarias, y hasta ocasionales las familias colocadas en el primero y cuarto cuadrantes donde no hay distrito alguno.

Entre las 29 familias ubicadas en los cuadrantes dos y tres de su gráfico (**Fig. 4b**) están las representadas por ocho o más, con la excepción de Poaceae. Por tal razón, la última correlación que mencionamos, permite aplicar el principio de Tolmachov (1974) en la distribución de la flora endémica cubana presente en las playas rocosas. Ese principio estipula que las diez u once familias más ricas son suficientes para caracterizar una formación vegetal. Sin embargo, nos parece más correcto incluir las 22 familias que en su gráfico tienen signo negativo en el primer vector y superan en riqueza a la media (**Fig. 5b**).

En la flora endémica cubana el centro norandino supera en taxones por familia al grupo que le sigue en este caso es el chaqueño (**Tabla 5**). Pero en este archipiélago, el número de familias chaqueñas es tan grande, que supera al norandino en la riqueza a todos los niveles taxonómicos (**Tabla 5**). En América Central predominan las familias evolucionados en Amazonia, pero la cantidad de especies que tienen las norandinas es tan alta que superan con mucho las amazónicas (Gentry, 1982). Una característica curiosa de la flora endémica cubana, es la correlación significativa entre las riquezas de los grupos evolutivos por distritos lo cual demuestra proporcionalidad. Esa proporcionalidad en la riqueza de endemismos por grupo evolutivo resulta inesperada, ya que como promedio cada familia está representada en cuatro distritos, y los taxones infra genéricos no llegan a dos.

Esa proporcionalidad en la riqueza en los distritos por categorías de origen indicaría el desplazamiento de floras completas de una región a otras. Pero solo hay 63 endemismos totales (tot) colectados en cuatro o más distritos. En este punto vale recordar que este trabajo analiza la distribución de los endemismos, que pueden ser como máximo 50% de la flora en las playas rocosas. Bisse *et al.* (1981) comentan que en las colectas llevadas a cabo por ellos en Cuchillas del Toa (35) el 75% de las especies eran endémicas. El distrito 35 es el más rico en endemismos

cubanos (**Tabla 1**). Reyes *et al.* (2000) aseveran que como regla las especies endémicas tienen distribución limitada, y las que no lo son suelen tener distribuciones muy amplias.

León (1946), Samek (1973), Capote & Berazaín y Borhidi (1996) cuando describen las formaciones vegetales mencionan algunas especies para fundamentar esas unidades. Excepcionalmente entre las especies mencionadas están los endemismos, y cuando lo hacen nunca son distritales (dis). Eso significa que las especies de distribución amplia son las que caracterizan las formaciones vegetales. Los endemismos caracterizan cada una de las regiones donde están presente esas formaciones.

La explicación a esta paradoja, probablemente está en el principio de Cracraft (1985). Como se ha dicho, de acuerdo con ese principio la riqueza en endemismos es de alguna manera función de la riqueza total. Este principio como ya se demostró se cumple para los endemismos vegetales de las playas rocosas, donde la riqueza en endemismos distritales es función de los totales. Por tanto, a nuestro modo de ver, el patrón de distribución proporcional sobre el cual hablamos, parece ser el ajuste de los endemismos a un patrón de distribución de la flora total, que vale la pena estudiar con más detenimiento.

En el análisis de componentes principales, la correlación significativa y positiva de V2 con el índice de aridez biológica (**Tabla 6**) marca la estrecha relación entre la posición de los distritos en ese vector y la aridez. Ferrás *et al.* (1999) demuestran que la cercanía a las costas induce en la estructura de la vegetación y composición florística un efecto similar a un déficit 300 mm de lluvias, lo que exige la especialización de las plantas. Ese efecto se puede asociar con el aumento de la salinidad en la atmósfera, aguas superficiales y manto freático. Por su estructura, la vegetación de las playas rocosas no es excepción y está asociada a la aridez, verdadera o inducida.

Aunque todos los distritos con playas rocosas son biológicamente áridos se dividen en dos grupos bien identificados. En el segundo cuadrante están los distritos con signo positivo en V2 (12, 20, 25 y 26), con índice de aridez inferior a dos (**Fig. 1, Fig. 6a; Tabla 1**). Estos distritos son fajas costeras total o parcialmente flanqueadas, por alturas o montañas de donde bajan ríos y arroyos. Esas corrientes, permanentes o no, disminuyen la inclusión salina en el manto freático. También generan bosques de galería más húmedos que la vegetación predominante en el resto del territorio. En muchos casos esas galerías son profundos cañones que impiden incluso la exposición directa al sol en partes de sus farallones. En esos cañones, en ocasiones cercanos

al mar, se colectan especies propias de bosques situados cientos de metros por encima. Esa situación es común a lo largo del río Jauco, desde la tinta en el distrito Baracoa (36) hasta cerca de su desembocadura en el distrito Maisí-Guantánamo (26). Esto explica porque en el extremo sur oriental de Cuba, el territorio climáticamente más árido del país (Rivero et. al., 2013) no lo es tanto desde el punto de vista biológico.

Con signo negativo en V2, en el tercer cuadrante están las playas rocosas asociadas a llanuras (1, 16, 17, 23) con patrones de lluvia similares a las playas rocosas (Izquierdo, 1989; Magaz García, 1989) (**Fig. 1, Fig. 5a; Tabla 1**). El distrito 23 en particular, junto a los distritos 21 y 22 constituyen la región geomorfológica de Camagüey-Maniabón de Acevedo (1989) (**Fig. 1, Fig. 5a; Tabla 1**). La mayor parte de esa llanura la forman los distritos fitogeográficos 21, 22 y 23, todos con índice de aridez superior a dos.

La aridez de las llanuras centrales de Cuba probablemente facilitó la migración hasta el distrito 23 de la vegetación de las playas rocosas, así como su posterior desplazamiento hasta el sur de la Isla de la Juventud (17). En ese recorrido, por llanuras más o menos áridas (**Fig. 1, Tabla 1**), la flora costera sufrió modificaciones. La consecuencia más evidente es que, la ruta migratoria, visible en el árbol semejanza construido con las playas rocosas desaparece en el análisis con todos los distritos cubanos. Las modificaciones florísticas en la flora del distrito 23 son, a nuestro entender, la causa del hiato que se distingue entre la costa de la Sierra Maestra (25) y la el distrito Cabañas-Husillo (12).

Otro dato interesante es la correlación, también significativa, pero negativa de V2 con los grupos evolutivos norandino, surandino e indefinido. Estas correlaciones, sobre todo la que tiene V2 con los componentes norandinos, señalan los grupos cuyas variaciones de riqueza indican variaciones en la aridez biológica. Como se vio el grupo evolutivo más rico en todos los niveles taxonómicos es el chaqueño.

El grupo evolutivo chaqueño se asume a partir del reconocimiento implícito que hace Gentry (1982) que hay un centro evolutivo en la región que ocupan los cerrados. Goodland & Ferri, (1979) demuestran que la vegetación predominante en ese complejo de vegetación son matorrales áridos. Morrone (2001) asume el territorio donde están las comunidades de ese complejo de vegetación como una provincia de la subregión del Chaco. Las familias que representan ese centro evolutivo en las playas rocosas, son las más ricas en taxones (familias, géneros y taxones infragenéricos), como hemos vistos. Algunos de los taxones cubanos

asociados a ese centro evolutivo llegan a la provincia árida del Chaco de Morrone op.c., en la subregión del mismo nombre, como es el género *Copernicia* (Dahlgren & Glassman, 1963; Henderson, Galeano & Bernal, 1995)

En el otro extremo, ocupando el segundo lugar por su riqueza están los taxones del grupo evolutivo que Gentry (1982) nombra Andes boreales, donde según el autor dominan pluvisilvas ricas en epífitas. Las variaciones menores en la aridez se ponen en evidencia con el aumento o la disminución relativa de la riqueza en especies del grupo evolutivo norandino. Esas oscilaciones en la riqueza de los grupos andinos siguen un patrón lineal como demuestra la correlación significativa y negativa con V2 (**Tabla 6**). Esto significa que el aumento de la humedad en los matorrales predominantes está marcado por el aumento de los taxones norandinos.

En el gráfico de componentes con los centros evolutivos en V1 y V2 (**Fig. 5b**) se distingue un patrón similar al mencionado por López Almirall (2015) para las Antillas. En los mismos cuadrantes que los distritos tenemos al grupo norandino, al chaqueño y discretamente ubicado, en el mismo cuadrante que el chaqueño aparece el laurasiano. Es evidente que estos tres grupos evolutivos caracterizan las playas rocosas. En el segundo cuadrante, igual que las playas menos áridas, está el norandino, y en el tercero, al igual que las más áridas están el chaqueño y el laurasiano (**Fig. 5b**).

La presencia del grupo evolutivo laurasiano, aunque discreta, en territorios biológicamente áridos fundamenta las aseveraciones de Dilcher (1973a, b). Ese autor enfatiza que los restos de la flora eocénica árida que hubo en el sureste de Estados Unidos se refugiaron en lo que posteriormente sería el Archipiélago Cubano. Posterior al Eoceno y muy cercana, en el Oligoceno, tuvo lugar la migración de Gaarlandia. Como dijimos Gaarlandia pudo ser la de vía para el antiguo intercambio de componentes entre regiones áridas de América del Norte y Sur, tan comentadas por Raven & Axelrod (1974).

No todos los endemismos laurasianos derivan de las floras de Dilcher (*op. c.*). En el distrito Cabo Francés-Punta del Este (17) hay una subpoblación de *Pinus caribaea* Morelet var. *caribaea*. Samek (1973) ejemplifica con la sección *Australes* de este género, a la cual pertenece el taxón mencionado lo que él denomina inversión florística. El autor usa este término para referirse al conjunto taxones circumboreales que aparecen en llanuras tropicales, concepto que validado por Borhidi (1996). Ninguno de estos autores intenta explicar las causas de ese evento.

López Almirall (2015) asegura que los pinares en las islas del Caribe son relictos de bosques presentes en las costas del Golfo y el Caribe antes de ocurrir la invasión por taxones norandinos, después de elevarse el istmo de Panamá. Restos fósiles de esos bosques miocénicos se han encontrado en Veracruz (Graham, 1976) y Chiapas (Palacios Chávez & Rzedowski, 1993). En esos yacimientos fósiles, los autores reportan la presencia conjunta de géneros característicos de los bosques subalpinos y la taiga junto a otros exclusivos de costas bajas tropicales, como *Rhizophora*.

CONCLUSIONES

En las playas rocosas cubanas se comprobó la presencia de 791 taxones vegetales infra genéricos, 26% de la flora endémica cubana. De esos endemismos 191 son conocidos de un solo distrito, por lo tanto, es de suponer no salieron de los territorios donde se originar.

El porcentaje de endemismos exclusivos de un distrito es un buen estimador de la intensidad de especiación. Los distritos con las playas analizadas cumplen como regla el principio de Cracraft (1985).

En las playas rocosas la riqueza por categoría de distribución (tot, mdt, dis, exc, nex) está significativamente correlacionada. Se exceptúa la correlación entre distritales (dis) y no exclusivas (nex). Por tanto, la riqueza en esas playas depende de las que originalmente llegaron.

Ese mismo patrón de correlación se repite para la intensidad de especiación, la posición geográfica y la complejidad del relieve. La última de esas dos correlaciones puede asociarse con el sentido de las migraciones primarias, de oriente a occidente.

A pesar del alto endemismo de las floras presentes en las playas rocosas, se puede hablar de la semejanza que las convierte en una unidad florística y estructural.

Cuando se analizan las playas rocosas reunidas la mencionada unidad se hace evidente. Cuando se analizan junto todos los distritos cubanos desaparece la unidad desde el norte Cuba Central hasta Isla de la juventud. Sin embargo, prevalece la disyunción de las floras orientales y occidentales.

Hay 29 familias predominantes, las mejor adaptadas a las condiciones ambientales en las playas rocosas. La presencia de las 64 restantes puede considerarse ocasional. De las 23 cuya riqueza supera la media hay 22 que a nuestro modo de ver caracterizan la flora de las playas.

En las playas rocosas cubanas predominan en todas las categorías taxonómicas los elementos del grupo evolutivo chaqueño, seguido del norandino, lo cual prueba el alto grado de aridez de esas floras.

Entre las playas climáticas está la región biológicamente más árida de Cuba. La aridez biológica de la flora presente en las playas rocosas no siempre coincide con la aridez climática. Las costas menos áridas son las situadas al pie de grupos orográficos, con independencia de la altitud de cada grupo y de la aridez climática.

REFERENCIAS

- Acevedo, M. (1989). Regionalización geomorfológica. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección IV-4* (p. 3). La Habana: Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba.
- Acevedo-Rodríguez, P., & Strong, M. T. (2012). *Catalogue of seed plants of the West Indies*. Washington D. C.: Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Benzing, D. H. (1987). Vascular epiphytism: Taxonomic participation and adaptative diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 74(2):183-204.
- Bisse, J.; Gutiérrez J. & A. Álvarez. (1981). Algunas observaciones sobre la flora y vegetación de la Melba, Moa. *Rev. Jard. Bot. Nac.*, 2(2):85-114.
- Borhidi, A. (1987). The main vegetation units of Cuba. *Acta Bot., Acad. Sci. Hungaricae*, 33(3), 151-187.
- Borhidi, A. (1993). Dry coastal ecosystems of Cuba. En E. van der Maarel, (Eds), *Ecosystems of the World 2B. Dry Coastal Ecosystems: Africa, America, Asia and Oceania* (pp. 423-452). Amsterdam: Elsevier.
- Borhidi, A. (1996). *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Budapest: Akadémiai Kiado.
- Borhidi, A., & Muñiz, O. (1986). The phytogeographic survey of Cuba: 2. Floristic relationships and phytogeographic subdivision. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae*, 32(1-2):3-48.
- Brink, Uri S. ten, Coleman, D. F.; Dillon, W. P. (2002). The nature of the crust under Cayman Trough from gravity. *Marine and Petroleum Geology* 19:971-987
- Buffon, G. L. L. *Compte de* (1761). *Histoire naturelle, generale et particuliere*. Vol. 9. Paris: Imprimerie Royal.
- Capote, R., & Berazaín, R. (1984). Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Rev. Jard. Bot. Nac.*, 5(2):27-76.

- Capote, R.; Berazaín, R. & Leyva, A. (1989). Cuba. En D. G. Campbell & H. D. Hammond (Eds) *Floristic Inventory of Tropical Countries*. (pp. 315-335). New York Botanical Garden.
- Cracraft, J. (1985). Biological diversification and its causes. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72(34):794-822.
- Dahlgren, B. & S. F. Glassman (1963): A revision of the genus *Copernicia*: West Indian species. *Gentes Herbarium*, 9(2):41-232.
- Dilcher, D. L. (1973). A revision of the Eocene floras of southeastern North America. *Paleobotanist*, 207-218.
- Espinosa Organista, D. & Llorente Bousquet, J. (1993). Fundamentos de biogeografías filogenéticas. México D. F.: Facultad de Ciencias UNAM,.
- Ferrás, H.; López Almirall, A.; Martell, A. & Suarez, A. G. (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 Bot.*, 136:1-12.
- Figueredo Cardona, L. M. & Reyes Domínguez, O. J. (2015). Vida de los bosques y los matorrales de las terrazas costeras de la reserva de la biosfera Baconao, Cuba. *Cadalsia* 37(1):31-45.
- Gentry A. H. (1982). Neotropical floristic diversity: Phyto geographical connections between Central and South America. Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 69(30):557-593.
- Gentry, A. H. (1986). Sumario de patrones fitogeográficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de Amazonia. *Rev. Acad. Colombiana Cien. Exactas*, 16:101-116.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75(1):1-34.
- Gentry, A. H. (1990). Evolutionary patterns in neotropical Bignoniaceae. *Mem. New York Bot. Gard.*, 55:118-129.
- Gentry, A. H., & C. H. Dodson (1987). Diversity and biogeography of neotropical epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 74(2):205- 233.
- Goodland, R. & Ferri, M. G. (1979). *Ecología do cerrado*. Sao Paulo: Livraria Itaitaia.
- Graham, A. & Janzen, D. M. (1969). Studies in neotropical paleobotany. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 56(3):308-357.
- Graham A. (1976). Studies in Neotropical Paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 787-842.
- Haffer, J. (2003). Ciclos e indicadores de tiempos en la historia de la Amazonia. En Eds. J. Llorente-Bousquets & J. J. Morrone (Eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (119-128). Mexico D.F.: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Halffter, G.; Moreno, C. E. & Pineda E. O. (2001). Manual para la evaluación de la biodiversidad en reservas de la biosfera. *En M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3* (pp. 1-81). Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa

- Henderson, A.; Galeano, G. & Bernal R. (1995). Field guide to the palms of the Americas. New Jersey: Princenton University Press.
- Howard, R. A. (1973). The vegetation of the Antilles. En A. Graham (Ed.) *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America* (pp. 1-38). Amsterdam: Elsevier Scientific Publication.
- Iturralde-Vinent M, Hartstein E. (1998). Miocene Amber and Lignitic Deposits in Puerto Rico. *Caribbean J. Sci.* 34 (3-4): 308-312.
- Iturralde-Vinent, M. A., & McPhee, R. D. E. (1999): Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bull. American Mus. Nat. His*, 238:1-95.
- Izquierdo, A. (1989). Precipitación media anual: 1964-83. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección VI-3* (p. 1). Instituto de Geografía, La Habana: Academia de Ciencias de Cuba.
- Lapinel, B. (1989). Temperatura anual del aire. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección VI-3* (p. 1). Instituto de Geografía, La Habana: Academia de Ciencias de Cuba..
- León, Hno. (1946). Flora de Cuba: Vol. 1. La Habana: *Contrib. Ocasionales Mus. Hist. Nat. Col. La Salle*, 8, 1-441.
- López Almirall, A. (1998). Diversidad de la flora endémica en Cuba Oriental. Familias con endemismos distritales. *Moscossa*, 10, 136-163.
- López Almirall, A. (2005). Nueva perspectiva para la regionalización fitogeográfica de Cuba: Definición de los sectores. En J. Llorente Bousquets & J. J. Morrone (Eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y trópicos afines. Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática* (pp. 417-428). México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- López Almirall, A. (2013). Contribución al catálogo de flora cubana: endemismos de suelos derivados de ofiolitas. *Bot. Complutensis* 37, 139-156.
- López Almirall, A. (2014). Uso de los taxones de nivel superior en la evaluación de la diversidad biológica a escalas biogeográficas. *Biogeogr.* 7, 27-34.
- López Almirall, A. (2015). Particularidades de la flora neotropical relacionadas con su origen. *Biogeogr.* 8, 27-34.
- López Almirall, A., & Cejas Rodríguez, F. (2000). El endemismo en la flora vascular de Guanahacabibes (Cuba Occidental). *Fontqueria*, 55(1), 1-11.
- López Almirall, A.; Rodríguez, M. & Cárdenas, A. (1993). El endemismo vegetal en Maisí-Guantánamo (Cuba Oriental). *Fontqueria*, 36, 399-420.
- Magaz García, A. R. (1989). Hipsometría. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección IV-2* (pp. 2-3). Instituto de Geografía, La Habana: Academia de Ciencias de Cuba.
- Marrero, A.; Pérez J. M.; Suárez, E., & Vega, C. (1989). Suelos. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección XI-1* (p. 1). Instituto de Geografía, La Habana: Academia de Ciencias de Cuba.
- Martín-Piera, F. (2000). Estimaciones prácticas de biodiversidad utilizando táxones de alto rango en insectos. En F. Martín-Piera, J. J. Morrone & A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica:*

- PriBES 2000. *m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1* (pp. 36-54). Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Morrone, J. J. (2001). Biogeografía de América Latina y el Caribe. En M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3 (pp. 1-141). Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Núñez Jiménez, A. (1954). *Geografía de Cuba*. La Habana: Editorial Lex.
- Núñez Jiménez, A. (1972). *Geografía de Cuba: Vol. II*. La Habana: Instituto Cubano del Libro.
- Ortega Sastriques, F.; Ponce de León, D.; JaimezSalgado, E., & López Almirall, A. (2011). Clima wisconsiniano en Cuba deducido por las características de los suelos. *Rev. Cubana Meteorología*, 17(1):47-59.
- Palacios-Chávez, R. & Rzedowski, J. (1993). Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Bot. Mexicana*, 24:1-96.
- Raven, P. H., & D. L. Axelrod (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61:539- 673.
- Raven, P. H.; Evert, R. I., & Eichorn, S. E. (1992). *Biología de las plantas*. Barcelona: Reverté.
- Reyes, J.; R. Cruz, & M. González. (2000). Relaciones fitogeográficas de la flora fanerógama de las cuencas de los ríos Toa y Duaba, Cuba. En *Biodiversidad de Cuba Oriental. Vol. 5* (pp. 58-64). , La Habana: Editorial Academia.
- Rivero, O.; Boquet Roque, A.; Rodríguez, C.; Favier, L. & Abreu Tamayo, M. (2013). Cuba: geografía, economía y sociedad. En Eduardo Planos Gutiérrez, Roger Rivero Vega & Vladimir Guevara Velazco. *Impacto del cambio climático y medidas de adaptación en Cuba* (pp. 21-31). La Habana: Instituto de Meteorología, Agencia del Medio Ambiente, Ministerio de Ciencia Medio Ambiente y Tecnología.
- Rugiero, A., & Ezcurra, C. (2000). Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En J. J. Morrone & J. Llorente Bousquets (Eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* (pp. 141-15). Mexico D.F.: Las prensas de Ciencia, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Samek, V. (1973). Regiones fitogeográficas de Cuba. La Habana. *Academia de Ciencias de Cuba*, serie forestal, 15:1-63.
- Tolmachov, A. I. (1974). Introduction to geography of plants. Leningrad: University of Leningrad.
- Warren, B. R. & Crother, B. I. (2003). Métodos en biogeografía cladística. El ejemplo del Caribe. En J. Llorente-Bousquets & J. J. Morrone Eds. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (233-243). Mexico D.F.: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30(3):279-338.
- Whittaker, R. H. (1973a). Direct gradient analysis. Techniques. En R. Tuxen & R. H. Whittaker (Eds.). *Handbook of Vegetation Science. Part V: Ordination and classification of communities* (pp. 8-31). La Haya: Dr. Junk b.v. Publishers.

Whittaker, R. H. (1973b). Direct gradient analysis. Results. En R. Tuxen & R. H. Whittaker (Eds.): *Handbook of Vegetation Science. Part V: Ordination and classification of communities* (35-51). La Haya: Dr. Junk b.v. Publishers.