

Relaciones biogeográficas entre especies de Dilleniaceae, a partir de las áreas de endemismo y otras de interés en el Neotrópico*

Jacqueline PEREZ CAMACHO**

ABSTRACT. A Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of the species occurring in the endemism areas of the family Dilleniaceae in South America, Central America and the Caribbean, chosen, these last ones for their relationship with our country is carried.

KEY WORDS. Dilleniaceae, endemism areas, Parsimony Analysis of Endemicity, Neotropical region.

INTRODUCCIÓN

La delimitación de las áreas de endemismo, si bien constituye una metodología novedosa para ubicar y definir regiones en atención a su biota, no es suficiente para intentar esclarecer las relaciones existentes entre las mismas teniendo en cuenta las especies que los definen, razón por la cual resulta interesante realizar un Análisis de Parsimonia de Endemismo (Rosen, 1988), que permite obtener cladogramas de áreas, en donde las localidades se encuentran agrupadas por la presencia de sinapomorfias geográficas directamente a partir de las distribuciones geográficas de los organismos, en este caso con aquellas especies contenidas en las áreas de endemismo ya determinadas (Pérez, 2007), más otras ubicadas en América Central y el Caribe, escogidas, estas últimas por su relación con nuestro país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el análisis se tomaron los datos de distribución de 110 *taxones* de los géneros neotropicales de la familia Dilleniaceae. Se construyó una matriz que resume los datos de presencia - ausencia de las especies (Tabla 1) contenidas en las áreas de endemismo ya determinadas (Pérez, 2007), más otras de América Central y el Caribe; el resto se distribuyen

fuera de estas áreas y no se incluyeron en el análisis. Se realizó un Análisis de Parsimonia de Endemismo (PAE) y se efectuaron los siguientes pasos:

- ◆ Se construyó una matriz de datos de presencia - ausencia, donde las columnas representen a los taxones y las filas las áreas (áreas de endemismo-América central y las Antillas), de la cual se excluyen aquellos taxones que se ubiquen fuera de las áreas en cuestión. Para enraizar el árbol, se adiciona un área hipotética codificada con '0' en todas las columnas.
- ◆ Aplicación a la matriz resultante del Análisis de Parsimonia de Endemismo, se emplea un algoritmo de parsimonia con el propósito de obtener un cladograma de áreas.
- ◆ Como los datos empleados son todos doble estado, se empleó el método de búsqueda exhaustiva, también conocido como enumeración implícita (Farris, 1989; Goloboff, 1998), mediante el algoritmo de simplicidad de Wagner (Kluge y Farris, 1969; Farris, 1970; Wiley, 1981; Crisci y López Armengol, 1983). Para realizar el análisis se utilizó el programa WINCLADA ver. 0.9 (BETA) (Nixon, 1999).
- ◆ Contrastar los resultados con la información disponible sobre la paleogeografía del área.

Tabla 1. Listado de especies utilizadas en el Análisis de Parsimonia de Endemismo para las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae, contenidas en los Centros de endemismo, América Central y las Antillas.

0 <i>Davilla alata</i> (Vent.) Briq.	17 <i>Davilla steyermarkii</i> Kubitzki
1 <i>Davilla angustifolia</i> St.-Hil.	18 <i>Davilla strigosa</i> Kubitzki
2 <i>Davilla cuspidulata</i> Mart. ex Eichl.	19 <i>Davilla Kubitzki</i> Aymard
3 <i>Davilla elliptica</i> St.-Hil.	20 <i>Davilla morii</i> Aymard
4 <i>Davilla flexuosa</i> St.-Hil.	21 <i>Davilla rugosa</i> var. <i>riedelli</i> Eichl.
5 <i>Davilla glabrata</i> Mart. ex Eichl.	22 <i>Davilla cuatrecasasi</i> Aymard
6 <i>Davilla glaziovii</i> Eichl.	23 <i>Davilla papyracea</i> Aymard
7 <i>Davilla grandiflora</i> St.-Hil. & Tul.	24 <i>Doliocarpus amazonicus</i> Sleum.
8 <i>Davilla grandifolia</i> Moric. ex Eichl.	25 <i>Doliocarpus areolatus</i> Kubitzki
9 <i>Davilla kunthii</i> St.-Hil.	26 <i>Doliocarpus brevipedicellatus</i> Garcke
10 <i>Davilla lacunosa</i> Mart.	27 <i>Doliocarpus carnevaliorum</i> Aymard
11 <i>Davilla latifolia</i> Casar.	28 <i>Doliocarpus chocoensis</i> Aymard
12 <i>Davilla macrocarpa</i> Eichl.	29 <i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl. ssp. <i>dentatus</i>
13 <i>Davilla nitida</i> (Vahl) Kubitzki	30 <i>Doliocarpus dressleri</i> Aymard
14 <i>Davilla pedicellaris</i> Benth.	31 <i>Doliocarpus elegans</i> Eichl.
15 <i>Davilla rugosa</i> Poir. var. <i>rugosa</i>	32 <i>Doliocarpus elliptifolius</i> Kubitzki
16 <i>Davilla sellowiana</i> Schlecht.	33 <i>Doliocarpus gentryi</i> Aymard & Miller

*Manuscrito aprobado en Julio del 2009.

**Instituto de Ecología y Sistemática, A. P. 8029, C. P. 10800, La Habana, Cuba.

Tabla 1. (Continuación). Listado de especies utilizadas en el Análisis de Parsimonia de Endemismo para las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae, contenidas en los Centros de endemismo, América Central y las Antillas.

34 <i>Doliocarpus gracilis</i> Kubitzki	72 <i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>esmeraldae</i> (Steayerm.) Kubitzki
35 <i>Doliocarpus glomeratus</i> Eichl.	73 <i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>latifolius</i> Kubitzki
36 <i>Doliocarpus grandiflorus</i> Eichl.	74 <i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>ferrugineo</i> (Rusby) Kubitzki
37 <i>Doliocarpus guianensis</i> (Aubl.) Gilg	75 <i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>lanceolatus</i> Kubitzki
38 <i>Doliocarpus herrerae</i> J. Pérez	76 <i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>obovatus</i> Aymard
39 <i>Doliocarpus hispidobaccatus</i> Aymard	77 <i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>undulatus</i> (Eichl.) Kubitzki
40 <i>Doliocarpus hispidus</i> Stand. & Will.	78 <i>Doliocarpus major</i> ssp. <i>littoralis</i> Kubitzki
41 <i>Doliocarpus lancifolius</i> Kubitzki	79 <i>Doliocarpus liesneri</i> Aymard
42 <i>Doliocarpus leiophyllus</i> Kubitzki	80 <i>Doliocarpus ortegae</i> Aymard
43 <i>Doliocarpus macrocarpus</i> Mart. ex Eichl.	81 <i>Doliocarpus amazonicus</i> ssp. <i>duckeanus</i> Kubitzki
44 <i>Doliocarpus magnificus</i> Sleum.	82 <i>Doliocarpus dasyanthus</i> ssp. <i>robustus</i> Aymard
45 <i>Doliocarpus major</i> J.F. Gmel. ssp. <i>major</i>	83 <i>Doliocarpus lombardii</i> Aymard
46 <i>Doliocarpus multiflorus</i> Standl.	84 <i>Doliocarpus humboltianus</i> Aymard
47 <i>Doliocarpus nitidus</i> (Triana) Tr. & Pl.	85 <i>Tetracera asperula</i> Miq.
48 <i>Doliocarpus novogranatensis</i> Kubitzki	86 <i>Tetracera breyniana</i> Schlecht
49 <i>Doliocarpus olivaceus</i> Sprag.	87 <i>Tetracera costata</i> Mart. ex Eichl.
50 <i>Doliocarpus paraensis</i> Sleum	88 <i>Tetracera empedoclea</i> Gilg
51 <i>Doliocarpus paucinervis</i> Kubitzki	89 <i>Tetracera hydrophila</i> Tr. & Pl.
52 <i>Doliocarpus pipolyii</i> Aymard	90 <i>Tetracera lasiocarpa</i> Eichl.
53 <i>Doliocarpus sagotianus</i> Kubitzki	91 <i>Tetracera oblongata</i> DC.
54 <i>Doliocarpus savannarum</i> Szandw.	92 <i>Tetracera portobellensis</i> Beurl.
55 <i>Doliocarpus sellowianus</i> Eichl.	93 <i>Tetracera sellowiana</i> Schlecht
56 <i>Doliocarpus sessiliflorus</i> Mart.	94 <i>Tetracera surinamensis</i> Miq.
57 <i>Doliocarpus schottianus</i> Eichl.	95 <i>Tetracera tigarea</i> DC.
58 <i>Doliocarpus spatulifolius</i> Kubitzki	96 <i>Tetracera volubilis</i> L. ssp. <i>volubilis</i>
59 <i>Doliocarpus spraguei</i> Cheesm.	97 <i>Tetracera willdenowiana</i> Steud.
60 <i>Doliocarpus validus</i> Kubitzki	98 <i>Tetracera amazónica</i> Kubitzki
61 <i>Doliocarpus verruculosus</i> Kubitzki	99 <i>Tetracera volubilis</i> ssp. <i>mollis</i> (Standl.) Kubitzki
62 <i>Doliocarpus prancei</i> Kubitzki	100 <i>Tetracera costata</i> ssp. <i>rotundifolia</i> (J. E. Smith) Kubitzki
63 <i>Doliocarpus dasyanthus</i> Kubitzki	101 <i>Tetracera willdenowiana</i> ssp. <i>emarginata</i> Kubitzki
64 <i>Doliocarpus brevipedicellatus</i> ssp. <i>hilarianus</i> Kubitzki	102 <i>Tetracera macphersonii</i> Aymard
65 <i>Doliocarpus foreroi</i> Aymard	103 <i>Tetracera boomii</i> Aymard
66 <i>Doliocarpus lopez-palacii</i> Aymard	104 <i>Tetracera maguirei</i> Aymard & Boom
67 <i>Doliocarpus aracaensis</i> Aymard	105 <i>Pinzona coriacea</i> Mart. & Zucc
68 <i>Doliocarpus aureobaccus</i> Aymard	106 <i>Curatella americana</i> L.
69 <i>Doliocarpus</i> Kubitzki Aymard	107 <i>Neodillenia coussapoana</i> Aymard
70 <i>Doliocarpus pruskii</i> Aymard	108 <i>Neodillenia peruviana</i> Aymard
71 <i>Doliocarpus dentatus</i> ssp. <i>rufescens</i> (Sleum.) Kubitzki	109 <i>Neodillenia venezuelana</i> Aymard

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Del análisis de los datos se obtuvo un cladograma con un total de 129 pasos, un índice de consistencia (Ci) de 0.85 y un índice de retención (Ri) de 0.44, cuya topología (Fig. 1) revela un grupo sustentado por la presencia de *Davilla nitida* (13), *Doliocarpus dentatus* subsp. *dentatus* (29), *Tetracera willdenowiana* subsp. *willdenowiana* (97) y *Curatella americana* (106).

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

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

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

área de las Amazonias brasileña, peruana y las guyanas y el segundo subgrupo se corresponde con el área del Caribe (Chocó y América Central).

Las dos especies mencionadas anteriormente *Doliocarpus brevipedicellatus* (26) y *Doliocarpus major* (45), que sustentan al grupo I, son representativas de aquellas que han

sido capaces de colonizar Las Antillas siguiendo las dos vías que aparecen desde el Plioceno, a saber: el istmo de Panamá y el arco de las Antillas Menores.

La especie *Doliocarpus multiflorus* (46), se comporta como un paralelismo, indicativo también de eventos de dispersión y/o especiación a través de estas rutas migratorias.

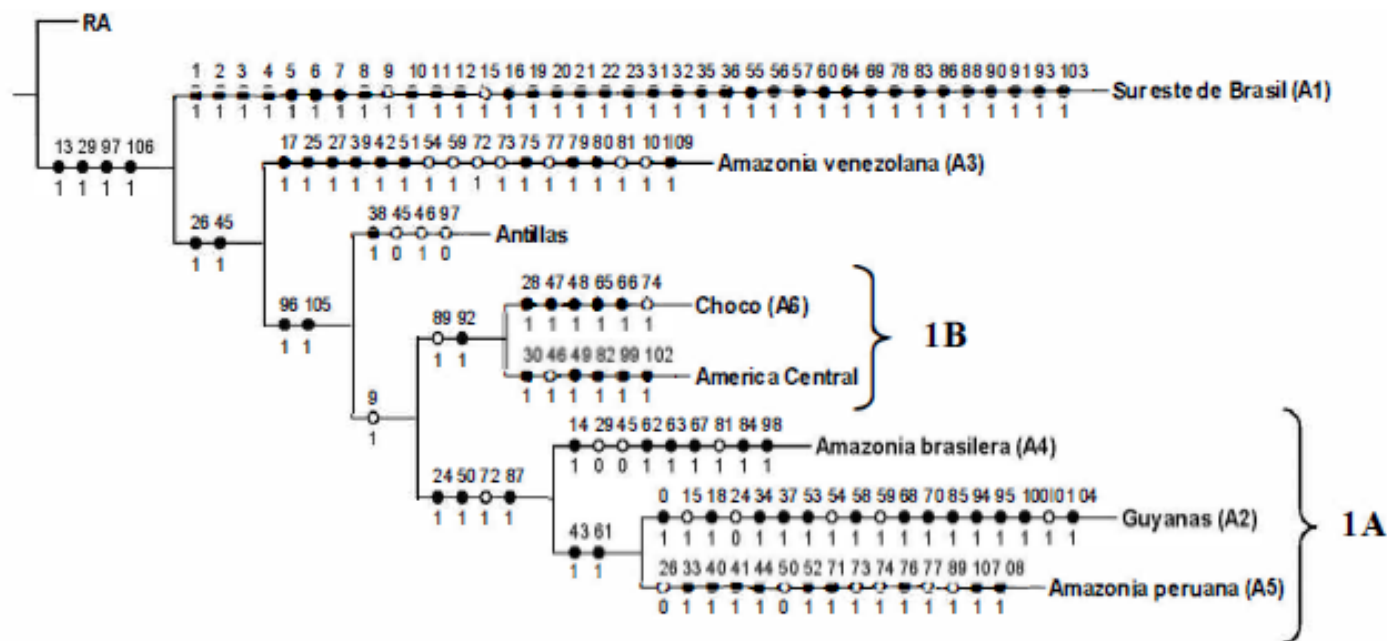


Fig. 1. Cladograma resultante de la Aplicación del Análisis de Parsimonia de Endemismo a las áreas de endemismos y áreas de interés. ○ Círculo blanco con un 1 debajo significa paralelismo (dispersión) y con un 0 debajo significa reversión (extinta o por colonizar) ● Círculo negro significa apomorfía (endemismos estrictos). El número encima de los círculos corresponde con la especie (Tabla 1).

En Cuba, *D. multiflorus* se conocía hasta el momento tan sólo de su parte oriental (Bayamo). Recientemente se ha colectado en la región occidental (Sierra del Rosario) y se encontró un ejemplar de herbario en La Mora, Batabanó, lo que amplía su areal de distribución. Al parecer, su arribo a Cuba se realizó en el eoceno medio (40 Ma), donde existían tierras permanentemente emergidas en el marco geográfico del Caribe, que proveían el substrato necesario para la formación y desarrollo de las biotas terrestres actuales (Iturralde-Vinent M.A. 2004-2005) y a través del puente constituido por la cresta del Gran Caimán, hoy sumergida, que se extendía en dirección oeste desde la porción sureste de Cuba hasta Guatemala (Raven y Axelrod, 1974), refugiándose, durante las glaciaciones pleistocénicas, cuando las precipitaciones disminuyeron tanto en Cuba como en el resto de los trópicos, en las pluvisilvas de montaña, que constituían un nicho apropiado, con precipitaciones por encima de los 1000 mm (Ortega y Arcia, 1982). La disyunción orófila encontrada en esta especie ha sido explicada por varios autores, ya que el fraccionamiento y expansión constante de las áreas, provocadas en la segunda etapa por las transgresiones marinas y en otras etapas por cambios en “la severidad del ambiente” (Cracraft, 1985) dieron lugar a eventos de este tipo, es decir, la aparición de vicariantes por fraccionamiento de las áreas (López, 1998). La

colecta de La Mora en Batabanó es un hecho que debemos estudiar con más detalle.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Si tenemos en cuenta el criterio de De Souza (2003) con respecto a la Amazonia, observamos que el noroeste de la Amazonia tiene relaciones más recientes con América Central y las áreas al oeste de los Andes en Perú y Colombia, no así con el sudeste de la Amazonia, que se relaciona más con la porción noreste de América del Sur. Ejemplo de ello, es la presencia de las especies *Doliocarpus brevipedicellatus* (26), *Tetracera volubilis* (96) y *Pinzona coriacea* (105), en el extremo noreste de América del Sur y su relación con la selva Atlántica. Ambas son biotas tropicales que se yuxtaponen, es decir, forman un ambiente forestal actualmente contiguo, pero que se originan de unidades históricas distintas en América del Sur, cuyo origen se remonta a la trasgresión marina del Cretácico que dividió la América del Sur.

Como puede verse, el cladograma resultante de la aplicación del Análisis de Parsimonia de Endemismo,

permitió establecer los nexos que se establecen entre las áreas en atención a las especies que las definen, separándose claramente Brasil como grupo hermano del resto de las áreas de endemismo y el principal centro de diversificación americano.

CONCLUSIONES

- ◆ El Análisis de Parsimonia de Endemismo aplicado a los datos de las especies contenidas en las áreas de endemismo y áreas de interés, revela al sudeste de Brasil como el área hermana del resto del grupo y el principal centro de diversificación americano pues posee el mayor número de endemismos estrictos.
- ◆ La presencia de especies vicariantes sugieren la existencia de eventos que fragmentaron una biota más ampliamente distribuida en el pasado.
- ◆ Un primer evento vicariante, separó a las dilleniáceas de los bosques tropicales lluviosos en las tierras bajas del Neotrópico en dos biotas: la Cis-Andina (Amazonias peruana, venezolana, brasileña, las Guayanas y los bosques de la Costa Atlántica brasileña) y trans-Andina (América Central y Chocó).

REFERENCIAS

- Cracraft J. 1985. Biological diversification and its causes. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72 (34): 794-822
- Crisci V. y M. F. López Armengol 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Washington, D.C. *Monografías de la OEA*. Núm. 26.
- Farris, J. S. 1970. Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92
- 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistic* 5 (4): 417-419
- Goloboff, P. A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Buenos Aires. Sociedad Argentina de Botánica.
- Iturralde-Vinent M.A. 2004-2005. La Paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Rev. del Jard. Bot. Nac.* 25-26: 49-78pp.
- Kluge, A. G. y J. S. Farris 1969. Quantitative phylogenetics and the evolution of Anurans *Syst. Zool.* 18: 1-32
- López, A. 1998. Origen probable de la Flora Cubana in *La Diversidad Biológica de Iberoamérica* Vol. II. Gonzalo Halffer, compilador. Volumen especial. *Acta Zoológica Mexicana*. CYTED-D. 83-108 pp.
- Nixon, K. 1999. *Winclada ver. 0.9.9+ (BETA)*. Preliminary Documentation.
- Ortega, F. y M. L. Arcia 1982. Determinación de las lluvias en Cuba durante la glaciación de Wisconsin mediante relictos edáficos. *Cienc. Tierra y Espacio* 4:85-104
- Pérez, J. 2007. Sistemática de la familia Dilleniaceae en Cuba, Filogenia y Biogeografía histórica en el Neotrópico. Tesis en opción al grado académico de Doctor en Ciencias del Programa de Desarrollo sostenible y conservativo de bosques naturales "Manejo forestal y turístico".
- Raven, P. H. y D. L. Axelrod 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann.*

Missouri Bot. Gard. 61: 539-673.

Ron, S. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 379-402

Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. Pages 437-481 in *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distribution* (A. Myers and P. Giller, eds.). Chapman and Hall, London.