

EL ENDEMISMO EN LA FLORA DE LAS MONTAÑAS CUBANAS

ENDEMISM IN THE FLORA OF CUBAN MOUNTAINS

Antonio López Almirall¹, Sandra Duarte^{2*}

¹ Museo Nacional de Historia Natural de Cuba, Habana Vieja, Cuba. CP 10100, <https://orcid.org/0000-0002-3457-5991>

² Museo Nacional de Historia Natural de Cuba, Habana Vieja, Cuba. CP 10100, <https://orcid.org/0000-0002-1399-656X>

*Autor para la correspondencia (e-mail): sduarte9008@gmail.com

Recibido para su publicación: 27/01/2022 - Aceptado para su publicación: 25/03/2022

Resumen

La flora cubana se caracteriza por la gran cantidad de endemismos que tiene. Estos taxones no tienen una distribución uniforme por todo el Archipiélago, sino que los mayores centros de acumulación están en las montañas. De ahí la importancia de conocer esos patrones de distribución para entender la flora en su conjunto. En este trabajo se hace un análisis de la diversidad vegetal en los grupos orográficos. Conjuntamente se hace un análisis sobre las categorías de distribución, taxonómicas de esos taxones y su relación con centros evolutivos continentales. Para completar se revisa la intensidad de especiación total y por distrito fitogeográfico.

Palabras claves: Cuba; flora; endemismos; montañas; distribución.

Abstract

Cuban flora is characterized by the large number of endemic species. These taxa do not have a uniform distribution throughout the archipelago, but rather the major centers of accumulation are in the mountains. Hence the importance of knowing these distribution patterns to understand the flora as a whole. In this work an analysis of the plant diversity in the orographic groups is made. Together with this, an analysis of the distribution and taxonomic categories of these taxa and their relationship with continental evolutionary centers is made. For completeness, the intensity of total speciation and by phytogeographic district is reviewed.

Keywords. Cuba; flora; endemisms; mountains; distribution.

INTRODUCCIÓN

Acevedo y Strong (2012) reconocen en Cuba 5 798 especies de plantas con semillas autóctonas, 53% de las cuales serían endemismos (BORHIDI, 1996; ACEVEDO; STRONG, 2012). Esto significa que habría aproximadamente un endemismo cada 50 km², si la distribución de esos taxones fuera uniforme, lo que no ocurre, según Carabía (1945) y López Almirall (1998b). Como regla, en las montañas la acumulación de tales taxones es superior al que encontramos en las llanuras. López Almirall (1998b) comenta que allí donde pudieron ocurrir los primeros procesos de especiación en nuestro Archipiélago. Hay que aclarar que no todos los autores reconocen la complejidad del relieve como factor primario en la acumulación de la flora endémica cubana (BORHIDI, 1996; SAMEK, 1973) y nadie ha demostrado de manera segura si el mencionado comienzo tuvo o no lugar allí.

Borhidi (1996) enfatiza en la presión de selección que ejercen los suelos derivados de ofiolitas en llanuras y montañas. El mayor centro cubano de acumulación de endemismos vegetales está en la región geomorfológica Cuchillas de Moa y Toa, (ACEVEDO, 1989), con altura máxima de 1130 m. Esa región es el mayor nodo de diversidad vegetal y fundamenta la validez de la unidad fitogeográfica Cuba Oriental (LÓPEZ ALMIRALL, 1998b). La casi totalidad de los suelos en el mencionado territorio se formó a partir de ofiolitas (BISSE, 1980; BORHIDI, 1996).

En el mundo, como regla, las montañas favorecen la especiación y la conservación de ecosistemas por largo tiempo. Entre otras razones se habla de la variedad de ambientes en cortos espacios, que las convierte en islas ecológicas (CRACRAFT, 1985). López Almirall (1998b) asegura que las montañas cubanas, además de centros de especiación, fueron refugios durante los eventos cíclicos de extinción masiva. Entre esos eventos los más conocidos son las transgresiones marinas ocurridas hasta el Mioceno y los cambios climáticos que todavía tienen lugar (LÓPEZ ALMIRALL, 1998b). A diferencia de otras islas caribeñas, en Cuba las montañas y alturas ocupan solo el 13% del territorio (MAGAZ-GARCÍA, 1989) con una altitud máxima cercana a los 2 000 m.s.n.m.

Cracraft (1985) y otros, aseguran que las regiones con mayor riqueza taxonómica total son las más ricas en endemismos. En Cuba los distritos fitogeográficos montañosos coinciden mucho con las regiones y mesorregiones geomorfológicas de Acevedo (1989). Las unidades geomorfológicas montañosas cubanas, están separadas por hiatos que en algunos casos no superan decenas de metros, y nunca alcanzan un millar de kilómetros. Bisse (1979); Bisse (1980) habla de una disyunción orográfica, lo que no sería raro por la cercanía entre sistemas montañosos.

Con dos excepciones puntuales, la flora en el territorio de Cuba ha sido colectada concienzudamente por los botánicos desde fines del siglo XVIII (CAPOTE *et al.*, 1989). Según la experiencia de los autores, los colectores, salvo excepciones, centraron su interés en los endemismos y taxones no conocidos, que después pasaron a ser endemismos.

Se dice que en las colecciones biológicas se acumula la mayor parte de la información sobre la diversidad biológica planetaria (GARCÍA; MORFFE, 2013). De ahí la utilidad de los herbarios para determinar los patrones de distribución de los organismos vivos. A partir de tales patrones se pueden evidenciar las floras que cumplen la ya mencionada regla de Cracraft (1985) y su enunciado recíproco, el que diría: las biotas con más endemismos son las más ricas en especies. López Almirall (1998b) demuestra que en la riqueza de la flora endémica cubana cumple el principio recíproco a Cracraft (1985). Ello permite generalizar los resultados obtenidos por López Almirall (1998a); López Almirall (1998b) para la flora de los territorios estudiados por ellos.

Halfpter *et al.* (2001), ratificado por Halfpter y Moreno (2005), enumeran seis condiciones a cumplir por los taxones usados como estimadores de diversidad biológica total. Entre los organismos que mejor cumplen esas condiciones están las plantas con semilla que, además son los organismos que generan y mantienen la vida en los ecosistemas terrestres. Por ello, en Cuba de acuerdo con las premisas de Halfpter *et al.* (2001) y Cracraft (1985), los endemismos vegetales son estimadores aceptables de la diversidad biológica total, en tanto aparezcan otros más eficientes.

En las montañas cubanas algunos autores como Borhidi (1996) identifican dos grupos florísticos y de vegetación fundamentales: uno en suelos derivados de ofiolitas y otro en el resto de las montañas. De acuerdo con el modo de ver de los autores, en las montañas cubanas hay en la distribución de las plantas patrones que no se pueden asociar con las rocas originarias de los suelos. Un ejemplo son las estrechas relaciones de todas las floras montañosas con la existente en las Cuchillas de Moa y Toa.

De acuerdo con el esquema de López Almirall (2005) y lo dicho hasta aquí, en Cuba los nodos biogeográficos son distritos montañosos (distritos 8, 19, 27, 32, 35), salvo una excepción, la llanura de Pinar del Río (3). Tales territorios se distinguen, entre otras cosas, por su riqueza en endemismos, diversidad filogenética y afinidad taxonómica con otras áreas (MIGUEL TALONIA; ESCALANTE, 2013). Esas características son: riqueza en endemismos, diversidad biológica y afinidades biogeográficas con otras áreas. Lo dicho convierte a las montañas cubanas en territorios de alta

prioridad para el manejo y la conservación, ya que allí los daños a la diversidad biológica podrían traer consecuencias más graves que en otros lugares.

Teniendo en cuenta lo expresado hasta aquí, el objetivo del trabajo es demostrar la existencia de patrones de distribución de la flora orófila cubana en función de un conjunto de variables como los centros evolutivos neotropicales de los linajes, la humedad ambiental y la complejidad del relieve.

MATERIALES Y MÉTODOS

Como definición de montaña aquí se acepta el geográfico que utilizan Díaz *et al.* (1986). Estos autores consideran montañas a particularidades del relieve con altitudes de 500 m.s.n.m o más. Por ello, para esta publicación, sistemas montañosos son accidentes del relieve con cotas máximas por lo menos cercanas a la mínima mencionada.

Siguiendo ese criterio se encontraron en Acevedo (1989) nueve regiones que cumplen las condiciones requeridas, de acuerdo con el mapa 250 000 del ICGC. Las regiones seleccionadas son: Los Órganos, Rosario, Guamuhaya, Sierra del Turquino, Sierra de la Gran Piedra, Montañas de Nipe Cristal, Meseta del Guaso, Cuchillas de Moa y Toa y Cuchillas de Baracoa-Sierra de Puriales. Para analizar la endemidad, esas regiones se redujeron a la perspectiva biogeográfica regional de Samek (1973), que se han modificado buscando en lo posible la adaptación a Acevedo (1989).

Los distritos cubanos, señalados en Samek (1973) que corresponden a las regiones montañosas son: Sierra de los Órganos (7), Sierra del Rosario (8) y Cajálbana (9) en la mega región Cuba Occidental de Acevedo (1989), Guamuhaya (19) en Cuba Central de acuerdo con la clasificación geomorfológica (Fig. 1). Los demás distritos, en Cuba Oriental son: Cordillera del Turquino (27), Gran Piedra (29), Sierra de Nipe (32), Sierra Cristal (33), Meseta del Guaso (34), Cuchillas del Toa (35), Baracoa (36) y Sierra de Puriales (37). En los distritos Cajálbana (9), Sierra de Nipe (32), Sierra Cristal (33) y Cuchillas del Toa (35), predominan los suelos derivados de ofiolitas, y en la Meseta del Guaso (34), que tiene otras características geológicas, son comunes los afloramientos de esas rocas. Si se asume la macro regionalización biogeográfica de López Almirall (2005), como veremos más adelante, Guamuhaya y los distritos asociados (18, 20) se ubican en Cuba Central.

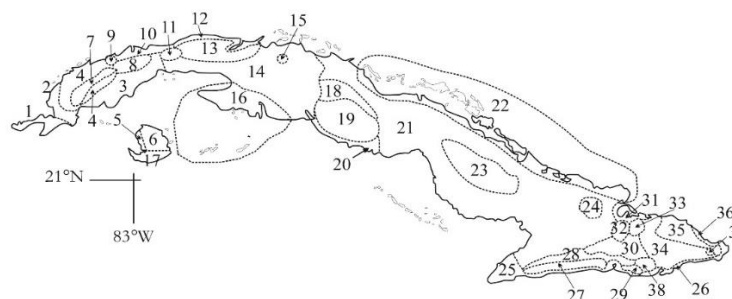


Figura 1. Distritos montañosos de Cuba.

Figure 1. Mountain districts of Cuba.

Leyenda: Sierra de los Órganos (7), Sierra del Rosario (8), Cajalbana (9), Guamuhaya (19), Cordillera del Turquino (27), Gran Piedra (29), Sierra de Nipe (32), Sierra Cristal (33), Meseta del Guaso (34), Cuchillas del Toa (35), Baracoa (36) y Sierra de Puriales (37). (Tomado de LÓPEZ ALMIRALL, 2005).

La información básica se tomó de la base de datos de los autores que contiene los registros de todos los ejemplares de endemismos cubanos depositados en los herbarios Nacional de Cuba (HAC), Museo Nacional de Historia Natural de Cuba (MNHNC), Smithsonian Institution (US), Jardín Botánico de Montreal (MTJB) y el Instituto Komarov (LE) de San Petersburgo. De manera complementaria, se revisó Acevedo y Strong (2012).

La validez de los nombres, los acrónimos de los autores, las familias a que pertenecen los endemismos y el carácter endémico de los taxones, se verificaron con ayuda de las bases de datos en línea: *Tropico*, *The list of plants*, y *The International Plant Names Index* en 2021. Cuando aparecieron discrepancias entre las bases de datos consultadas se acudió especialistas cubanos del grupo.

Cada registro se ubicó en el distrito fitogeográfico donde fue colectado el ejemplar. Esta es la máxima precisión territorial que se puede aspirar en el trabajo con colecciones que comenzaron a formarse y organizarse hace más de dos siglos. Los datos obtenidos en los registros ubicados por distrito se organizaron en cinco categorías de distribución (Tabla 1). Se calculó la riqueza en taxones por categoría de distribución, nivel jerárquico sistemático (familias (fam), géneros (gen) y taxones infragenéricos (taxa)) y centros evolutivos neotropicales identificados por Gentry (1982) que se han modificado para ajustarlos a Morrone (2001).

Tabla 1. Categorías de distribución y de origen. Abreviaturas, nombre de la categoría y descripción de cada categoría. Table 1. Categories of distribution and origin. Abbreviations, category name and description of each category.

CATEGORÍAS DE DISTRIBUCIÓN		
Abreviaturas	Nombre de la categoría	Descripciones
tot	Totales	Todos los endemismos cubanos presentes en un distrito o las montañas en su conjunto
mdt	Multidistritales totales	Todos los endemismos que viven en más de un distrito
dis	Distritales	Endemismos que solo viven en un distrito
exc	Exclusivos	Taxones que solo han sido colectados en las montañas
nex	No exclusivos	Endemismo que han sido colectados en montañas y llanuras
CATEGORÍAS DE ORIGEN		
Ch	El Chaco	-----
AN	Andes boreales	-----
AA	Andes australes	-----
Gu	Guyana	-----
In	Indefinidos	-----
Id	Indeterminados	-----
La	Laurasia	-----
RA	regiones áridas	-----

A esa información se añadieron dos características biogeográficas distritales calculadas a partir de la riqueza en taxones infragenéricos: Intensidad de la especiación (IE) e Índice de aridez (IA) (FERRÁS *et al.*, 1999). A esos índices se sumaron el obtenido del mapa 250 000 del Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía, y la cota máxima distrital (cota) como estimador de complejidad en el relieve.

Los datos de estas variables se cruzaron entre sí para dilucidar: la validez o no de la afirmación de Carabia (1945) sobre la relación entre la riqueza en endemismos y la complejidad del relieve. También para saber si en Cuba se

correlacionan positivamente las riquezas distritales de las categorías de distribución totales, multidistritales totales, distritales, exclusivos y no exclusivos. Se considera una correlación positiva cuando los valores del coeficiente de correlación (r) son mayores o igual a 0.5, sin embargo, para este estudio solo se utilizaron coeficiente de correlación con valores iguales o superiores a 0.7. Todos los análisis se realizaron en el programa Excel.

Un resultado positivo permitiría extrapolar el resultado para toda la flora y definir si se cumple o no la regla de Cracraft (1985). También permite aceptar como válidos para todas las categorías de distribución los resultados obtenidos usando los endemismos totales (tot).

Otros resultados importantes que se obtienen de la información primaria son: la intensidad de especiación (IE) y el índice de aridez (LA) por distrito, categoría de distribución y categoría de origen. Para completar la etapa inicial de los análisis se determinó, dos a dos, la semejanza máxima entre los distritos.

Para intensidad de especiación (IE) se parte de dos supuestos complementarios: 1) los taxones de distribución amplia se formaron fuera de su área de distribución (WARREN; CROTHER, 2003), los de distribución limitada lo hicieron en su área de distribución actual (GENTRY, 1990). Warren y Crother (2003) definen como distribución limitada la que se circunscribe al territorio mínimo bajo estudio, que en esta publicación son los distritos.

En este estudio se asume como la intensidad de especiación distrital la relación entre las riquezas de endemismos distritales (dis) y totales (tot). Para todas las montañas cubanas ese parámetro se calcula dividiendo los endemismos exclusivos (exc) más los distritales (dis) entre el total (tot) de endemismos. El resultado obtenido puede ser ocasionalmente multiplicado por 100 para expresarlo como porcentaje.

Para definir los distritos que funcionan como centros evolutivos y los que probablemente lo hacen como corredores, se calculó el logaritmo base 10 de la relación de endemismos distritales y exclusivos de las montañas. De esa manera, los distritos con signo positivo, se pueden considerar centros de especiación, y los valores negativos corresponden a los corredores biológicos.

Como estimador de la aridez biológica se usó el logaritmo base 10 de la relación entre endemismos pertenecientes a familias evolucionadas en la subregión del Chaco y las evolucionadas en las provincias del Chocó y Magdalena (FERRÁS *et al.*, 1999; MORRONE, 2001). Desde el punto de vista biogeográfico, la provincia de los Cerrados forma parte de la subregión del Chaco (MORRONE, 2001). En las Antillas Mayores, el mejor representante de la relación con regiones áridas de América del Sur es *Copernicia*. Este género es un indicador eficiente de regiones áridas de Cuba y la Española, donde vive la mayoría de especies conocidas (Henderson *et al.*, 1995). Las cuatro especies que viven en América del Sur están presentes en la provincia de los Llanos Venezolanos y llegan por el sur hasta el Chaco, aunque también hay en las Caatingas y Cerrados de Morrone (2001).

Las provincias de Chocó y Magdalena de Morrone (2001) aparecen en Gentry (1982) bajo el nombre de Andes Boreales. Uno de los taxones más representativos de esa provincia es la familia Orchidaceae (GENTRY, 1982). En Cuba, el mayor centro de acumulación y especiación de esa familia es la Cordillera del Turquino, como se distingue claramente en Llamacho y Larramendi (2005). Esa cordillera es el extremo oriental de la cordillera del Turquino, la Cresta del Caimán como lo define NÚÑEZ (1972).

La semejanza taxonómica entre dos territorios se define por Raven *et al.* (1992) como el número de especies que comparten. A partir de esto se unió cada distrito con el más semejante, de esa unión surgieron árboles de semejanza máxima. Este cálculo se realiza para los endemismos multidistritales y sus categorías asociadas, endemismos exclusivos

y no exclusivos. Los endemismos de la primera categoría son los que son conocidos de las montañas, y los de la segunda también han sido colectados en lugares de relieve mucho menos complejo. En los esquemas de semejanza, de acuerdo con su posición, los distritos son de dos tipos: a) los nodos, que se unen tres o más distritos, y b) los de destino y/o tránsito, que están unidos menos de tres.

La riqueza en endemismos infragenéricos cubanos se puede expresar como función exponencial de la riqueza en familias (MARTÍN-PIERA, 2000; LÓPEZ ALMIRALL, 2014). Para ello se define al sistema taxonómico natural como jerárquico inclusivo, en el que cualquiera de esas jerarquías se puede reducir a las demás, similar a otros sistemas de medida. Esto se demostró en algunos de insectos (MARTÍN PIERA, 2000; DUARTE; LÓPEZ ALMIRALL, 2019) y para la flora endémica cubana (LÓPEZ ALMIRALL, 2014). La demostración de que en este universo unas jerarquías se pueden expresar en función de otras se logró con ecuaciones exponenciales sencillas, exclusivas para cada conjunto (MARTÍN-PIERA, 2000; LÓPEZ ALMIRALL, 2014). Esto último obliga a demostrar el cumplimiento de esa ecuación siempre que se pretenda trabajar con un conjunto.

Se realizaron dos análisis de componentes principales (ACP) para determinar la importancia de cada variable con los distritos como variables. El primero con las familias como observaciones y en el segundo los centros evolutivos. Ambas matrices se ponderan con la riqueza de taxones infragenéricos totales por familia por distrito en la primera y con la riqueza con que está representado cada centro evolutivo neotropical (GENTRY, 1982) por distrito en la segunda. El análisis se completó con matrices de correlación con todas las variables usadas y los valores de los distritos en los vectores propios usados. Esto último para saber las variables que más influyen en las coordenadas de los distritos en esos vectores.

RESULTADOS

En las montañas cubanas se ha determinado la presencia de 1 973 antófitos incluidos en 469 géneros y 117 familias. El 40% de esos taxones solo se conocen en un distrito (dis) y ninguno vive en los 12 distritos analizados en este estudio. La riqueza de total en exclusivos apenas llega a 23% (Tabla 2). Solo en cuatro de los distritos montañosos los endemismos distritales superan los exclusivos y en siete ocurre lo contrario, con uno donde la diferencia entre distritales y exclusivos tiende a cero, aunque los exclusivos superan ligeramente (Fig. 2; Tabla 2).

Tabla 2. Regiones fitogeográficas de Samek (1973) modificadas.

Table 2. Phylogeographic regions, modified from Samek (1973).

No.	f _{tot}	f _{mdt}	f _{dis}	f _{exc}	f _{nex}	g _{tot}	g _{mdt}	g _{dis}	g _{exc}	g _{nex}	t _{tot}	t _{mdt}	t _{dis}	t _{exc}	t _{nex}	IE	Cota	IA	PP	long
7	69	59	26	21	55	153	123	44	35	100	227	171	56	42	129	0.25	591	-0.14	1600	83.62
8	74	74	17	30	64	181	172	24	54	138	284	259	25	63	196	0.09	692	-0.11	1800	83.35
9	59	55	17	14	52	135	117	31	20	103	192	160	32	25	135	0.20	462	0.03	1600	83.45
19	73	65	34	22	58	181	154	56	31	133	299	225	74	35	190	0.25	1156	-0.12	2300	80.13
27	76	69	43	36	59	176	139	77	68	94	353	247	106	94	153	0.31	1974	-0.45	2600	76.83
29	44	43	6	23	30	70	69	6	37	38	98	92	6	45	47	0.06	1228	-0.62	2400	75.62
32	78	76	33	53	59	226	212	55	125	141	508	430	78	208	222	0.15	995	-0.11	1500	75.80
33	81	79	28	58	56	211	197	44	132	108	426	370	56	219	151	0.13	1231	-0.19	3000	75.48
34	69	66	24	43	51	172	157	35	90	92	313	266	47	130	136	0.15	911	-0.37	2800	75.08
35	93	89	53	63	77	291	261	121	156	175	887	598	289	294	304	0.33	1130	-0.21	3000	74.93
36	38	36	12	16	29	59	55	15	21	40	104	84	20	27	57	0.19	600	-0.44	3000	74.48
37	36	35	3	18	25	51	49	3	23	30	64	61	3	26	35	0.05	571	-0.79	3000	74.45

Leyenda: Riqueza de familias totales (f_{tot}), multidistritales totales (f_{mdt}), distritales (f_{dis}), exclusivas (f_{exc}) y no exclusivas (f_{nex}),

géneros totales (g_{tot}), multidistritales totales (g_{mdt}), distritales (g_{dis}), exclusivos (g_{exc}), no exclusivos (g_{nex}), taxones infragenéricos totales

(*ttot*), *multidistritales (tmdt)*, *distritales (tdis)*, *exclusivos (texc)* y *no exclusivos (tnex)*. *Intensidad de especiación (IE)*, *cota máxima de cada distrito (Cota)*, *índice de aridez (LA)*, *media anual multianual de lluvias (pp)*, *longitud geográfica de cada distrito (long)*.

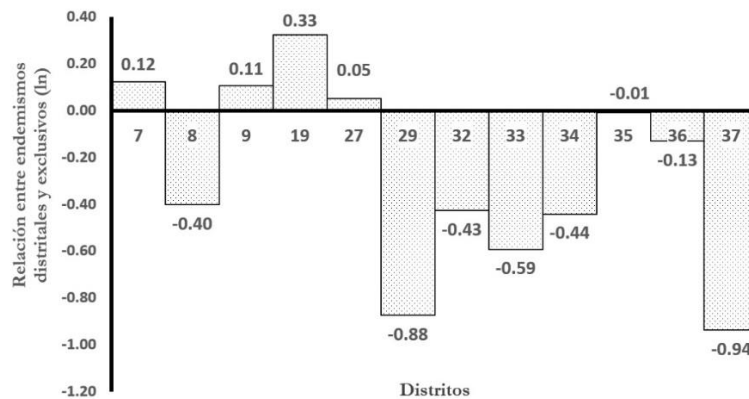


Figura 2. Relación entre endemismos distritales y endemismos exclusivos de las montañas cubanas.

Figure 2. Relationship between districtal and exclusive endemisms in Cuban mountains.

En la matriz de correlación entre la riqueza taxonómica y las categorías de distribución (Tabla 3) se evidencia que las riquezas en todas las categorías de distribución, a cualquier nivel taxonómico, están positivamente correlacionadas entre sí, con valores de *r* superiores a 0,5 (Tabla 3). Por tanto, los cálculos que se realizan con las riquezas totales tienen una correspondencia confiable en todas las categorías de distribución, con independencia del rango taxonómico. La riqueza total en géneros y taxones infragenéricos se puede expresar como riqueza de las familias con ayuda de una función exponencial (Fig. 3).

Tabla 3. Matriz de correlación entre las diferentes categorías de distribución.

Table 3. Correlation matrix between the different distribution categories.

Var	ftot	fmdt	fdis	fexc	fnex	gtot	gmdt	gdis	gexc	gnex	ttot	tmdt	tdis	texc	tnex
ftot	1.00	<u>0.99</u>	<u>0.88</u>	<u>0.77</u>	<u>0.97</u>	<u>0.98</u>	<u>0.95</u>	<u>0.83</u>	<u>0.76</u>	<u>0.92</u>	<u>0.86</u>	<u>0.89</u>	<u>0.71</u>	<u>0.74</u>	<u>0.92</u>
fmdt	<u>0.99</u>	1.00	<u>0.83</u>	<u>0.83</u>	<u>0.95</u>	<u>0.98</u>	<u>0.98</u>	<u>0.79</u>	<u>0.82</u>	<u>0.92</u>	<u>0.88</u>	<u>0.92</u>	<u>0.69</u>	<u>0.80</u>	<u>0.92</u>
fdis	<u>0.88</u>	<u>0.83</u>	1.00	<u>0.69</u>	<u>0.85</u>	<u>0.88</u>	<u>0.82</u>	<u>0.98</u>	<u>0.69</u>	<u>0.79</u>	<u>0.87</u>	<u>0.83</u>	<u>0.87</u>	<u>0.70</u>	<u>0.85</u>
fexc	<u>0.77</u>	<u>0.83</u>	<u>0.69</u>	1.00	<u>0.64</u>	<u>0.83</u>	<u>0.86</u>	<u>0.67</u>	<u>1.00</u>	<u>0.62</u>	<u>0.87</u>	<u>0.92</u>	<u>0.67</u>	<u>0.98</u>	<u>0.70</u>
fnex	<u>0.97</u>	<u>0.95</u>	<u>0.85</u>	<u>0.64</u>	1.00	<u>0.95</u>	<u>0.92</u>	<u>0.83</u>	<u>0.64</u>	<u>0.96</u>	<u>0.83</u>	<u>0.84</u>	<u>0.73</u>	<u>0.63</u>	<u>0.95</u>
gtot	<u>0.98</u>	<u>0.98</u>	<u>0.88</u>	<u>0.83</u>	<u>0.95</u>	1.00	<u>0.99</u>	<u>0.86</u>	<u>0.83</u>	<u>0.94</u>	<u>0.93</u>	<u>0.95</u>	<u>0.78</u>	<u>0.82</u>	<u>0.96</u>
gmdt	<u>0.95</u>	<u>0.98</u>	<u>0.82</u>	<u>0.86</u>	<u>0.92</u>	<u>0.99</u>	1.00	<u>0.80</u>	<u>0.87</u>	<u>0.93</u>	<u>0.93</u>	<u>0.97</u>	<u>0.74</u>	<u>0.86</u>	<u>0.95</u>
gdis	<u>0.83</u>	<u>0.79</u>	<u>0.98</u>	<u>0.67</u>	<u>0.83</u>	<u>0.86</u>	<u>0.80</u>	1.00	<u>0.69</u>	<u>0.78</u>	<u>0.91</u>	<u>0.84</u>	<u>0.95</u>	<u>0.72</u>	<u>0.85</u>
gexc	<u>0.76</u>	<u>0.82</u>	<u>0.69</u>	<u>1.00</u>	<u>0.64</u>	<u>0.83</u>	<u>0.87</u>	<u>0.69</u>	1.00	<u>0.64</u>	<u>0.89</u>	<u>0.93</u>	<u>0.70</u>	<u>0.99</u>	<u>0.71</u>
gnex	<u>0.92</u>	<u>0.92</u>	<u>0.79</u>	<u>0.62</u>	<u>0.96</u>	<u>0.94</u>	<u>0.93</u>	<u>0.78</u>	<u>0.64</u>	1.00	<u>0.83</u>	<u>0.85</u>	<u>0.70</u>	<u>0.64</u>	<u>0.98</u>
ttot	<u>0.86</u>	<u>0.88</u>	<u>0.87</u>	<u>0.87</u>	<u>0.83</u>	<u>0.93</u>	<u>0.93</u>	<u>0.91</u>	<u>0.89</u>	<u>0.83</u>	1.00	<u>0.98</u>	<u>0.92</u>	<u>0.91</u>	<u>0.91</u>
tmdt	<u>0.89</u>	<u>0.92</u>	<u>0.83</u>	<u>0.92</u>	<u>0.84</u>	<u>0.95</u>	<u>0.97</u>	<u>0.84</u>	<u>0.93</u>	<u>0.85</u>	<u>0.98</u>	1.00	<u>0.83</u>	<u>0.94</u>	<u>0.91</u>

tdis	0.71	0.69	0.87	0.67	0.73	0.78	0.74	0.95	0.70	0.70	0.92	0.83	1.00	0.75	0.80
texc	0.74	0.80	0.70	0.98	0.63	0.82	0.86	0.72	0.99	0.64	0.91	0.94	0.75	1.00	0.72
tnex	0.92	0.92	0.85	0.70	0.95	0.96	0.95	0.85	0.71	0.98	0.91	0.91	0.80	0.72	1.00

Leyenda: Los valores en negrita significan una correlación positiva y los subrayados son los valores del coeficiente de correlación superiores a 0,7. Dónde: var: variables, ftot: familias totales, fmdt: multidistritales totales, fdis: distritales, fexc: exclusivas y fnex: no exclusivas; gtot: géneros totales, gmdt: multidistritales totales, gdis: distritales, gexc: exclusivos, gnex: no exclusivos.; ttot: taxones infragenéricos totales, tmdt: multidistritales, tdis: distritales, texc: exclusivos y tnex: no exclusivos.

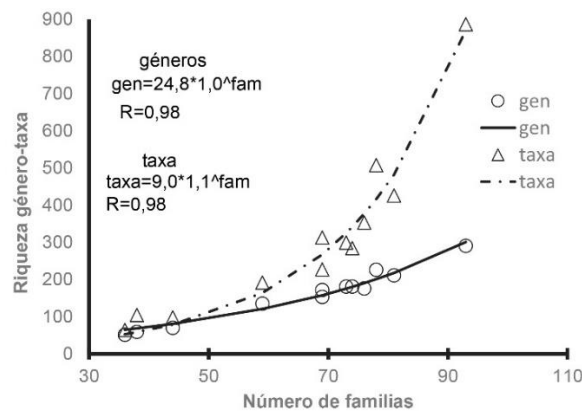


Figura 3. Relación el número de familias con riqueza de géneros y número de familias con riqueza de taxa

Figure 3. Relationship between number of families with genus richness and number of families with taxa richness.

En los análisis de máxima semejanza entre los componentes de distribución mdt, exc y nex, los distritos montañosos cubanos están agrupados en dos árboles: uno occidental y otro oriental (Fig. 4). En los esquemas de máxima semejanza, la flora de las montañas aparece separada: occidente y oriente de Cuba. La máxima semejanza de Guamuhaya (19) es con Sierra del Rosario (8), distrito con el cual comparte 14 taxones infragenéricos exclusivos (Fig. 4a y c). Sin embargo, en un segundo nivel de semejanza con una magnitud de 13 taxones se une a Cuchillas del Toa (35), el nodo más abarcador del país (Fig. 4b).

A Guamuhaya (19) se unen también los distritos Santa Clara (18) y Cienfuegos-Trinidad (20) (Fig. 4a y c). El nodo como tal, ocupa las regiones geomorfológicas Alturas de Sancti Espíritus y Alturas de Trinidad, y se unen dos distritos no montañosos: Santa Clara (18) y Cienfuegos-Trinidad (20) (Figs. 1, 4a y c), que son parte de las regiones Cubanacán y Santa Clara-Sancti Spiritus de Acevedo (1989). La unión de los nodos Sierra del Rosario (8) y Guamuhaya (19) convierte a este distrito, más los que se les unen, como parte de Cuba Occidental desde el punto de vista biogeográfico.

En el árbol de semejanza entre los multidistritales (Fig. 4a) se encuentran distritos que no son montañas (10, 30, 31 y 38), pero que se unen a las montañas por el número de taxones que comparten. En los otros árboles de endemismos: exclusivos y no exclusivos (Fig. 4b y c), no hay llanuras asociadas a ninguno de los nodos, salvo una excepción. La excepción está en el árbol con los endemismos no exclusivos, donde la máxima semejanza del nodo Sierra del Rosario (8) es con la llanura de Pinar del Río (3) (Fig. 1 y 4c; Tabla 2).

Los cuatro distritos montañosos del árbol occidental tienen una altitud máxima promedio de 813 m.s.n.m, con dos nodos unidos entre sí: Sierra del Rosario (8) y Guamuhaya (19) (Fig. 1 y 4a; Tabla 2). Los distritos orientales, con altitud máxima promedio de 1 080 m.s.n.m, están enlazados directamente al nodo Cuchillas del Toa (35), salvo

Gran Piedra (29), unida a través del sub nodo Cordillera del Turquino (27) (Fig. 1 y 4; Tabla 2). Ninguna categoría de distribución se correlaciona con la complejidad del relieve. La altitud máxima media está positiva correlacionada con la media multianual de las precipitaciones. La aridez biológica se correlaciona positivamente con la riqueza total en endemismos no exclusivos, o sea, con la riqueza en taxones que viven en montañas y fuera de ellas.

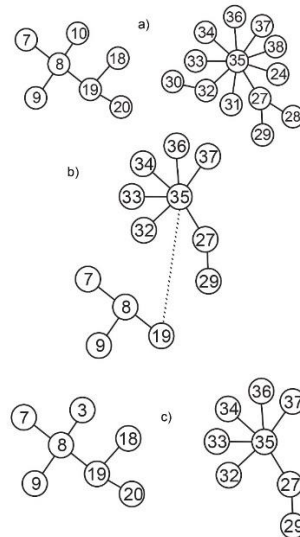


Figura 4. Árbol de semejanza con distancias mínimas entre los componentes de distribución: a) multidistritales totales (mdt), b) endemismos exclusivos (exc) y c) endemismos no exclusivos (nex).

Figure 4. Similarity tree with minimum distances between distribution components: a) total multidistricts (mdt), b) exclusive endemics (exc) and c) non-exclusive endemics (nex).

Las 117 familias representadas en la flora endémica orófila tienen como promedio 17 taxones, de ellas 30 superan esa cifra y acumulan algo más del 80% de la riqueza total en taxones infragenéricos. De las 30, solo siete tienen endemismos en todos los distritos montañosos: *Apocynaceae*, *Asteraceae*, *Melastomataceae*, *Orchidaceae*, *Phyllanthaceae* y *Piperaceae*, *Rubiaceae*.

En el ACP de las familias por distrito, los vectores V^1 y V^2 acumulan 87% de la varianza, lo que hace confiable el análisis ($V^1=79\%$; $V^2=8\%$). La posición de los distritos en el V^1 depende de la riqueza total en familias con una $r=0,97$ (Fig. 5a). La posición de los distritos con relación a V^2 está significativamente correlacionado con el índice de aridez ($L4$) ($r>0,87$) (Fig. 5b). Como todos los distritos tienen valores negativos en V^1 , estos se agrupan en el segundo y tercer cuadrantes. Esas posiciones permiten suponer que las familias ubicadas en los cuadrantes equivalentes son las mejor adaptadas a las condiciones de las montañas cubanas.

a)	b)
----	----

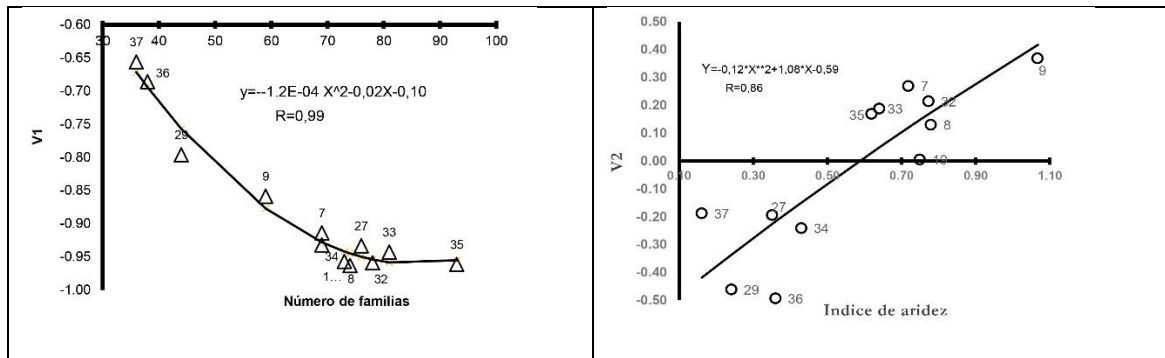


Figura 5. Correlación entre a) número de familias con el vector ¹ (V¹) y b) índice de aridez con el vector ² (V²).

Figure 5. Correlation between a) number of families with vector ¹ (V¹) and b) aridity index with vector ² (V²).

En esos cuadrantes están: *Rubiaceae*, *Asteraceae*, *Myrtaceae*, *Melastomataceae*, *Orchidaceae*, *Euphorbiaceae*, *Gesneriaceae*, *Urticaceae*, *Piperaceae*, *Leguminosae*, *Phyllanthaceae*, *Apocynaceae*, *Lamiaceae*, *Ericaceae*, *Bignoniaceae*, *Solanaceae*, *Arecaceae*, *Salicaceae*, *Poaceae*, *Rutaceae*, *Clusiaceae*, *Boraginaceae*, *Polygalaceae*, *Celastraceae*, *Begoniaceae*, *Polygonaceae*, *Acanthaceae* y *Malvaceae*. De estas 28 familias hay 25 cuya riqueza supera la media en taxones por familia de las montañas, entre esas familias están las siete representadas en todos los distritos (Fig. 6b).

Al detallar el gráfico de la correlación entre los distritos y los vectores propios, se distinguen claramente tres grupos (Fig. 6):

1. El menos húmedo, en el segundo cuadrante, que incluye los tres distritos más occidentales (7, 8, 9), ninguno de los cuales llega a los 700 m.s.n.m (Tabla 2). También están los distritos de la mesorregión Montañas del Noroeste (Acevedo, 1989) donde predominan suelos derivados de ofiolitas (BORHIDI, 1996). La flora y vegetación en suelos derivados de ese conjunto de rocas están cubiertos de formaciones vegetales más áridas que las presentes en suelos derivados de otras rocas con el mismo régimen de humedad (BORHIDI, 1996). Eso explica también por qué Cajálbana (9) con parámetros de humedad similares a otros sistemas occidentales, tiene índice de aridez correspondiente a regiones áridas. A diferencia de Borhidi (1996), Berazaín (1987) atribuye la visible aridez de Cajálbana (9) a la sombra pluvial que provocaría el Pan de Guajabón, máxima altitud de la Sierra del Rosario (8) y los tres distritos montañosos más occidentales (7, 8, 9).
2. Le sigue un grupo intermedio formado por las montañas más altas de Cuba Occidental y las más altas de Cuba (distritos 19, 27) (Tabla 2). A estas se une el distrito Meseta del Guaso (34), en las Montañas Nororientales, que se distingue por la presencia ocasional de suelos derivados de ofiolitas.
3. El último grupo lo forman las montañas nororientales donde los suelos derivados de ofiolitas son excepcionales o faltan (36, 37). A ellos se une Gran Piedra (29), la segunda cordillera más alta del país.

a)

b)

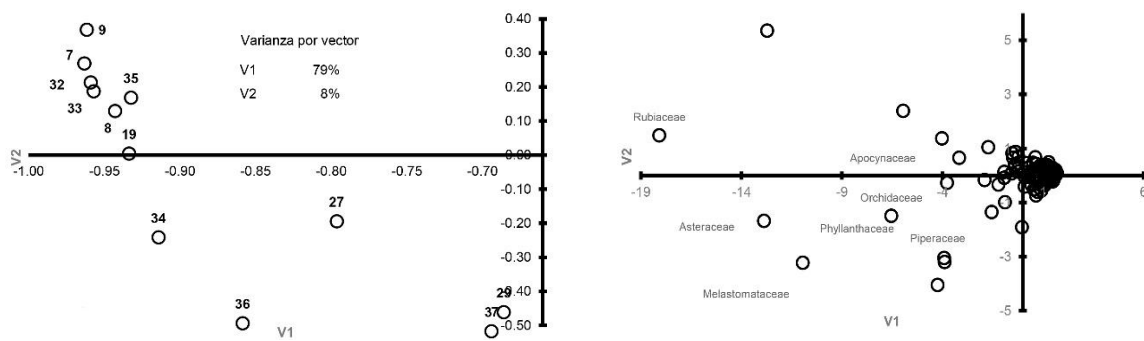


Figura 6. Análisis de componentes principales a) por distritos y b) por familias.

Figure 6. Principal components analysis a) by districts and b) by families.

Entre los endemismos totales, el centro evolutivo norandino ocupa el tercer lugar por su riqueza en familias, superado por los centros chaqueño y laurasiático. Sin embargo, ocupa el primer lugar por su riqueza en géneros y taxones infragenéricos. Ese patrón se repite en las demás categorías de distribución, salvo las no exclusivas (nex), donde los géneros chaqueños superan a los norandinos. La diferencia en la riqueza relativa en endemismos infragenéricos norandinos está dada por las diferencias en la intensidad de especiación. Ese parámetro alcanza en los taxones norandinos 44%, y en los chaqueños y laurásicos 34% y 36% respectivamente.

En el ACP con los centros evolutivos neotropicales, los dos primeros vectores (V^1 y V^2) acumulan casi el 99% de la varianza, lo cual evidencia la confiabilidad en los resultados. Al igual que en el análisis anterior todos los distritos están en los cuadrantes 2 y 3. En los cuadrantes equivalentes en el gráfico solo hay tres grupos evolutivos: el Chaco en el segundo, y los Andes boreales con Laurasia en el tercero (Fig. 7).

En el cuadrante equivalente al que ocupa el grupo chaqueño se agrupan los distritos occidentales (7, 8, 9 y 19) y los que tienen mayoritariamente suelos derivados de ofiolitas (9, 32, 33 y 35). En el cuadrante equivalente al ocupado por los grupos norandino y laurasiático se ubican los demás distritos, ubicados en las montañas del nordeste (34, 36, 37) y la Sierra Maestra (27, 29) (Fig. 7). El primer vector de este análisis no aparece relacionado con ninguna de las variables añadidas, mientras el coeficiente de correlación parabólica entre la aridez biológica y V^2 es de 0,99. En esa correlación se distingue claramente el patrón de agrupamiento de los distritos que mencionamos.

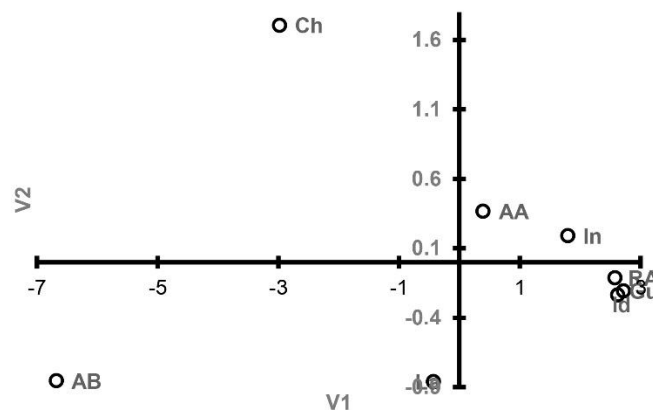


Figura 7. Análisis de componentes principales con los centros evolutivos neotropicales.

Figure 7. Principal component analysis with the neotropical evolutionary centers.

DISCUSIÓN

Los componentes endémicos cuya presencia se ha identificado en las montañas constituyen algo más del 60% de todos los endemismos vegetales cubanos, de acuerdo a Acevedo y Strong (2012). La riqueza en todas las categorías de distribución, con independencia de la categoría taxonómica (fam, gen, taxa) están positivamente correlacionadas entre sí (Tabla 3). Ese patrón probabilístico permite confiar en la posibilidad de extrapolar ese resultado a toda la flora y afirmar con alto grado de seguridad que la riqueza florística de las montañas cubanas cumple la regla de Cracraft (1985). También se puede afirmar que los resultados obtenidos en los cálculos usando la riqueza en endemismos totales son válidos para todas las categorías de distribución, cualquiera que sea el nivel taxonómico.

El ajuste a ecuaciones exponenciales de la equivalencia entre las riquezas de los tres principales niveles taxonómicos más usados (fam, gen, taxa) cumple con las propuestas de la fórmula aplicada por Martín Piera (2000) (Fig. 6). López Almirall (2014) identifica esa fórmula como la ecuación general que permite reducir el valor de la riqueza en taxones de uno a otro nivel taxonómico. De esa manera se demuestra que el sistema taxonómico usado es un conjunto jerárquico inclusivo cuyos subconjuntos pueden ser expresados unos en función de otros. Eso permite aplicar métodos clásicos para evaluar la diversidad biológica beta, obviando la ley de Buffon. Esto es imposible con el uso exclusivo de las unidades sub genéricas (Gentry, 1988).

Reyes *et al.* (2000) encontraron en la composición florística del distrito Cuchillas del Toa (35) que los endemismos tienen como regla, distribuciones limitadas mientras los taxones que no lo son, las tienen amplias. Desde nuestro punto de vista, esta podría ser una característica, por lo menos, para la flora endémica de las montañas cubanas, que explicaría la falta de endemismos colectados en todos los sistemas montañosos. A nuestro modo de ver este sería el primero y uno de los más interesantes patrones de distribución de la flora cubana.

El patrón general de semejanzas taxonómicas entre distritos (Fig. 4), cambia la interpretación biogeográfica de las macro regiones Cuba Occidental y Central conceptualizadas por Samek (1973). Este autor reconoce lo que él llama sector Cuba Occidental, al territorio que tiene su límite oriental al Sur en el río San Juan-Candelaria y coincide con la macro región Pinar del Río de Acevedo (1989) (Fig. 1). Samek (1973) nombra el resto de la región geomorfológica Cuba Occidental como sector Cuba Centro Occidental y a la región geomorfológica Cuba Central la llama sector Cuba Centro Oriental.

Borhidi (1996) asume bajo el nombre de subprovincia Cuba Occidental al sector Cuba Occidental de Samek (1973) y al resto de la mega región de Acevedo (1989) la incorpora a Subprovincia Cuba Central.

A nuestro modo de ver, si algunos autores defienden que los conceptos biogeográficos y los de geografía física no coinciden, se debe a la semejanza entre los distritos: Guane (2), Pinar del Río (3), Pizarras (4), Los indios-Siguanea (5) y Nueva Gerona (6) (Fig. 1). Los distritos de ese árbol se caracterizan por suelos con altos contenidos de arena silícea, con flora y vegetación diferente al resto de Cuba (SAMEK, 1973). El límite de esos distritos está en el río que nace en la Sierra del Rosario (8), conocido como San Juan. Al sur, ese río marca el límite de la llanura San Juan-Candelaria de Acevedo (1989) y se conoce como río Candelaria.

También es discutible la posición relativa del nodo Guamuhaya (19) y sus distritos asociados (18, 20) (Fig. 4a y c). Tanto Samek (1973), como Borhidi (1996), ubican ese nodo como parte de Cuba Central. El nodo montañoso de Cuba occidental, Sierra del Rosario (8), está unido al nodo montañoso de Cuba Central, Guamuhaya (19) (Fig. 4a y c). Acevedo (1989) ubica todas esas regiones morfológicas en Cuba Central. Sin embargo, la unión de los nodos Sierra del Rosario (8) y Guamuhaya (19) convierte a este distrito, más los que se les unen, como parte de Cuba Occidental desde el punto de vista biogeográfico.

El árbol construido con los endemismos exclusivos (Fig. 4b) mantiene el patrón general de un árbol occidental y otro oriental con los mismos nodos que el patrón general. Como se comentó en los resultados, los endemismos exclusivos indican el grado de relación florística entre regiones montañosas. Este resultado, muestra un fuerte intercambio entre floras montañosas orientales y occidentales, lo que pone en evidencia la unidad florística de las regiones montañosas cubanas, como sugiere Bisse (1980).

Según Gentry (1990) y Warren y Crother (2003), los endemismos distritales se originaron en el distrito donde han sido colectados, y los exclusivos se pudieron formar en cualquiera de los sistemas montañosos cubanos, independientemente de los lugares donde fueron colectados. Eso significa que, en las montañas cubanas vistas globalmente, predominan los procesos de especiación sobre los migratorios. A favor de esta afirmación está la riqueza en endemismos infragenéricos en las familias del grupo evolutivo norandino, que supera a las pertenecientes a los grupos chaqueño y laurásico. La causa más visible de esa supremacía se debe a que la intensidad de especiación en tales familias supera ampliamente a las demás (Tabla 1).

Cuando se baja a los distritos se observa que solo en cuatro de esos territorios predomina la especiación sobre la migración (Fig. 2). La causa de esta aparente paradoja está en el hecho de que, por definición la presencia de los endemismos distritales es en un solo distrito, mientras los exclusivos se repiten en más de uno. Lo cual es un caso particular del patrón definido por Reyes *et al.* (2000).

De los cuatro distritos con más endemismos distritales que exclusivos, tres son occidentales (7, 9, 19) y uno oriental (27) (Fig. 2, Tabla 2). Ese comportamiento en los occidentales se explica por el grado de aislamiento ecológico o espacial presente entre las montañas occidentales. Los Órganos (7) son cársos cónicos y Cajálbana (9) es una meseta cuyos suelos en su mayoría derivan de ofiolitas y Guamuhaya (19), ubicada entre llanuras, a varios cientos de kilómetros de las montañas más cercanas. El cuarto distrito, la Cordillera del Turquino (27), en Cuba Oriental, tiene las montañas más altas del Archipiélago.

El único distrito occidental con más exclusivos (exc) que distritales (dis), Sierra del Rosario (8), es el nodo montañoso occidental de la endemidad (Fig. 2). Este distrito es el más alto de los tres más occidentales (7, 8, 9) y está formado por gran variedad de suelos, formaciones geológicas y tipos de relieve, con cota máxima superior a 600 m. El carácter nodal de ese distrito, y la relación tan baja entre endemismos distritales y exclusivos, tiene rasgos típicos de refugio.

Los distritos de Cuba Oriental a excepción del 27 (Fig. 1; Tabla 2), parecen secciones de rutas migratorias. Una excepción es Cuchillas del Toa (35), el distrito más rico en endemismos vegetales y el mayor nodo cubano de diversidad vegetal, que en gran medida define Cuba Oriental. La diferencia relativa entre la riqueza en taxones distritales y exclusivos tiende a cero, lo que significa que allí la intensidad de especiación es casi igual a la cantidad de endemismos exclusivos. Al revisar los valores absolutos de riqueza en endemismos (dis) y (exc), el enorme nodo parece haber

funcionado como centro de especiación, refugio y dispersión de la flora, cuyos efectos se notan hasta regiones tan lejanas como Guamuhaya (19) y Cajalbana (9) en el occidente cubano (Berazaín, 1987) (Fig. 1, 4; Tabla 2).

Cuchillas del Toa (35), en el norte de Cuba Oriental, es el distrito más rico en endemismos de todas las categorías de distribución (López Almirall, 1998a y b; Halfter *et al.*, 2001), incluidos los distritales. Eso lo convierte en el mayor centro de especiación de Cuba. Este distrito, en los árboles cubanos de semejanzas, se une directa o indirectamente a los distritos de la mega región Cuba Oriental, que no están en la costa Sur, y uno de Cuba Central, Holguín (24) (Fig. 1, 4a; Tabla 2).

Lo dicho hasta aquí, lleva a la conclusión de que Cuchillas del Toa (35) es el mayor emisor de taxones a las montañas cubanas (Fig. 4a). Esto evidencia que la migración de los endemismos vegetales de montaña, sigue un patrón radial a partir de un área central, Cuchillas del Toa (35) y no lineal como otros componentes de la flora insular en otras regiones (BORHIDI, 1996). Ese modelo de dispersión a partir del distrito 35 no niega que en otros nodos o distritos dentro del área de distribución se formaran especies que se distribuyeron por las montañas. Tal es el caso de algunos géneros de Orchidaceae, cuyo centro principal de especiación pudo estar en el Turquino (27) (López Almirall, 1998b; Llamacho y Larramendi, 2005). Esto se refiere al extremo oriental de la cordillera del Turquino, la Cresta del Caimán (Núñez, 1972), la cual ha sido considerada largo tiempo la principal ruta de migración a las Antillas desde América continental. López Almirall (2015) la considera como la vía usada por taxones del centro evolutivo norandino (Gentry, 1982) en épocas no muy lejanas.

El patrón construido con los endemismos exclusivos de montañas, las Cuchillas del Toa (35) constituyen el centro de distribución de la flora orófila oriental, mientras Guamuhaya (19) representa el extremo oriental de las montañas occidentales por su asociación con Sierra del Rosario (8) (Fig. 4b, Tabla 2). Así queda también estructurado el patrón migratorio que relaciona toda la flora exclusiva de las montañas cubanas. No obstante, cabe recordar que en biología son comunes las reglas y escasos los postulados, y en casos como este patrón, asumido como migratorio, seguramente habrá muchas excepciones a nivel de taxones infragenéricos. Tales excepciones solo validan la regla de lo que dicho es una generalización.

La riqueza en endemismos por familia de las categorías de distribución analizadas están todas correlacionadas entre sí a nivel de $r=0,999$. Eso permite asumir que la riqueza de todas las categorías de distribución depende del número de taxones infragenéricos que aportaron los endemismos no exclusivos (nex). Eso se distingue claramente en el esquema cubano de semejanza, donde los dos árboles con montañas se formaron a partir de la riqueza en esa categoría (Fig. 4c). Por definición los endemismos no exclusivos están en montañas y fuera de ellas (Tabla 3).

Como se observa, hay 30 familias con 17 o más endemismos, que es la riqueza media por familia. Esas familias acumulan el 81% de los endemismos, pero de ellas solo siete están representadas en todos los distritos montañosos por lo que caracterizan esa flora, si nos atenemos a Tolmachov (1974). Ese autor asegura que las estepas rusas son caracterizadas por las nueve o diez familias más ricas. Desde otro punto de vista, y a partir de razonamientos diferentes, Gentry (1988) llega a conclusiones similares en sus estudios de diversidad vegetal en las pluvisilvas del mundo. Por tanto, la acumulación de la riqueza en unas pocas familias vegetales es una regla general válida en cualquier paisaje. Gentry (1988) asegura que las familias, al igual que las especies, tienen su propia capacidad de adaptación ambiental.

El análisis de componentes principales muestra que todos los distritos están en los cuadrantes dos y tres de su gráfico. La posición de los distritos con relación a los vectores propios depende, en el primer caso de un conjunto

de variables entre los cuales se pueden mencionar (v^1 y v^2) el índice de aridez (LA) con el cual se correlacionan positivamente. Sin embargo, V^1 también depende de la riqueza en géneros, mientras que V^2 no depende de otras variables. Una característica de los IA en las montañas cubanas es que salvo el distrito Cajálbana (9) no superan el valor cero.

Al detallar el gráfico de la correlación entre los distritos y los vectores propios (Fig. 5), se distinguen que en los distritos ubicados en el tercer cuadrante la individualización por grupos de las relaciones entre familias, es difícil, ya que todos están en el tercer cuadrante. En esa dirección solo se puede asegurar que los distritos más húmedos de esos dos subgrupos son caracterizados por las familias representadas en todos los distritos *Asteraceae*, *Melastomataceae*, *Orchidaceae*, *Phyllanthaceae* y *Piperaceae* (Fig. 5; Tabla 2).

Los resultados del análisis de componentes principales con los centros evolutivos muestran un patrón similar al de los distritos y las familias, donde los centros evolutivos correspondientes son el Chaco, Andes boreales y Laurasia (Fig. 7). De ahí que son esos tres centros evolutivos los que caracterizan la flora endémica de las montañas cubanas.

Haffer (2003) asegura que las glaciaciones en los trópicos se manifestaron con climas más áridos. Como Gaarlandia se elevó durante la glaciación global del Oligoceno, es de suponer que por esa vía entraron a Cuba, en lo fundamental, componentes florísticos de regiones áridas. Los linajes de pluvisilva solo pudieron llegar siguiendo el extremo oriental de la cordillera del Turquino, la Cresta del Caimán, después de elevada América Central en el Plioceno en condiciones climáticas que pudieron ser semejantes a las actuales (López Almirall, 2015). Los linajes laurasianos, parece que como regla llegaron junto a los de pluvisilvas, siguiendo la Cresta de Caimán.

El relieve en Cuba Occidental y Central es menos complejo que en Cuba Oriental, donde las alturas y montañas ocupan un porcentaje mayor de territorio que en las otras dos mega regiones geomorfológicas. En Cuba Oriental están once de los doce picos cubanos que superan los 1000 m.s.n.m. Fuera de esa mega región solo Pico San Juan en Guamuha (19), supera la cota mencionada. En las montañas de la mega región Cuba Occidental, únicamente el Pan de Guajabón se acerca a los 700 m.s.n.m.

Conocer el comportamiento del clima a cualquier escala ecológica o biogeográfica (micro, meso y macroclima) es fundamental para entender los patrones de distribución de los seres vivos. Por otra parte, los seres vivos, y en particular las plantas, asumen el clima físico atmosférico en función de todo un conjunto de factores abióticos del entorno. Por tal razón son comunes las gradaciones, e incluso anomalías bioclimáticas. Esa situación se hace más visibles en caso como el de Cuba, donde las variaciones climáticas extremas son mínimas. Como consecuencia, ese parámetro muchas veces no se determina a partir de grandes diferencias en los taxones que hay en uno y otro lugar, como ocurre en los continentes, sino en la proporción entre taxones que se repiten en muchos lugares.

En la flora endémica cubana, la aridez o no del paisaje se puede expresar como función de la complejidad del relieve, eso no ocurre cuando se analizan las montañas separadamente. Salvo Cajálbana (9), los distritos de montaña tienen aridez (LA) negativa (Tabla 2), por lo que en todos predominan formaciones vegetales húmedas. El bioma más húmedo identificado por Raven y Johnson (2002) son las pluvisilvas. La presencia de este bioma solo se le reconoce en el oriente cubano, y por excepción, en el distrito Guamuha (19) en el occidente (SAMEK, 1973; BORHIDI, 1996).

El índice biológico de aridez, usado aquí, se calcula a partir de la riqueza que tiene cada territorio en taxones asociados a dos extremos climáticos neotropicales (Ferrás *et al.*, 1999). Al revisar el comportamiento de la aridez en toda Cuba encontramos que, en las montañas, ese índice se comporta como una función parabólica de la riqueza en endemismos no exclusivos (nex), chaqueños (Ch), y regiones áridas generales (RA). En las dos curvas se distinguen tres o cuatro niveles de aridez.

Los distritos occidentales (7, 8, 9) son los sistemas montañosos de menor altura en el país, de acuerdo con la regla general para Cuba serían los distritos menos húmedos (López Almirall 1998b). Las precipitaciones anuales en esos distritos varían escalonadamente desde la base con menos de 1 400 mm, hasta las cimas más altas de Guamuha (19) con 3 000 mm. La humedad relativa solo alcanza valores superiores al 80% cerca de Topes de Collantes, en Guamuha (19). Este grupo orográfico se eleva de la costa hasta alturas ligeramente superiores a los 1 000 m.s.n.m. En la Sierra del Rosario (8) y Guamuha (19) son comunes los manchones con suelos derivados de ofiolitas y matorrales. En Sierra del Rosario (8) sobre muchos de esos suelos crecen pequeños pinares con *Pinus caribaea* Morelet. De acuerdo con Borhidi (1996) la vegetación en los suelos derivados de ofiolitas equivale a la existente sobre suelos derivados de otras rocas con 500 mm menos de lluvias anuales.

De los tres distritos con predominancia de suelos derivados de ofiolitas hay dos cuyas cumbres sobrepasan los 1 000 m: la Sierra Cristal (33) y Cuchillas del Toa (35), mientras la altitud máxima de La Sierra Nipe (32) es de 889 m.s.n.m. En esos tres distritos son comunes los territorios con humedad relativa del aire superior a 80% y precipitaciones que en algunos lugares supera 3 400 mm anuales. Sin embargo, allí las formaciones vegetales son más áridas de lo esperado, lo cual parece relacionado con la regla enunciada por Borhidi (1996).

En los niveles intermedios de humedad, están los distritos montañosos de la mesorregión Sierra Maestra (27, 29). En ese territorio están ocho de los doce picos cubanos que superan los 1 000 m.s.n.m. De esos dos distritos la región Sierra del Turquino (27) se eleva directamente desde el mar hasta los 1 972 m. La región Sierra de la Gran Piedra (29) está separada de la costa unos 3-5 km por una faja de tierra de relieve poco complejo que se eleva hasta 200 m. A partir de esa distancia de la costa comienza la sierra con una altitud de 1 214 m.s.n.m. En la mayor parte de Gran Piedra las precipitaciones están entre 1400 y 1600 mm, aunque cerca de la cima parece alcanzar entre 1 600 y 1 800 mm. La humedad relativa puede llegar hasta 80% en la cima y sus alrededores.

Aunque con las condiciones físico-climáticas entre Gran Piedra (29) y el Turquino (27) son similares, el bioclima de Gran Piedra (29) es bastante más húmedo que en el Turquino (27) (Fig. 6a). Esa anomalía probablemente se puede asociar con la cercanía de este último distrito a la costa, lo cual probablemente favorece que muchos taxones costeros alcancen alturas superiores a lo que cabría esperar.

Los otros dos distritos en el nivel medio de aridez son la Meseta del Guaso (34) y Baracoa (36), ambos en la mesorregión Montañas del Nordeste (Acevedo, 1989). En esa mesorregión están las localidades cubanas donde las lluvias sobrepasan los 3 400 mm precipitaciones anuales. El distrito Baracoa (36) es una franja costera con varias decenas de kilómetros. Esa franja está flanqueada al sur por las Cuchillas de Baracoa que desde el punto de vista fitogeográfico es parte de Cuchillas del Toa (35) y la Sierra de Puriales (37). Al W, a la altura del río Yumurí comienza el distrito costero Maisí-Guantánamo (26), la región de Cuba donde menos llueve y mayor es la evaporación (Crespo, 1989). El distrito Baracoa (36) es llano, con un solo accidente del relieve superior a los 600 m, El Yunque, por lo que el distrito se incluye entre las montañas cubanas. Ese accidente es identificado por Núñez Jiménez (1972) como una

mesa de roca caliza. En ese distrito las precipitaciones van de 2 200 a 3 000 mm anuales con humedad relativa entre 78 y 80%.

La meseta del Guaso (34) se distingue por tener múltiples afloramientos de ofiolitas, esto es, enclaves con flóculas propias de territorios, con precipitaciones y humedad inferior a la esperada. Es posible que la influencia de esos enclaves incida sobre el bioclima a niveles muy específicos. Esa es la razón por la cual anomalías que quizás no sobrepasan niveles micro, y quizás meso climáticos influyen en la visión global.

En Baracoa (36) la explicación es más clara, ya que es un territorio cercano al mar y sufre los efectos de variables propias de esa posición como explican Ferrás *et al.* (1999). El Yunque de Baracoa, donde vive la mayor parte de los endemismos locales, se destaca por sus paredes verticales y los suelos esqueléticos en toda su área. También hay que tener en cuenta el efecto desecante de los alisios. Esto es algo sobre lo que nunca se menciona, pero que hemos sufrido en nuestras experiencias, relacionadas con la producción forestal y de lo cual se tienen ejemplos.

Uno de ellos fue cuando se recomendó hacer limpiar totalmente de malezas los alrededores de las posturas de pinos inmediatamente después de plantadas. Esto debido a que en Pinar del Río esas posturas no podían competir por el agua con las gramíneas y las pérdidas superaban el 90% en los lugares más fértiles (SAMEK *et al.*, 1969). Cuando esa norma se aplicó en la ladera norte de la región geomorfológica Cuchillas de Baracoa-Sierra del Purial de Acevedo (1989) las pérdidas fueron también grandes. Después se advirtió que tales pérdidas se asociaban al efecto desecante de los alisios sobre posturas sin la protección de las gramíneas.

La Sierra de Purial (37), es uno de los distritos más orientales de la mesorregión situado en la región Cuchillas de Baracoa-Sierra de Purial. Esa es la región más lluviosa de Cuba, sin situaciones irregulares que limiten en desarrollo de una flora boscosa húmeda. Eso lo convierte en el territorio montañoso más húmedo desde el punto de vista biológico (Tabla 2).

CONCLUSIONES

Este estudio permite concluir que:

La mayor diversidad en cuanto a la flora cubana se encuentra en las regiones montañosas del país. Teniendo en cuenta la semejanza de la flora, los distritos se pueden dividir en occidentales y orientales. Sin embargo, se observa que algunos taxones distritales, estos distritos montañosos comparten semejanzas con otros distritos no montañosos. En cuanto a la flora endémica, se observa una ligera semejanza entre los nodos orientales y occidentales a través de la unión de Cuchillas del Toa con Guamuaya.

La posición de los distritos está significativamente relacionada con el índice de aridez, con 28 familias como las mejores adaptadas a esas condiciones y, por lo tanto, las que mejores describen la flora en esos distritos montañosos.

ÉTICA Y CONFLICTO DE INTERESES

Las personas autores del manuscrito en cuestión, declaran que han cumplido totalmente con todos los requisitos éticos y legales pertinentes, tanto durante el estudio como en la producción del manuscrito; que no hay

conflictos de intereses de ningún tipo; que todas las fuentes financieras que se mencionan completa y claramente en la sección de agradecimientos; y que están totalmente de acuerdo con la versión final editada del artículo.

GRACIAS

Los autores agradecen a los editores de la revista ECOVIDA y a los revisores anónimos por sus sugerencias y comentarios. El segundo autor agradece a France-Cuba y IdeaWild por su apoyo logístico.

REFERENCIAS

- Acevedo Rodríguez, P. y Strong, M. T., eds. (2012). Catalogue of seed plants of the West Indies. Washington, D.C.: Smithsonian Institution. <https://doi.org/10.5479/si.0081024X.98.1>.
- 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.
- Berazaín, R. (1987): Notas sobre la vegetación y flora de la Sierra del Cajálbana y Sierra Preluda (Pinar del Río). *Rev. Jard. Bot. Nac.*, 8(3):39-68.
- Bisse, J. (1979). Die floristische Gliederung Cubas unter Berücksichtigung von Übergangsgebieten. *Wissen. Z. Friedrich-Schiller U.*, 28(4):557-562.
- Bisse, J. (1980). La subdivisión florística de la región nororiental de Cuba. *Rev. Jard. Bot. Nac.*, 1(1):111-118.
- Borhidi, A. (1996). *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiado, Budapest, 870 pp.
- Capote, R.; Berazaín R. y Leyva, A. (1989). Cuba. En *Floristic Inventory of Tropical Countries*. (D. G. Campbell y H. D. Hammond, Eds.). New York Botanical Garden, pp. 315-335.
- Carabia, J. P. (1945). The vegetation of Sierra de Nipe, Cuba. *Ecol. Monogr.*, 15(4):321-341.
- Cracraft, J. (1985). Biological diversification and its causes. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 72(34):794-822.
- Crespo, S. E. (1989): Evaporación media anual. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección VI-4*. Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, p. 1.
- Díaz, J. L.; Portela, A. H.; Blanco, P. y Magaz, A. (1986). Los principios básicos de la clasificación del relieve cubano. En *Los principios básicos de la clasificación morfoestructural del relieve cubano y su aplicación en la región Centro- Oriental de Cuba* (Eds. J. Díaz, A. H. Portela, P. Blanco y A. Magaz). Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, pp. 1-12.
- Duarte, S. y López Almirall, A. (2019). Patrones de distribución de las abejas (*Hymenoptera: Apoidea: Anthophila*) en Cuba y otras regiones de los Neotrópicos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 65: 119–129.
- Ferrás, H.; López Almirall A.; Martell, A., y Suárez, A. (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. Cuban.*, 36:1-12.
- García, N. y J. Morffe. (2013). Colecciones de historia natural, a medio camino entre el patrimonio natural y el cultural. *CartaCuba*, 5(3): 1-2.

- 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. Mo. Bot. Gard.*, 69(30):557-593.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 75(1):1-34.
- Gentry, A. H. (1990). Evolutionary patterns in neotropical Bignoniaceae. *Mem. New York Bot. Gard.*, 55:118-129.
- Haffer, J. (2003). Ciclos e indicadores de tiempos en la historia de la Amazonia. En *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (Eds. J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone). Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F., pp. 119-128.
- Halffter, G. y Moreno C. E. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa beta y gamma. En *Sobre diversidad biológica: El significado biológico de las diversidades alfa beta y gamma*. M2m-Monografías 3er Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS y CONACYT, Zaragoza, pp. 5-15.
- Halffter, G.; Moreno, C. E. y Pineda, E. O. (2001). Manual para la evaluación de la biodiversidad en reservas de la biosfera. *Manuales y Tesis SEA*, 2:1-81.
- Henderson, A.; Galeano, G. y Bernal, R. (1995). *Field guide to the palms of the Americas*. Princenton University Press, 352 pp.
- Llamacho, J. A., y Larramendi, J. A. (2005). The orchids of Cuba. Greta Editores, Lledia, 289 pp.
- López Almirall, A. (1998a). Algunas características del endemismo en la flora de Cuba Oriental. En *La diversidad Biológica de Iberoamérica II. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva Serie*. Ed. Gonzalo Halffter. Instituto de Ecología, Xalapa, pp. 47-82.
- López Almirall, A. (1998b). Origen probable de la flora cubana. En *La diversidad Biológica de Iberoamérica II. Volumen Especial, Acta Zool. Mex., nueva Serie*. Ed. Gonzalo Halffter. Instituto de Ecología, Xalapab, pp. 83-108.
- López Almirall, A. (2014a). Uso de los taxones de nivel superior en la evaluación de la diversidad biológica a escalas biogeográficas. *Biogeografía*, 7:27-34.
- López Almirall, A. (2015). particularidades de la floraneotropical relacionadas con suorigen. *Biogeografía* 8:45-51.
- Magaz, A. R. (1989). Hipsometría. En *Nuevo Atlas Nacional de Cuba: Sección IV-1*. Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, pp. 2-3.
- Martín-Piera, F. (2000). Estimaciones prácticas de biodiversidad utilizando táxones de alto rango en insectos. En *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000* (F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic, Eds.). m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, pp. 36-54.
- Miguel Talonia, C. y Escalante, T. (2013). Los nodos: El aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad. *Biogeografía*, 6:30-38.
- Morrone, J. J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. MyT-Manuales y Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.

- Navarro, A. G., Townsend-Pryrtdon, A., Nakazawa, Y. J. y Liebig-Fossas, I. (2003). Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. En *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. J. J. Morrone y J. Llorente Bousquets. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. pp. 115-122.
- Núñez Jiménez, A. (1972). *Geografía de Cuba: Vol. II*. Instituto Cubano del Libro, La Habana, 283 pp.
- Perfit, M. R., y Heezen, B. H. (1978). The geology and evolution of the Cayman Trench. *TGAEOT*, 89(8):1155-1174
- Raven, P. y Johnson, G. (2002). *Biology*. McGraw Hill, New York, 1238 pp.
- Raven, P., Evert, R. I. y Eichorn, S. E. (1992). *Biología de las plantas*. Reverté, Barcelona, 773 pp.
- Reyes, J., Cruz, R. y González, M. (2000). Relaciones fitogeográficas de la flora fanerógama de las cuencas de los ríos Toa y Duaba, Cuba. En *Biodiversidad de Cuba Oriental. Vol. 5*. Editorial Academia, La Habana, pp. 58-64.
- Samek, V. (1973). Regiones fitogeográficas de Cuba. *Acad. Cien. Cuba*, ser. forest. 15:1-63.
- Samek, V., López, A. y del Risco, E. (1969). Observaciones sobre la repoblación de pinos en la región de las Cañas (Macurijes), Pinar del Río. *Acad. Cien. Cuba*, 5:1-16.
- Tolmachev, A. I. (1974). *Introduction to geography of plants*. University of Leningrad, 254 pp.
- Warren, B. R. y Crother, B. I. (2003). Métodos en biogeografía cladística. El ejemplo del Caribe. En J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone Eds. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (233-243). México D.F.: Facultad de Ciencias, UNAM.