

Variación espacial de la morfología foliar del complejo de especies *Miconia rufa* (Melastomataceae: Miconieae)

Spatial variation of leaf morphology of *Miconia rufa* species complex (Melastomataceae: Miconieae)

Fermín L. Felipe Tamé¹*, Eldis R. Bécquer¹ y Ernesto Testé¹

¹Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana, Carretera "El Rocío" km 3½, Calabazar, Boyeros, La Habana, Cuba. C.P. 19230. *Autor para correspondencia (e-mail: ffelipe94@gmail.com).

RESUMEN

Miconia rufa se considera un complejo de especies endémico de las montañas de Cuba oriental, el cual incluye a *M. plumieriifolia*, decisión taxonómica basada en la revisión de escasos materiales de herbario. Recientes recolecciones del taxón permitieron comprobar diferencias en la forma y el tamaño de las hojas entre poblaciones de la Sierra Maestra y las cuchillas del Toa, que indicaron la necesidad de un estudio más detallado desde el punto de vista foliar. En este trabajo se caracterizaron y compararon morfométricamente las hojas entre los grupos del noreste y del suroeste de Cuba oriental, para aportar elementos que esclarezcan su delimitación. Fueron tomadas 361 hojas de 45 recolecciones (individuos) depositadas en herbarios, se midió el largo, ancho y área de las hojas, y su forma se caracterizó por ángulos interiores, índices de forma, puntos clave y descriptores de Fourier del contorno. Para caracterizar las condiciones ambientales de las localidades de procedencia, se extrajeron de mapas, modelos bioclimáticos y datos satelitales, las temperaturas y precipitaciones anuales medias y extremos mensuales, altitud, pendiente, cobertura arbórea, NDVI, heterogeneidad ambiental, índice de aridez y el potencial de evapotranspiración. Las poblaciones del noreste y suroeste se diferenciaron estadísticamente en el largo y la forma de las hojas. Con excepción de la localidad tipo de cada nombre, el resto no fue notablemente diferente en las condiciones ambientales, pero las diferencias morfológicas se asociaron a las diferencias ambientales. Los individuos de sierra de la Gran Piedra poseen características extremas. Las características morfométricas de las recolecciones tipo de *M. rufa* y de *M. plumieriifolia* no son igualmente representativas de las poblaciones que ellas tipifican, por lo que son necesarios más estudios para esclarecer el origen de estos patrones espaciales en las diferencias foliares de este complejo de especies.

Palabras clave: *Miconia* sect. *Chaenopleura*, *Miconia plumieriifolia*, morfometría geométrica, variabilidad geográfica, variables ambientales

ABSTRACT

Miconia rufa is considered an endemic species complex from the eastern Cuban mountains, which includes *M. plumieriifolia*, a taxonomic decision based on the review of only a few herbarium specimens. Recent collections of this taxa allowed the verification of the foliar shape and size differences between populations of Sierra Maestra and Toa ranges, which indicated the need for a more detailed study regarding this subject. In the current paper, we characterized and morphometrically compared leaves among northeast and southwest groups of eastern Cuba, to provide elements that clarify their delimitation. We analyzed 361 leaves from 45 individuals from different herbaria, the length, maximum width and leaf area were measured, and the shape was described by internal angles, shape indexes, landmarks and Fourier contour descriptors. To characterize environmental conditions of source localities, we extracted bioclimatic models and remote sensing data, a set of variables including mean and annual maximum temperatures, precipitations, altitude, slope, tree cover, NDVI, aridity index and evapotranspiration potential from maps. Populations from northeast and southwest parts were statistically different in length and shape of leaves. Except for the type locality of each name, the rest were not markedly different in environmental conditions, but morphometric differences in leaves were associated with environmental differences. Individuals from the Gran Piedra mountain range show extremes properties. Morphometric characteristics from the type collection of *M. rufa* and *M. plumieriifolia* were not representative of all population spatial variability, therefore other studies are required to clarify the origin of these spatial morphometric patterns in the leaves differences of this species complex.

Keywords: *Miconia* sect. *Chaenopleura*, *Miconia plumieriifolia*, geometric morphometry, geographic variability, environmental variables

Citación: Felipe, F.L., Bécquer, E.R. & Testé, E. 2021. Variación espacial de la morfología foliar del complejo de especies *Miconia rufa* (Melastomataceae: Miconieae). *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 42: 225-242.

Recibido: 5 de febrero de 2021. **Aceptado:** 28 de junio de 2021. **Publicado en línea:** 5 de noviembre de 2021. **Editor encargado:** José Angel García-Beltrán.

INTRODUCCIÓN

El tamaño y forma de los órganos vegetales, como las hojas, dependen de una variedad de factores filogenéticos, fisiológicos y de las demandas biomecánicas impuestas por las condiciones del hábitat, como los regímenes de luz, temperatura, humedad y disponibilidad de agua y nutrientes (Canché-Delgado & al. 2011). Los patrones de variación morfológica entre poblaciones naturales son producto de esta plasticidad fenotípica, además del flujo de genes, selección natural, deriva genética y causas históricas (Zúñiga & al. 2009).

Si bien a escala de comunidad, linaje o especie, la forma de la hoja es un rasgo altamente lábil, y sensible a una gran variedad de factores bióticos y abióticos, algunos genes a lo largo de la evolución han conservado efectos sobre la morfología de estas, incluida su forma (Kroon & al. 2005, Nicotra & al. 2011). Por ello, estos órganos constituyen una de las estructuras con mayor valor taxonómico para la delimitación de especies en muchos grupos de plantas, tal como plantean Viscosi & Cardini (2011) y Karbstein & al. (2020).

Las medidas de las hojas también son empleadas con frecuencia como indicadores ecológicos de calidad ambiental, como expresión de caracteres genéticos, para identificar hibridaciones y en análisis de variabilidad poblacional o geográfica (Tsukaya 2006, 2018). Existen relativamente pocos antecedentes de estudios de variabilidad foliar en las plantas cubanas, entre los que se destacan los trabajos de Martínez (2009) y Denis & al. (2020) con un enfoque ecológico y los trabajos de Fuentes & Rodríguez (1984, 1985), Hernández (2014) y Hernández & Falcón (2014) como apoyo a dilucidar problemas taxonómicos.

Miconia sect. *Chaenopleura* (L. C. Rich. ex DC.) Hook. está formada por unas 49 especies (51 taxones) de arbustos y pequeños árboles de las Antillas Mayores, nueve de las cuales se presentan en Cuba (Judd 2007, Bécquer & Michelangeli 2011, Judd & al. 2015, 2017). Las especies de esta sección han tenido una diversificación muy fuerte dentro de las islas y muchas de ellas son endémicos locales restringidos (Judd 2007). A pesar de investigaciones en ciertos complejos de especies en esta sección (Judd & al. 2015, 2017), los estudios taxonómicos del grupo aún son incompletos y quedan complejos por dilucidar.

Miconia rufa (Griseb.) Triana es una especie endémica de Cuba de *M.* sect. *Chaenopleura* descrita por Grisebach (1866) como *Catachaenia rufa* Griseb., a partir de una mezcla de especímenes recolectados por Charles Wright probablemente en Monte Líbano y Monte Toro, Guantánamo (Judd 2007). Posteriormente, en 1923 se describió *M. plumieriifolia* Britton & P. Wilson, sobre la base de especímenes recolectados por el Hno. León en la región del Turquino, Sierra Maestra (Britton 1923). Estos nombres fueron considerados por mucho tiempo como dos entidades separadas (Alain 1957), hasta que Judd (2007) consideró *M. plumieriifolia* como sinónimo de *M. rufa*. Sin embargo, este autor solo pudo consultar siete recolecciones, incluidas las recolecciones tipo de cada nombre, a la vez que señaló que las recolecciones de sierra de la Gran Piedra tenían hojas más anchas y las principales venas secundarias ubicadas más lejos del margen. Aunque los mantuvo dentro de este taxón, sugirió revisar especímenes fértiles para confirmar su identidad, lo que permite asumir a *M. rufa* como un complejo de especies. Defínase dicho complejo como un grupo de taxones estrechamente relacionados, donde su delimitación precisa es poco clara o críptica, resultado de un aislamiento reproductivo incompleto (Duminil & al. 2012).

Las relaciones filogenéticas entre especies del clado antillano de *Miconia* sect. *Chaenopleura*, basadas en la morfología (Judd 2007) y filogenia molecular (Goldenberg & al. 2008, Michelangeli & al. 2008), muestran poca resolución. Es probable que varias especies de dicha sección hayan tenido una radiación, después de un solo evento de dispersión en la región del Caribe (Judd 2007, Michelangeli & al. 2008).

Dentro de la variabilidad de los materiales de *Miconia rufa* depositados en el Herbario "Prof. Dr. Johannes Bisse" del Jardín Botánico Nacional (HAJB), se detectaron diferencias en el

tamaño y la forma de las hojas que permiten la separación *a priori* de cuatro grupos, que coinciden con la distribución geográfica de los materiales. Dado que el estudio de la variabilidad foliar de estos materiales podría dilucidar la problemática taxonómica de este complejo de especies, el presente trabajo tiene como objetivo, evaluar las diferencias morfométricas de las hojas del complejo *M. rufa* entre diferentes localidades de Cuba oriental y su relación con las variables ambientales regionales.

MATERIALES Y MÉTODOS

La muestra de este estudio incluye los especímenes identificados como *Miconia rufa* y *M. plumieriifolia*, incluso los de sus recolecciones tipo, depositados en los herbarios GOET, HAC, HAJB y NY (acrónimos según Thiers 2021). Todos los especímenes de una recolección se consideraron un mismo individuo y de esta forma fueron tratados en el documento, a excepción de las recolecciones tipo de ambos nombres que fueron denominadas como tal. Para realizar el análisis de morfometría foliar se utilizaron fotos de 361 hojas secas. De estas, 264 pertenecen a 29 recolecciones (60 especímenes). Las restantes 97 hojas proceden de 16 individuos y fueron recolectadas en dos localidades del Departamento de Conservación Cupeyal del Norte en el Parque Nacional Alejandro de Humboldt (Anexo 1).

Las recolecciones proceden de 25 localidades de Cuba oriental y fueron agrupadas *a priori* en cuatro grupos, según su ubicación geográfica (Figura 1). El primer grupo estuvo formado por 13 individuos (106 hojas) de la Sierra Maestra (grupo suroeste), el segundo por 29 individuos (226 hojas) de las cuchillas de Moa, Toa y la meseta del Guaso (grupo noreste), el tercero con 19 hojas de dos individuos de sierra de la Gran Piedra (grupo centro sur) y el cuarto por un individuo (10 hojas) de la sierra de Imías (grupo sureste). Por el pequeño tamaño de muestra, el grupo centro sur y el grupo sureste no fueron incluidos en los análisis estadísticos como grupos separados, sino que se trataron como parte de los grupos suroeste y noreste respectivamente, y se señalaron sus casos en todas las figuras. Las localidades de recolecta fueron georreferenciadas a partir de las hojas cartográficas nacionales o con las coordenadas que aparecen en etiquetas de algunos materiales, las que se utilizaron para identificar características ambientales de las localidades de presencia. La procedencia de los materiales del número *Wright 2524* (en GOET y NY), en los que no se refiere localidad, se consideró según Judd (2007), quien plantea que "*evidently two different collections are intermixed, one flowering and one fruiting; fruiting material probably from Monte Toro, flowering material probably from Monte Líbano*". De este modo, uno de los materiales en GOET (con flores y sin frutos) se consideró de Monte Líbano, mientras el otro de GOET y el de NY (con frutos y sin flores) se asumieron procedentes de Monte Toro (Anexo 1).

Los materiales fueron digitalizados con una escala de referencia y las imágenes se procesaron manualmente para individualizar las hojas que se encontraban con mayor calidad, y se

mantuvo dicha escala. En el programa *Adobe Photoshop CS5* se crearon máscaras binarizadas de cada hoja, a través de la manipulación del brillo y contraste. Las imágenes resultantes se procesaron en la aplicación *FoliometriK* (Ramírez-Arrieta & Denis 2019), creada en el lenguaje R, para la extracción semiautomatizada de las mediciones lineales, los puntos clave y los descriptores elípticos de Fourier del contorno (Figura 2). Se utilizaron como variables lineales el largo, ancho (evaluado como el ancho máximo) y área de la lámina, los ángulos internos de la base, el ápice y uno de los ángulos laterales, y un índice cuantitativo de forma dado por la relación largo/ancho (Figura 2A). Las descripciones de la forma de las hojas siguieron la clasificación nominal de Hickey (1973).

Para caracterizar la nervadura de las hojas, igualmente se siguieron los criterios de Hickey (1973). Se midió la distancia de la base del pecíolo al nacimiento del par de venas secundarias y la distancia de estas venas al margen de la lámina, medido en la zona central de la hoja (en el borde exmedio, siempre que fue posible) (Figura 2B). La distancia media entre las venas terciarias se calculó a partir de 10 distancias individuales entre venas consecutivas en cada hoja (tomadas cerca de su inserción a la vena media). El ángulo medio de la inserción entre estas venas terciarias a la vena

media, se calculó a partir de cinco ángulos por hoja, en venas alternas, en la región central de la hoja. Estas mediciones se hicieron manualmente sobre las fotografías, con el programa *TPS-Dig v.2.10* (Rohlf 2015). Como las distancias lineales dependen del tamaño de la hoja, para eliminar este efecto, se relativizaron (como porcentaje) en función del largo de la lámina o su ancho.

Se ubicaron 22 puntos clave en el contorno de cada hoja y se usó como referencia una rejilla equidistante de 12 divisiones perpendiculares al eje central de la misma (Figura 2C). Luego del registro Procrustes generalizado, se calculó el tamaño del centroide (que se define como la sumatoria de las distancias desde este hasta los 22 puntos anteriores [Figura 2C]) y los puntajes del análisis de *eigenformas*, los cuales fueron empleados como variables de forma. La forma del contorno fue descrita por los coeficientes de las funciones elípticas de Fourier para 20 armónicos, que se redujeron a través de un Análisis de Componentes Principales y se emplearon los puntajes de los dos primeros componentes como variables de forma.

A partir de las coordenadas de las localidades de recolecta se extrajo una serie de variables ambientales aproximadas de modelos bioclimáticos y productos satelitales, para evaluar

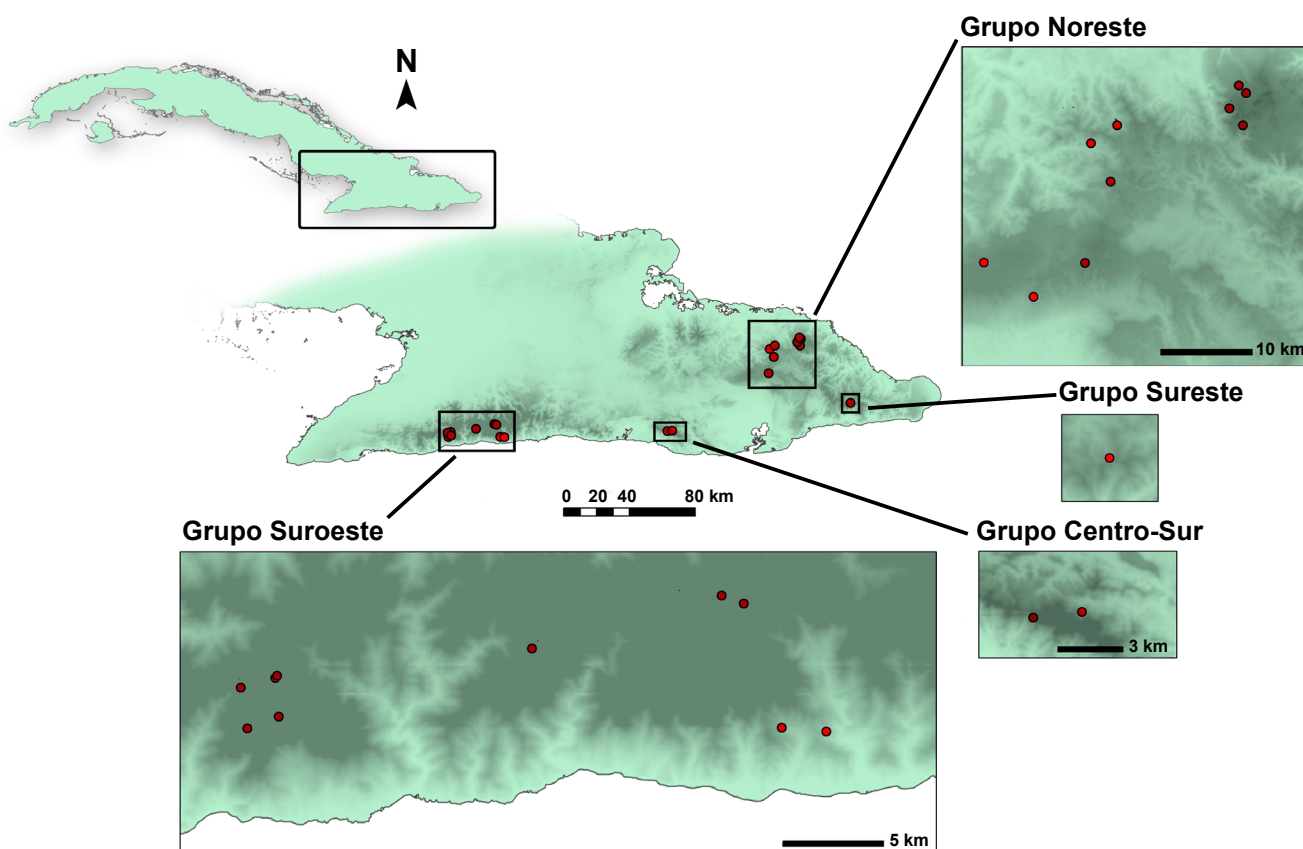


Fig. 1. Localidades incluidas en la descripción de la variabilidad espacial de la morfometría foliar del complejo de especies *Miconia rufa* en Cuba oriental. Las zonas montañosas se resaltan en gris.

Fig. 1. Locations included in the description of the spatial variability of the leaf morphometric of *Miconia rufa* species complex in eastern Cuba. Mountains areas are highlighted in grey.

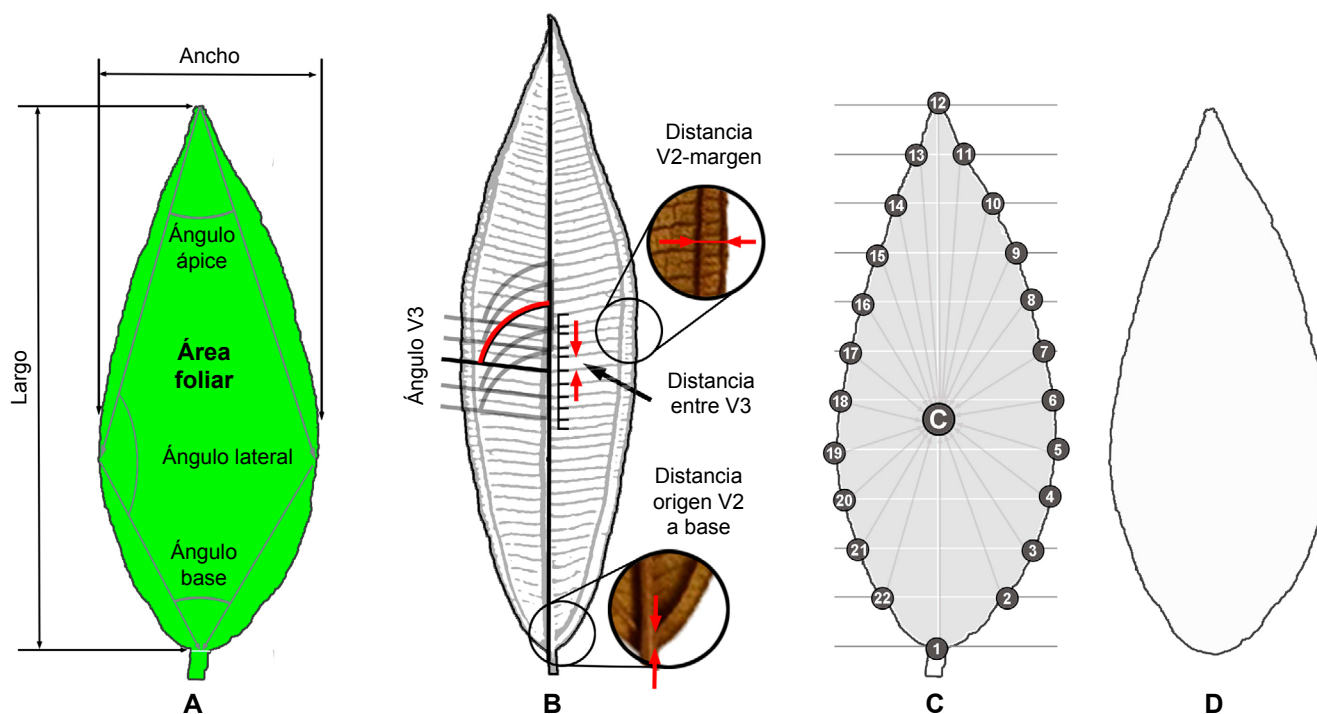


Fig. 2. Variables foliares evaluadas en el complejo de especies *Miconia rufa*. **A.** Medidas lineales. **B.** Variables relacionadas con la nervadura (V2 y V3: venas secundarias y terciarias, respectivamente). **C.** Puntos clave alrededor del contorno, centroide (C) y líneas desde el centroide hasta cada punto, en representación del tamaño del centroide. **D.** Línea de contorno según los Descriptores Elípticos de Fourier.

Fig. 2. Leaf variables evaluated in *Miconia rufa* species complex. **A.** Linear measurements. **B.** Variables related to leaf venation (V2 and V3: secondary and tertiary veins, respectively). **C.** Contour landmarks, centroid (C) and lines from the centroid to each point, representing centroid size. **D.** Contour line according to the Fourier Elliptic Descriptors.

el posible efecto del ambiente sobre las diferencias poblacionales en morfometría foliar. Dada la imprecisión inherente de las coordenadas, que no representan el punto exacto de ubicación del individuo muestreado, sino la zona general donde se ubican las poblaciones, los valores ambientales se asumieron como descriptores de áreas geográficas. Por ello, se calcularon promedios en parcelas circulares de un kilómetro de radio alrededor de cada punto.

De los modelos bioclimáticos del *WorldClim 2.0* (Hijmans & al. 2005), con 0,5° de resolución, se extrajeron las temperaturas y precipitaciones anuales medias (Bio 1 y Bio 12) y sus extremos mensuales (medias de los meses con valores mínimos y máximos: Bio 5, Bio 6, Bio 13 y Bio 14). La altitud y pendiente se tomaron del modelo digital de elevación *SRTM 4.0* (*Shuttle Radar Topography Mission*) (Sun & al. 2003), obtenido del *Consultative Group for International Agriculture Research Consortium for Spatial Information* (CGIAR-CSI) (<http://www.csi.cgiar.org>), con una resolución espacial de 26,8 m. Para cada zona se obtuvo el porcentaje de cobertura arbórea, por medio del producto satelital *Landsat Tree Cover* (2015), obtenido del *US Geological Survey Earth Resources Observation and Science Center* (<http://glovis.usgs.gov>). Este porcentaje para el área que ocupan las localidades muestreadas tiene una alta constancia en el tiempo, dado que no han

ocurrido eventos de deforestación intensa. Como un indicador de productividad y salud de la vegetación se obtuvo el índice de diferencia normalizada de vegetación (NDVI), a partir de la composición de máximos del trienio 2016-2018, descargado de la plataforma *Climate Engine* (Huntington & al. 2017). A pesar de incluir un periodo más corto que los muestreos, Cruz & al. (2020) demostraron que, a un grano temporal grueso, este índice de vegetación en la región de estudio ha permanecido relativamente estable.

Las condiciones climáticas también fueron descritas por medio del Índice Global de Aridez (*Global Aridity Index*) y del Potencial de Evapotranspiración (*Global Potential Evapotranspiration*). Estas son variables bioclimáticas derivadas del modelo *WorldClim*, que se consideran de alta importancia para la vegetación y se relacionan directamente a la forma y función de las hojas. Fueron estimadas y mapeadas a nivel global por Trabucco & Zomer (2009), cuyos productos están disponibles en el CGIAR-CSI. Finalmente, como indicador de heterogeneidad espacial del paisaje, se obtuvo el índice de Shannon, mapeado por Tuanmu & Jetz (2015) como expresión espacial a escala más amplia de las características foliares y la distribución de la vegetación en el paisaje. Toda la información geoespacial fue manipulada en *ArcGis v.10.5* (ESRI, Redlands, CA, USA).

Análisis de los datos

Todas las variables fueron descritas por sus estadísticos de tendencia central y exactitud (promedio y error estándar), la dispersión se evaluó por el rango del doble de la desviación estándar alrededor de la media, para evitar las asunciones contraindicadas de los intervalos de confianza paramétricos. Las variables foliares cumplieron con la premisa de la normalidad (según la prueba de Kolmogorov-Smirnov), por lo que las comparaciones pareadas entre regiones se hicieron con pruebas t de Student. Para aplastar la alta variabilidad, típica de las hojas, se promediaron las mediciones de todas las hojas de cada ejemplar y el resto del procesamiento se desarrolló con los promedios por individuo.

Las configuraciones de puntos clave fueron registradas por un Análisis Procrustes Generalizado y se trabajó con los consensos por individuo. Las imágenes binarizadas de las siluetas de las hojas fueron registradas por el eje central (registro de Bookstein) y superpuestas en el programa *ImageJ v.1.71* (Schindelin & al. 2015), para crear un mapa de calor que permitiera visualizar las formas promedio por localidades y dentro de las recolecciones tipo.

Los individuos fueron ordenados a través de un Análisis de Componentes Principales de las variables lineales y de forma; en el caso de los puntos clave se hizo un Análisis de *Eigenformas*, equivalente a un Análisis de Componentes Principales de conjuntos de coordenadas de puntos, en el programa *Past v.3.14* (Hammer & al. 2001). La capacidad de las variables foliares para identificar las poblaciones se comprobó por medio de un Análisis de Función Discriminante Lineal, con el método de *Backward stepwise*.

Los sitios de recolecta de las muestras fueron ordenados de forma multivariada, a través de un escalado multidimensional no métrico con sus características ambientales. La estadística descriptiva y las pruebas de significación se desarrollaron en el programa *Statistica v.10.0* (Statsoft 2011). La asociación general entre las características morfométricas de las hojas y las variables ambientales de las áreas de las localidades, fue evaluada a través de correlaciones entre las matrices de distancias, obtenidas de los componentes principales de variación de los Análisis de *Eigenformas*, donde se resumieron todas las variables cuantitativas de cada recolección tipo. Ello se realizó por medio de una prueba de Mantel con 10 000 permutaciones y distancia euclídeana, en el complemento *PopTool v.3.2* de *Microsoft Excel*. Se utilizó un nivel de significación (alfa) del 5 %.

RESULTADOS

Las hojas del grupo suroeste presentan lámina de lanceolada a estrechamente elíptica con ápice mayormente agudo, atenuado o ligeramente acuminado y la base de redondeada a obtusa. Tienen 77-209 mm de largo y 25-55 mm de ancho, con una relación largo/ancho del consenso de hojas para los individuos de este grupo de 3,4:1. En cambio, las del grupo noreste presentan lámina de lanceolada a muy estrechamente elíptica, ápice de atenuado a agudo y la base mayormente

obtusa, aguda o rara vez cuneada. Tienen 17-287 mm de largo y 15-54 mm de ancho y en consenso 4,5 veces más largas que anchas.

Las dimensiones lineales de las hojas entre los individuos del noreste y del suroeste de Cuba oriental mostraron diferencias estadísticamente significativas, solo en el largo promedio de las hojas (Figura 3A). La mayoría de los individuos del suroeste promediaron entre 109-137 mm de largo de las hojas, con tres individuos de hojas excepcionalmente largas, superiores a los 160 mm, que fueron los únicos cuyos valores superaron el largo promedio de los individuos del noreste. En las muestras procedentes de este último grupo existió un mayor rango de variabilidad en las longitudes medias de las hojas, la mayoría entre 104-210 mm. Dos ejemplares, procedentes de Cupeyal del Norte, tuvieron hojas de largo promedio superior a 230 mm.

El largo promedio de las hojas de la recolección tipo de *Miconia rufa* fue muy similar a la de *M. plumieriifolia*, y representaron con alta exactitud la media del largo de las hojas de los individuos de las localidades del suroeste. Sin embargo, fueron menores en comparación a la media de los individuos de localidades del noreste. El individuo procedente de sierra de Imías, localidad más al sur del grupo del noreste, constituye uno de los tres de hojas más pequeñas, donde también se encuentra uno de los provenientes de sierra de la Gran Piedra.

El ancho medio de las hojas no fue estadísticamente distinto entre regiones (Figura 3B), aunque ello pudiera deberse a la poca potencia por el tamaño de muestra. El individuo de sierra de Imías también estuvo entre los extremos menores para esta variable. En el otro extremo se encuentra uno de los individuos de sierra de la Gran Piedra, con las hojas más anchas de toda la muestra. Las recolecciones tipo tendieron a tener anchos pequeños en relación a la muestra total. El área foliar (Figura 3C) no mostró diferencias estadísticamente significativas; sin embargo, al ser una variable que se relaciona directamente con el largo y ancho de las hojas, mostró un comportamiento similar no solo con la primera de estas variables, sino que es semejante entre los grupos y mayormente en las localidades del noreste.

Las variables lineales relacionadas con la nervadura no mostraron diferencias estadísticas entre las hojas procedentes de ambas regiones (Figura 4). No obstante, al ser eliminado el efecto del tamaño de las hojas, aparecen diferencias significativas en la distancia de la base de la hoja al origen del par de venas secundarias y en la distancia media entre venas terciarias. Los individuos de sierra de la Gran Piedra tienden a tener los mayores valores, tanto en las variables absolutas como relativas. Las recolecciones tipo de ambos nombres, excepto en la distancia de la base al origen de la vena secundaria, tienen valores relativamente bajos dentro de la muestra. El ángulo medio de las venas terciarias también mostró diferencias estadísticamente significativas entre las hojas provenientes de las localidades del

noreste y las del suroeste (Figura 5), aproximadamente de 5°, como promedio, más agudo en las hojas de las poblaciones del noreste.

Las diferencias en la forma general de la lámina entre ambos grupos se constatan en el índice de forma (Figura 6A). Las hojas de este complejo de especies son de lanceoladas a muy estre chamente elípticas, ya que tienen tasas largo/ancho promedio superiores a 4:1. Sin embargo, existen diferencias significativas entre los grupos de individuos, siendo las hojas de la zona suroeste, más cortas y anchas con tasas medias de $3,43 \pm 0,48$ (DS), mientras que en las hojas de las poblaciones del noreste son de $4,56 \pm 0,56$ (DS), lo cual sugiere formas más angostas. Las hojas de los individuos de sierra de la Gran Piedra tuvieron las formas más extremas, estrechamente elípticas (tasa promedio de 2,78), acercándose a las formas elípticas o estrechamente ovadas, descritas por tasas de 2:1. La forma de las hojas de la recolección tipo de *Miconia rufa*

representa adecuadamente las formas de las localidades del noreste, pero no las del suroeste, las cuales en todos los casos tienen índices de forma inferiores. De forma general, la relación entre los largos y anchos de las hojas muestra una distribución segregada de las regiones consideradas (Figura 6B), con un área de superposición relativamente pequeña.

Los ángulos internos del ápice y de la base de las hojas (que no se muestran gráficamente porque la tendencia es casi idéntica a la del ápice) mostraron diferencias estadísticamente significativas entre áreas (Figura 6C). En todos los casos, los ápices son agudos, atenuados o ligeramente acuminados y las bases varían entre agudas, obtusas y cuneadas. La ausencia de significación estadística en los ángulos laterales (Figura 6D) es producto del efecto de tres individuos con valores extremos (*outliers*), que se salen del intervalo de dos veces la desviación estándar de la media y que sesgan la distribución. La base de las hojas más alargadas,

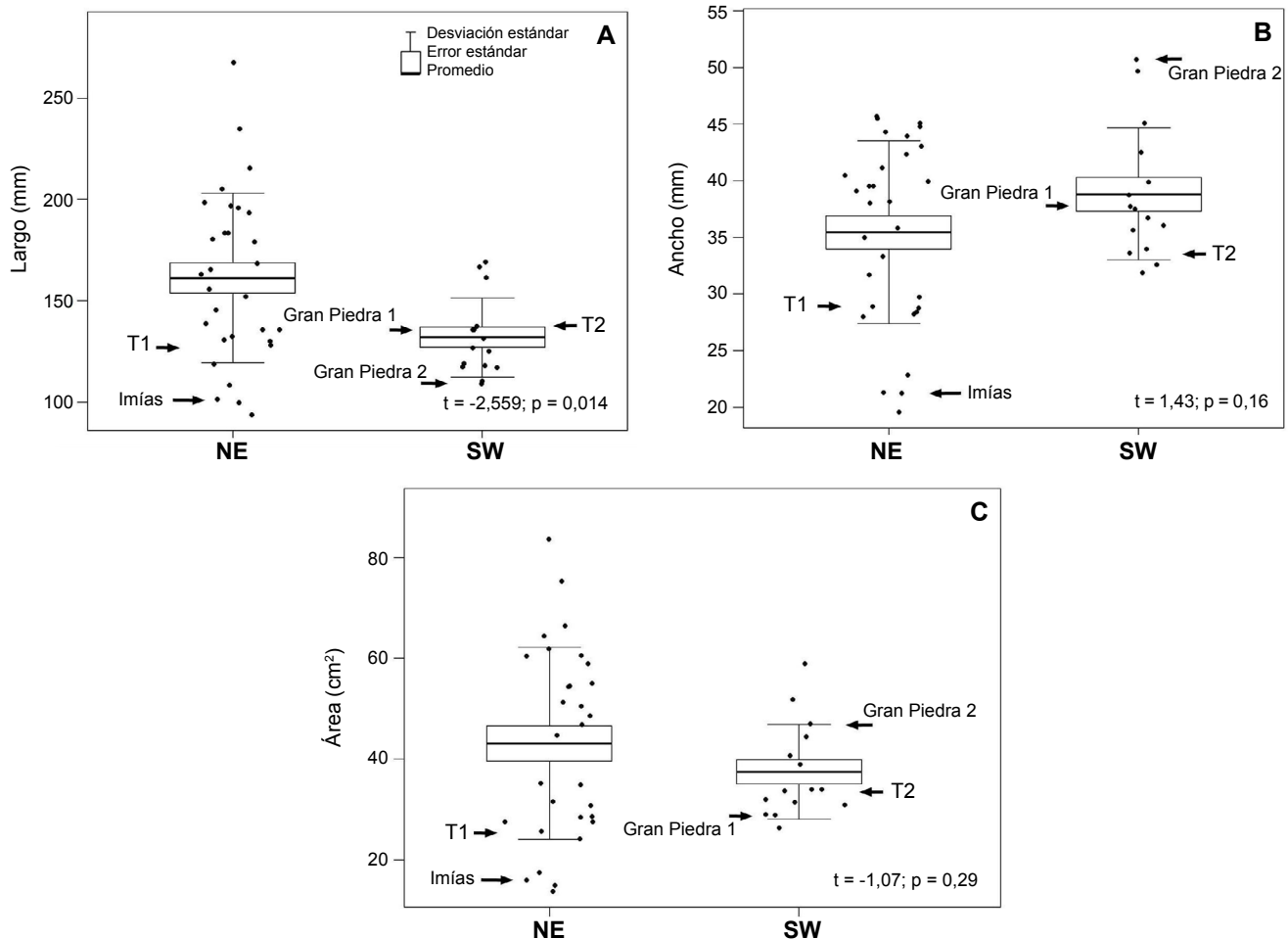


Fig. 3. Comparación del largo (A), ancho (B) y área de las hojas (C) entre los grupos de individuos del complejo de especies *Miconia rufa* del noreste (NE, n = 30) y suroeste (SW, n = 15) de Cuba oriental, mediante pruebas t de Student. Se identifican las muestras que corresponden a las recolecciones tipo de *M. rufa* (T1) y *M. plumieriifolia* (T2), así como los individuos de las sierras de la Gran Piedra e Imías. En cada caso se representa el promedio, el error y la desviación estándar.

Fig. 3. Comparison of length (A), width (B) and leaf area (C), among groups of individuals of *Miconia rufa* species complex from northeast (NE, n = 30) and southwest (SW, n = 15) of eastern Cuba, using Student's t tests. Samples corresponding to type collections of *M. rufa* (T1) and *M. plumieriifolia* (T2), as well as individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías are identified. In each case, the mean, standard error and standard deviation are represented.

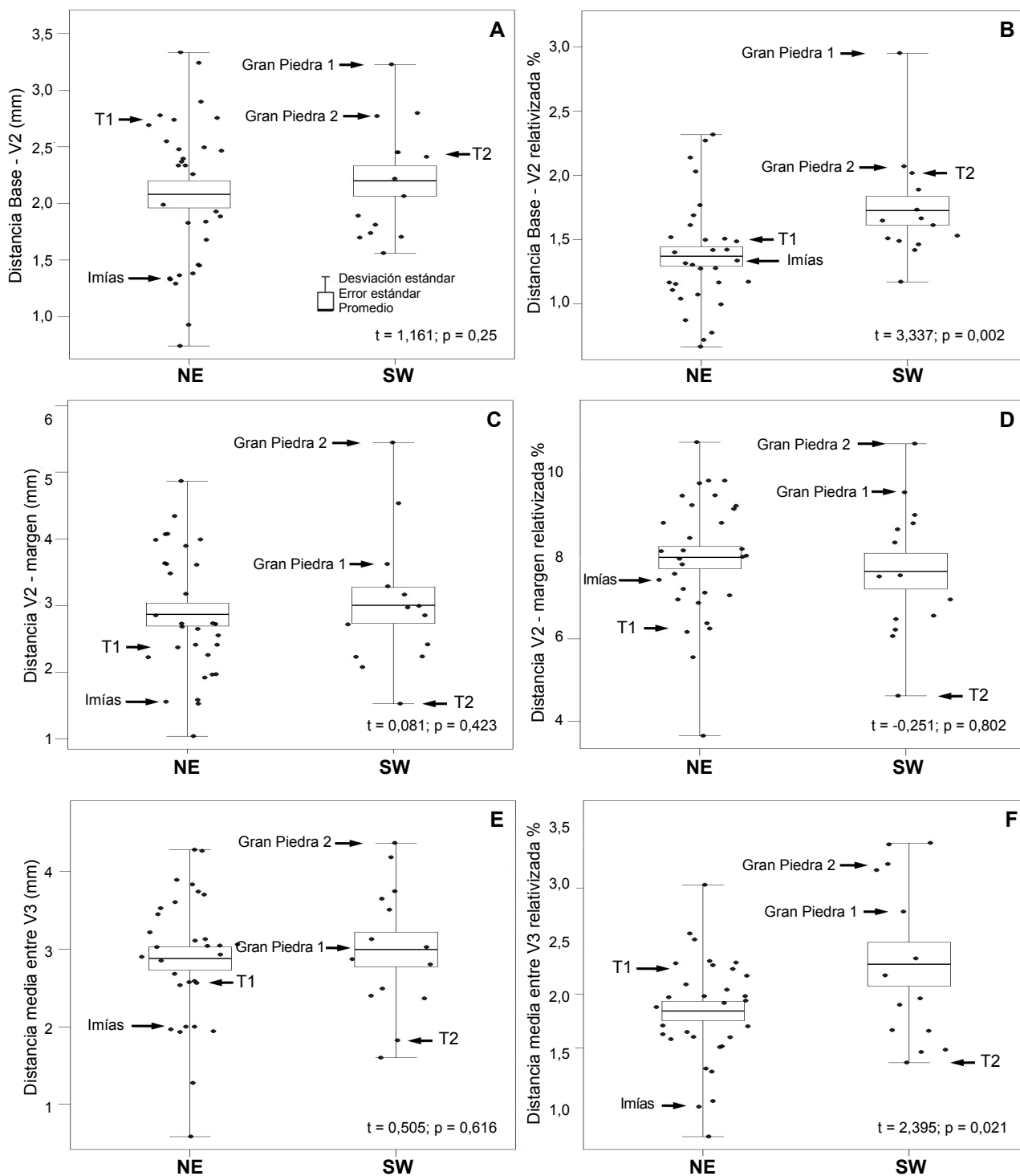


Fig. 4. Comparación de las variables de la nervadura foliar evaluadas (A, C y E) y relativizadas al tamaño absoluto de la hoja (B, D y F) entre los grupos de individuos del complejo de especies *Miconia rufa* del noreste (NE, n = 30) y suroeste (SW, n = 15) de Cuba oriental, mediante pruebas t de Student. Se identifican las muestras que corresponden a las recolecciones tipo de *M. rufa* (T1) y *M. plumieriifolia* (T2), así como los individuos de la sierras de la Gran Piedra e Imías. En cada caso se representa el promedio, el error y la desviación estándar.

Fig. 4. Comparison among variables of leaf venation evaluated (A, C and E) and relative to the absolute size of the leaf (B, D and F) between groups of individuals of *Miconia rufa* species complex from the northeast (NE, n = 30) and southwest (SW, n = 15) of eastern Cuba, using Student's t tests. Samples corresponding to type collections of *M. rufa* (T1) and *M. plumieriifolia* (T2), as well as individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías are identified. In each case, the mean, standard error and range are represented.

en los individuos de las poblaciones del noreste, tiende más a ser cuneada y en las hojas del suroeste es de redondeada a obtusa.

La tendencia central de las formas de las hojas, representada a través de un mapa de calor por la superposición entre las imágenes registradas (estandarizadas a un mismo largo), corrobora las diferencias detectadas cuantitativamente en sus formas (Figura 7A). Las hojas de los individuos de la zona suroeste son más anchas y los vectores de deformación de su consenso en relación a la recolección tipo de *Miconia rufa* (Figura 7B) son mucho mayores que los que aparecen en el consenso de las poblaciones del noreste. La recolección tipo de *M. plumeriifolia* tiene hojas de forma similar a las de la recolección tipo de *M. rufa*, excepto por un ligero ensanchamiento de la porción apical de la hoja. A partir de los consensos de los puntos clave del contorno se identifica a los individuos de sierra de la Gran Piedra como las formas más extremas (Figura 7C). Los individuos de las localidades del noreste tienen hojas más alargadas y las del ejemplar de sierra de Imías, a pesar de estar relativamente alejado de la mayoría de las localidades de su grupo, tuvieron una forma consistente con estas.

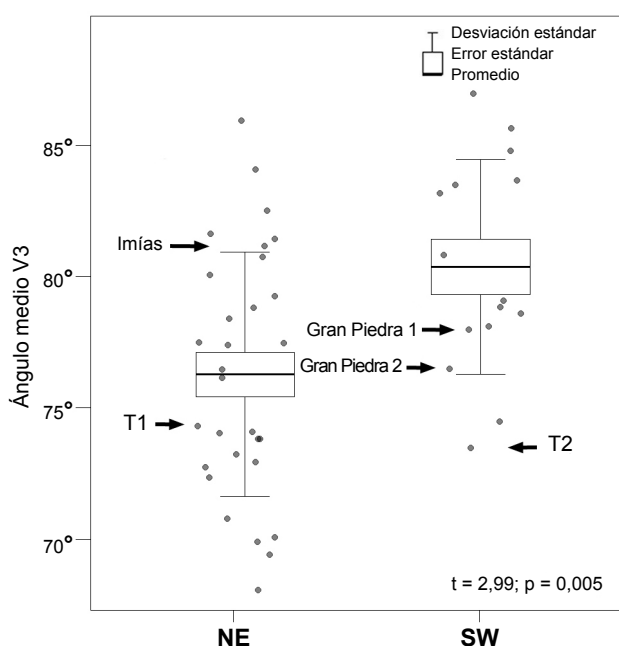


Fig. 5. Comparación del ángulo medio de las venas terciarias en relación con el eje de la hoja entre los grupos de individuos del complejo de especies *Miconia rufa* del noreste (NE, $n = 30$) y suroeste (SW, $n = 15$) de Cuba oriental, mediante una prueba t de Student. Se identifican las muestras que corresponden a las recolecciones tipo de *M. rufa* (T1) y *M. plumeriifolia* (T2), así como los individuos de las sierras de la Gran Piedra y Sierra de Imías. En cada caso se representa el promedio, el error y la desviación estándar.

Fig. 5. Comparison among mean tertiary veins angle in relation to leaf axis between *Miconia rufa* species complex groups from northeast (NE, $n = 30$) and southwest (SW, $n = 15$) of eastern Cuba, using Student's t tests. Samples corresponding to type collections of *M. rufa* (T1) and *M. plumeriifolia* (T2), as well as individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías are identified. In each case, the mean, standard error and range are represented.

El ordenamiento en el espacio de los componentes principales de varianza muestra de manera consistente la existencia de dos grandes grupos con baja superposición (Figura 8), tanto si se tienen en cuenta las medidas lineales, como los descriptores de la forma. Independientemente de la vía para caracterizar la forma de las hojas (por puntos clave o descriptores elípticos de Fourier), los resultados son consistentes y muestran un alto grado de diferencias entre las regiones consideradas. En la mayoría de los casos los dos ejemplares de sierra de la Gran Piedra se ubicaron hacia posiciones extremas. El ejemplar de sierra de Imías, aunque se aleja del resto de las poblaciones de su grupo en término de dimensiones, tiene hojas de forma consistente con estas. La recolección tipo de *Miconia rufa* tiende a ser más semejante a las poblaciones del noreste de la región, pero la de *M. plumeriifolia* se encuentra siempre en el borde del conjunto del suroeste, al mostrar características intermedias entre ambos grupos.

La existencia de diferencias significativas o tendencias distintas entre regiones no implica necesariamente que las variables consideradas puedan ser empleadas para la identificación de las poblaciones, por la alta variabilidad implícita en los rasgos foliares considerados. Por ello, se realizó un Análisis de Función Discriminante Lineal (Tabla I), cuyo modelo resultante seleccionó como variables significativas para la separación de las poblaciones la forma (puntaje del primer componente de los descriptores de Fourier y tercer componente de los puntos clave). La distancia de la base a la vena secundaria y el ángulo del ápice de la hoja, aunque no fueron necesarias para la discriminación, se identificaron como significativas (Tabla I). Para el grupo del suroeste se alcanzó un 96,6 % de clasificación correcta, mientras que para el noreste un 86,6 %, para un porcentaje total de clasificación correcta del 93,3 %, al ser únicamente confundidos tres individuos. Entre estos errores, se encuentra la recolección Bisse & Kohler HFC-9030 del noreste, confundida en el modelo como del suroeste, así como León LS-10925 y Ekman 14618 del suroeste, confundidas como del noreste.

Caracterización ambiental de las regiones de *Miconia rufa*

Los ejemplares fueron recolectados en zonas con altitudes medias entre 370 m (Bisse HFC-21338) y 1 602 m (León LS-10925). La mayor parte (32 recolecciones) se ubicaron en zonas de altitudes entre 670-990 m y 11 recolecciones se encontraron en zonas de altitudes superiores a 1 000 m. En relación con la pendiente media de las regiones, más de la mitad de los individuos aparecieron en zonas con pendientes medias entre 10° y 20°, pero nueve recolecciones se ubicaron en zonas escarpadas (pendientes medias entre 22° y 30°). Los nueve restantes estuvieron en zonas con bajas pendientes medias, entre 2° y 9°. Aunque generalmente se asocian las pendientes con las altitudes, en las zonas de recolectas existieron todas las combinaciones (zonas elevadas, pero de baja pendiente [mesetas], y zonas de baja altitud, pero con pendientes escarpadas). Según el modelo *WorldClim* la temperatura anual de las áreas varía entre 16,7-25,4 °C, con máximos en los meses cálidos de hasta 32,5 °C y mínimas de 9,9 °C.

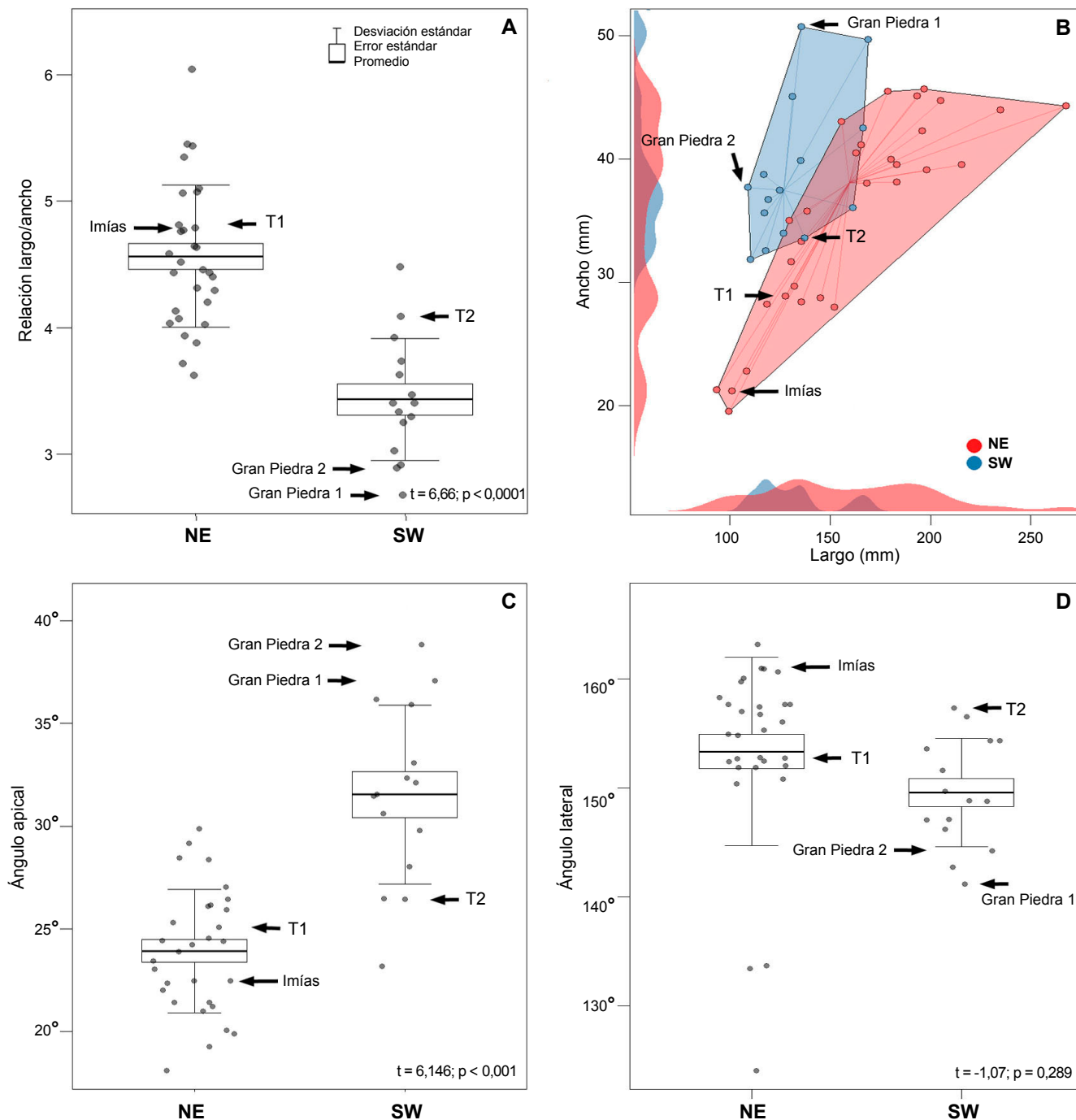


Fig. 6. Comparación de las formas de las hojas entre los grupos de individuos del complejo de especies *Miconia rufa* en el noreste (NE, $n = 30$) y del suroeste (SW, $n = 15$) de Cuba oriental, dadas por la relación largo/ancho (A-B), el ángulo apical (C) y el ángulo lateral (D), mediante pruebas t de Student. Se identifican las muestras que corresponden a las recolecciones tipo de *M. rufa* (T1) y *M. plumieriifolia* (T2), así como los individuos de las sierras de la Gran Piedra e Imías. En A y C-D se representan el promedio, el error y la desviación estándar. En B se muestra la distribución de la relación largo/ancho, las curvas sombreadas sobre los ejes representan las distribuciones de densidad de valores y las líneas indican la distancia de cada punto al centroide de la nube de puntos. En cada caso se representa el promedio, el error y la desviación estándar.

Fig. 6. Comparison of leaf shapes among groups of *Miconia rufa* species complex in populations from northeast (NE, $n = 30$) and southwest (SW, $n = 15$) of eastern Cuba, described by rate length/width (A-B), apical angle (C) and lateral angle (D), using Student's t tests. Samples corresponding to type collections of *M. rufa* (T1) and *M. plumieriifolia* (T2), as well as individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías are identified. In A and C-D the mean, standard error and standard deviation are represented. In B the distribution of the length/width ratio is shown, the shaded curves on the axes represent the value density distributions and the lines indicate the distance from each point to the centroid of the point cloud. In each case, the mean, standard error and range are represented.

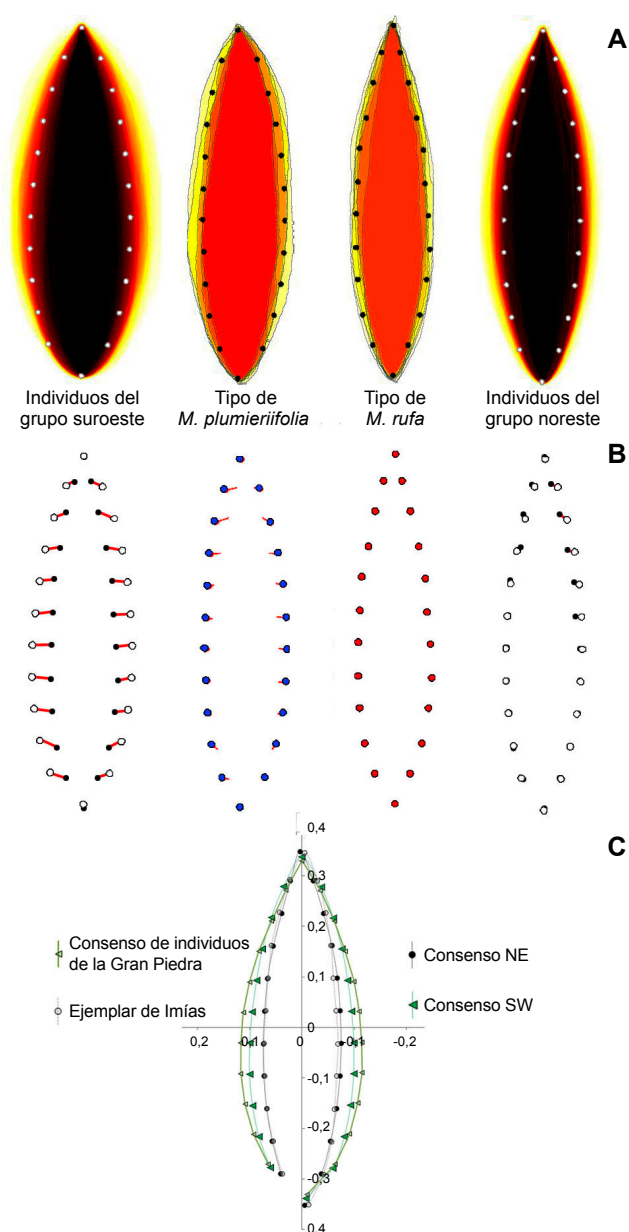


Fig. 7. Tendencia central de las formas foliares del complejo de especies *Miconia rufa* de los grupos del noreste y suroeste de Cuba oriental. **A.** Mapa de calor creado por la superposición de las imágenes de todas las hojas, se especifica para las hojas de las recolecciones tipo de *M. plumieriifolia* y *M. rufa*. **B.** Configuraciones consenso de cada grupo y vectores de deformación que indican las diferencias en relación al consenso de las hojas de la recolección tipo de *M. rufa*. **C.** Superposición de las configuraciones consenso de las hojas de ambos grupos, además se muestra el consenso de los individuos de las sierras de la Gran Piedra e Imías.

Fig. 7. Central trend of leaf shape of *Miconia rufa* species complex from northeast and southwest groups at eastern Cuba. **A.** Heat map created by overlapping all standardized leaf images compared with overlapped leaves contours from type collections of *M. plumieriifolia* and *M. rufa*. **B.** Consensus landmark configuration of each group and deforming vectors that indicate differences in relation to type collection consensus of *M. rufa*. **C.** Superposition of consensus landmark configurations of leaves from both groups; in addition, the consensus of individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías are shown.

Las precipitaciones varían entre 1 185 mm y 2 110 mm anuales. En todas las localidades las coberturas boscosas medias fueron muy elevadas, entre 80-90 % y los valores de NDVI fueron altos, entre 0,68 y 0,86. El ordenamiento de las localidades, según estas características ambientales cuantitativas por medio del escalado multidimensional no métrico, muestra una mayor heterogeneidad ambiental en las poblaciones del suroeste (Figura 9). La recolección tipo de *Miconia rufa* procedió de una localidad de características atípicas, muy diferentes a las de la zona sur oriental.

Relación entre morfología foliar y variables ambientales

Los ordenamientos generales en estos espacios para las variables cuantitativas foliares (Figura 10A) y de las variables bioclimáticas y geográficas (Figura 10B), solo con los primeros componentes, mostraron patrones de dispersión aparentemente no relacionados. Los puntajes de estos primeros componentes principales para cada tipo de variable no mostraron correlación (Figura 10C). Sin embargo, la prueba de Mantel entre las matrices de distancias, con todos los componentes significativos, mostró un coeficiente de asociación relativamente alto ($r_m = 0,263$) y significativo ($p < 0,001$). Esto sugiere que las diferencias foliares entre los grupos están relacionadas con las diferencias en las características ambientales.

DISCUSIÓN

Las características foliares suelen tener altas variabilidades intra e interpoblacionales y el género *Miconia* se ha descrito como altamente variable por la heterogeneidad de los atributos morfológicos que los caracterizan (Valerio 2020). En el presente estudio, aunque existe una alta variabilidad en las medidas, que pudiera estar relacionada con la diferencia en el número de muestras, es evidente que en las poblaciones del complejo de especies *M. rufa* existen distintas tendencias en los rasgos foliares entre regiones, de magnitud suficiente para discriminarlas. La tendencia más marcada en cuanto a dimensiones fue que las hojas de las poblaciones del noreste de Cuba oriental son más largas. El rango de valores fue superior (1,7-28,7 cm) al dado por Judd (2007) para *M. rufa* (8,8-19,5 cm). En los resultados del presente trabajo, a pesar de consistente en la mayor parte, se registran valores de largo de la hoja entre los más grandes de toda *M. sect. Chaenopleura* en las Antillas, superado solo por *M. subcompressa* Urb. que puede tener hojas de hasta 31,5 cm de largo (Judd & al. 2015). Dos de los ejemplares descritos en este estudio, procedentes de Cupeyal del Norte, superaron este rango en el largo de sus hojas, al promediar valores de 23,5 cm y 26,8 cm, con hojas que superaron los 28 cm. El individuo de hojas más pequeñas (9,3 cm) provino de una localidad de la sierra de Moa, entre Calinga y El Toldo, provincia de Holguín.

Aunque Judd (2007) plantea que el tamaño de las hojas no es particularmente útil en la delimitación de estas especies, es notable que las diferencias geográficas en los grupos estudiados son consistentes con la antigua separación entre *Miconia rufa* (descrita de especímenes colectados en Monte Libano y Monte Toro, Guantánamo) y *M. plumieriifolia* (descrita

de la Sierra Maestra, Turquino, Santiago de Cuba). Entre los resultados que soportan esta hipótesis y acentúan las diferencias geográficas, se encuentra que el 38 % (11 de 29) de los individuos del grupo del noreste tuvo largos de las hojas mayores que el máximo registrado en la muestra del suroeste. El 74 % de las combinaciones de diferencias pareadas entre individuos de ambos grupos resultó en valores de tamaño de efecto, que indican valores superiores en las poblaciones del noreste respecto a esta variable.

Las diferencias en las hojas entre estos dos grupos de individuos no fueron significativas solo en esta dimensión lineal, sino también en la forma, que se analiza luego de eliminar el efecto del tamaño. Las diferencias en formas fueron consistentemente descritas por todos sus indicadores, tanto el índice de forma como el ángulo del ápice, la relación entre largo y ancho, los contornos y los puntos clave. Con pocas excepciones, la forma de las hojas fue suficiente para clasificar la ubicación geográfica de los individuos en estos dos grupos.

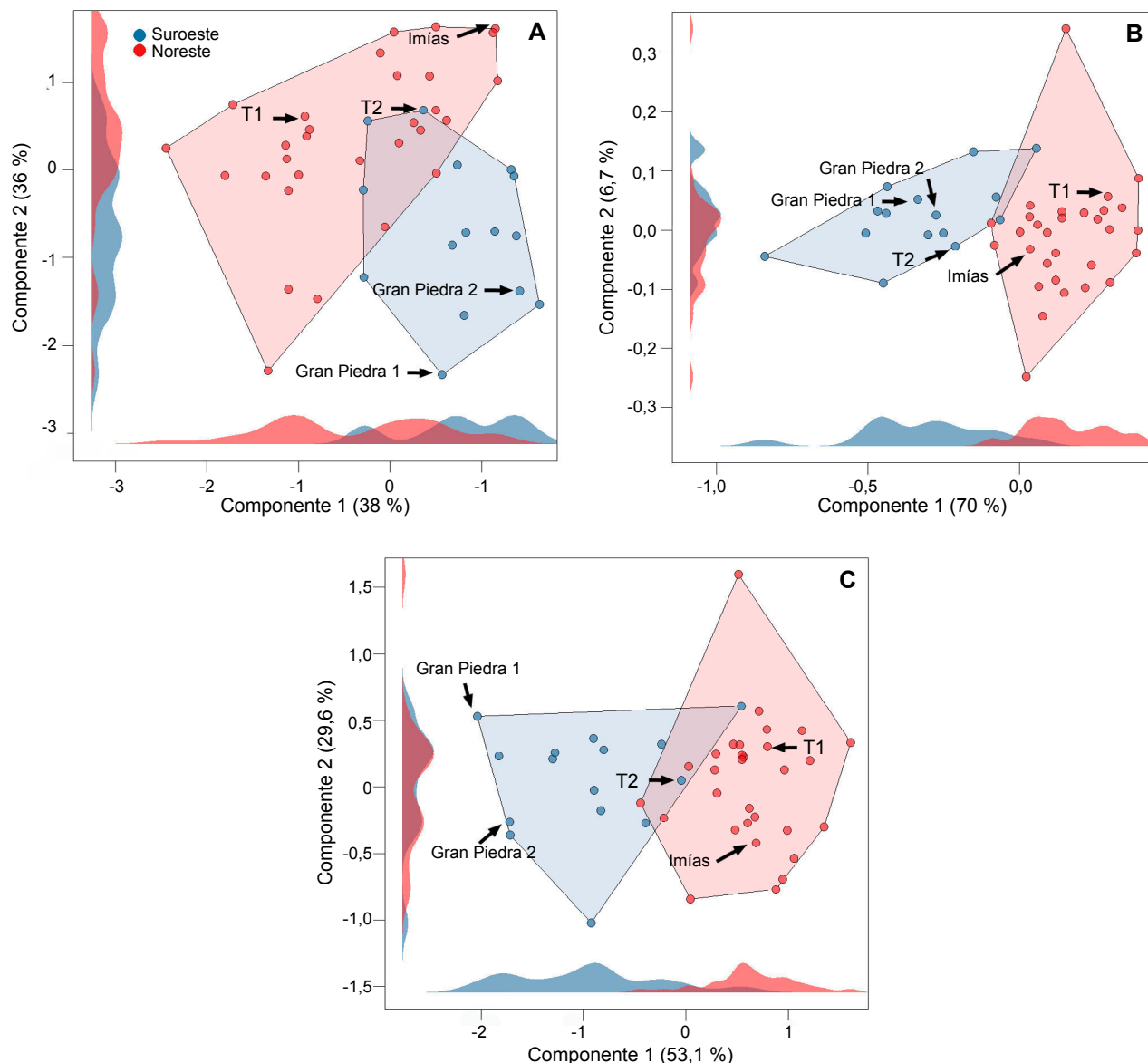


Fig. 8. Distribución de los individuos del complejo de especies *Miconia rufa* en los espacios de ordenamiento de los componentes principales de varianza de las medidas lineales de las hojas (A), de las curvaturas parciales de las configuraciones de 22 puntos clave sobre el contorno (B) y de los Descriptores Elípticos de Fourier (C). Las curvas sombreadas sobre los ejes representan las distribuciones de densidad de valores. Se identifican las muestras que corresponden a las recolecciones tipo de *M. rufa* (T1) y *M. plumieriifolia* (T2), así como los individuos de las sierras de la Gran Piedra e Imías.

Fig. 8. Distribution of individuals of *Miconia rufa* species complex in the ordering spaces of the principal components of variance of leaves lineal measurements (A), of main partial warps of 22 contour landmark configurations (B) and Fourier Elliptic Descriptors (C). Shaded curves over axis represent density distribution of values. Samples corresponding to type collections of *M. rufa* (T1) and *M. plumieriifolia* (T2), as well as individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías are identified.

TABLA I

Análisis de Función Discriminante Lineal (Lambda de Wilks: 0,253; aprox. $F(2,42) = 62,06$; $p < 0,001$) para clasificar los individuos del complejo de especies *Miconia rufa* por grupos mediante la morfometría de sus hojas, según su ubicación al noreste o suroeste de Cuba oriental

PC1 y PC3: puntajes del primer y tercer componente principal, respectivamente. V2: venas secundarias. *: variables con aporte significativo.

TABLE I

Linear Discriminant Function Analysis (Lambda of Wilks: 0,253; aprox. $F(2,42) = 62,06$; $p < 0,001$) to classified specimens by groups of *Miconia rufa* species complex by using leaf morphometric, according to their locations at northeast or southwest of eastern Cuba

PC1 and PC3: first and thirt main component scores, respectively. V2: secondary veins. *: variables with significant contribution.

Variables	Lambda de Wilks	Lambda parcial	F - (1,38)	p	1 - Tolerancia (R ²)
Variabes incluidas en el modelo					
Fourier - PC1*	0,984	0,257	121,485	0,000	0,273
Puntos clave - PC3*	0,339	0,745	14,378	0,000	0,273
Variabes no incluidas en el modelo					
Distancia Base a V2*	0,212	0,837	7,983	0,007	0,244
Ángulo del ápice*	0,225	0,891	5,013	0,031	0,914
Distancia Relativa Base a V2	0,233	0,920	3,545	0,067	0,174
Largo (mm)	0,235	0,928	3,164	0,083	0,255

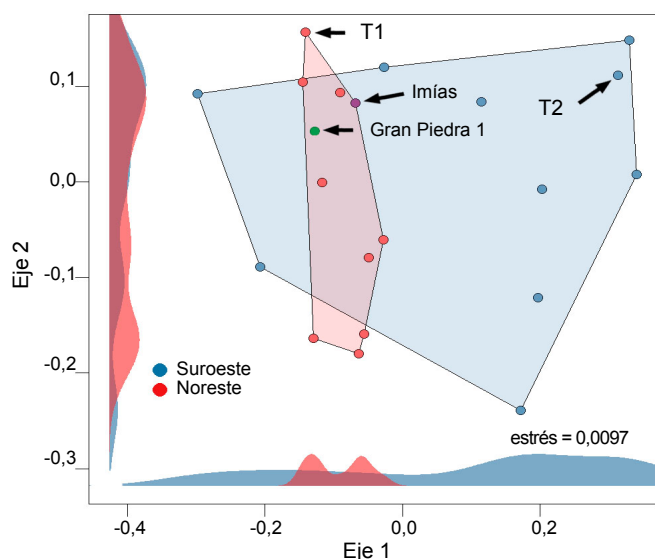


Fig. 9. Ordenamiento de las localidades del complejo de especies *Miconia rufa* incluidas en el presente estudio, según sus variables ambientales por medio de un escalado multidimensional no métrico. Las zonas sombreadas sobre los ejes representan las curvas de densidad de distribución de valores. Se identifican las localidades de las muestras que corresponden a las recolecciones tipo de *M. rufa* (T1) y *M. plumieriifolia* (T2), así como los individuos de las sierras de la Gran Piedra e Imías.

Fig. 9. Arrangement of localities of *Miconia rufa* species complex used in the current study, according its environmental properties by a non-metric multidimensional scaling. Shadowed curves over axis represent density distribution of values. Localities of the samples corresponding to type collections of *M. rufa* (T1) and *M. plumieriifolia* (T2), as well as individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías.

La variación en forma de estructuras morfológicas específicas se puede originar directamente de diferencias genéticas en los procesos del desarrollo o puede estar mediada por efectos epigenéticos (interacciones entre células, tejidos y su ambiente) (Klingenberg 2010). Es conocido que una parte significativa de las variaciones en la morfología y en el tamaño de las hojas, representan ajustes morfofisiológicos que pueden involucrar plasticidad fenotípica o diferencias genéticas (Canché-Delgado & al. 2011). De forma general, aunque las localidades fueron relativamente similares en las características ambientales consideradas, se detectó asociación significativa entre las diferencias en ambos tipos de variables, foliares y ambientales, que pudiese apoyar la hipótesis de una determinación local.

Majure & al. (2016) refieren diferencias en los atributos morfológicos de *Miconia argentimuricata* Majure & Judd, especie endémica de Cuba oriental de *M. sect. Lima*, que hacen fácilmente diferenciables las poblaciones de la Sierra Maestra de las de Baracoa y Moa. Estos autores encontraron marcadas diferencias en la forma de la lámina, ápice y color entre las dos regiones, aunque los caracteres evaluados eran lo suficientemente cohesivos para ubicar esas poblaciones geográficamente separadas dentro de una sola especie, lo cual es consistente con los resultados obtenidos en este trabajo. Valerio (2020) también demostró variaciones en las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas de individuos de *M. ligustroides* (DC.) Naudin entre localidades (en Brasil), y las relacionó con las condiciones de iluminación del ambiente y con algunas características físico-químicas del suelo, principalmente la alta concentración de manganeso, sin que estas diferencias tuviesen implicaciones taxonómicas.

Sin embargo, Borhidi (1991) señaló el efecto de metales pesados, presentes en los sustratos derivados de serpentinita, como una de las causas de especiación y el alto endemismo en la flora cubana. En este caso, los individuos de *Miconia rufa* del grupo del noreste habitan en ecotopos sobre suelos ferralíticos rojo oscuros derivados de serpentina (bosque pluvial montano, pinares y matorral xeromorfo subespinoso sobre serpentina), a diferencia de los individuos de sierra Maestra y sierra de la Gran Piedra, al suroeste, que habitan sobre suelos ferralíticos amarillentos lixiviados, de ácidos a muy ácidos y pobres en nutrientes (Borhidi 1991, Reyes 2012). Estos factores edáficos, unido a las barreras geográficas que existen entre ambos grupos, pueden estar contribuyendo a un proceso de especiación de las mismas. Dentro de *M. sect. Chaenopleura*, en Cuba existen ejemplos de vicarianzas ecológicas y geográficas entre especies muy relacionadas filogenéticamente y que por mucho tiempo se consideraban un solo taxón; tal es el caso de *M. alternifolia* (Griseb.) Alain, endémica de la sierra Cristal, y las cuchillas de Moa, de Toa y de Baracoa, al norte de Oriente, y *M. skeaniana* Judd de la Sierra Maestra al sur de Oriente (Judd 1994, 2007).

Los individuos de las sierras de Imías y la Gran Piedra representan extremos en la distribución dentro de cada zona geográfica estudiada, por ello merecen consideraciones específicas. Las características de sus ambientes respectivos fueron extremas, saliéndose del rango de sus grupos. De igual forma, las hojas de los individuos procedentes de estas localidades tuvieron características peculiares. El individuo de sierra de Imías estuvo entre los tres ejemplares de hojas más pequeñas, sus hojas notablemente más largas que estrechas, fueron consistentes en su forma con el resto de los individuos del noreste. Los dos individuos provenientes de sierra de la Gran Piedra, por otro lado, resaltaron tanto por las dimensiones lineales como por la forma de sus hojas, que fueron las más cortas y estrechamente elípticas, con índices de forma extremos, aunque fueron bastante diferentes entre ellos mismos. Estos resultados son solo de carácter preliminar por lo limitado del muestreo, lo que hace necesario aumentar el número de recolecciones y el estudio de la variación de los caracteres florales en las sierras de Imías y la Gran Piedra para confirmar estas diferencias.

Otro ejemplo de complejos de especies dentro de *Miconia* sect. *Chaenopleura* se ha definido en subespecies ecogeográficas de *M. subcompressa*, especie endémica de La Española y cercana desde el punto de vista filogenético con *M. rufa*, según Judd & al. (2015). En este contexto, los resultados sugieren que *M. rufa* debe ser considerada, por el momento, como un complejo de especies crípticas aún por resolver. No obstante, para confirmar esta hipótesis son necesarias investigaciones que combinen aspectos genéticos específicos con los análisis morfológicos cuantitativos y ambientales (Klingenberg 2010), a través de enfoques más integrativos. A pesar de estas limitaciones, la metodología seguida en este trabajo puede ser extrapolable a otras especies y situaciones de investigación, así como para aportar datos que soporten decisiones taxonómicas.

Los resultados de la morfometría de las hojas también llaman la atención sobre la recolección tipo de *Miconia rufa*, que solo representa con exactitud las dimensiones y formas de las poblaciones del norte. En el caso de la recolección tipo de *M. plumieriifolia*, actualmente considerada sinónimo de *M. rufa*, aunque tampoco puede considerarse representativo, tendió a ser más semejante en algunos aspectos a las poblaciones del suroeste. Si bien esto no quiere decir que la variación de las hojas tenga valor taxonómico, sí llama la atención que no siempre las recolecciones tipos son los ejemplos más representativos de la variabilidad geográfica de las especies que se describen a partir de ellos (Hitchcock 1921, Burkart 1937), ni sus localidades de colecta reflejan los ambientes típicos.

Un comentario final debe hacerse sobre los métodos empleados en este estudio y sus potenciales sesgos asociados. Aunque el empleo de los materiales herborizados es tradicional en las investigaciones botánicas y su uso ha aumentado con la digitalización y la incrementada accesibilidad por internet (Belhumeur & al. 2008, Cope & al. 2012), no se debe ignorar el efecto de la herborización y consecuente deshidratación del material sobre las dimensiones y formas de las hojas (Juneau & Tarasoff 2012, Parnell & al. 2013). Queenborough & Porras (2014) estimaron una disminución media del 8 % en el área de las hojas, luego del proceso de secado en 123 especies tropicales. Tomaszewski & Górkowska (2016) también detectaron marcadas variaciones en forma, dado que el cambio en las dimensiones no es igual en todas direcciones y depende de la infraestructura que provee la venación. Por estas razones, se debe ser cuidadoso al extrapolar estos resultados a condiciones de campo y siempre seguir la estrategia, tal como se hizo en el presente estudio, de no mezclar hojas de material herborizado con muestras de campo o frescas.

El método de mediciones digitales empleado sustituye las antiguas mediciones manuales con reglas y papel milimetrado (Fuentes & Rodríguez 1984, 1985). Varios programas se han desarrollado para ello, los cuales permiten la automatización del proceso con ventajas notables en velocidad, repetibilidad, precisión y eficiencia, además de contribuir a la mejor conservación de las muestras que pueden deteriorarse por la manipulación. El uso de imágenes digitales también permite el análisis de las formas de las hojas desde enfoques geométricos, de manera mucho más precisa que las descripciones verbales. La morfometría geométrica ofrece métodos que permiten medir, probar y visualizar diferencias en formas de manera eficiente, reproducible y estadísticamente potente, pero no ha sido tan explotada en estudios botánicos tanto como en zoológicos (Viscosi & Cardini 2011). En Cuba, varios autores han implementado estas técnicas digitales de procesamiento y extracción de datos foliares para la delimitación de entidades y análisis de su variación (e.g., Hernández 2014, Hernández & Falcón 2014, Falcón & al. 2018, Castañeda & Falcón 2020 y Medina & al. 2021).

Finalmente, el empleo de la información ambiental procedente de sensores remotos también debe utilizarse con precaución y ser considerada como exploratoria y preliminar.

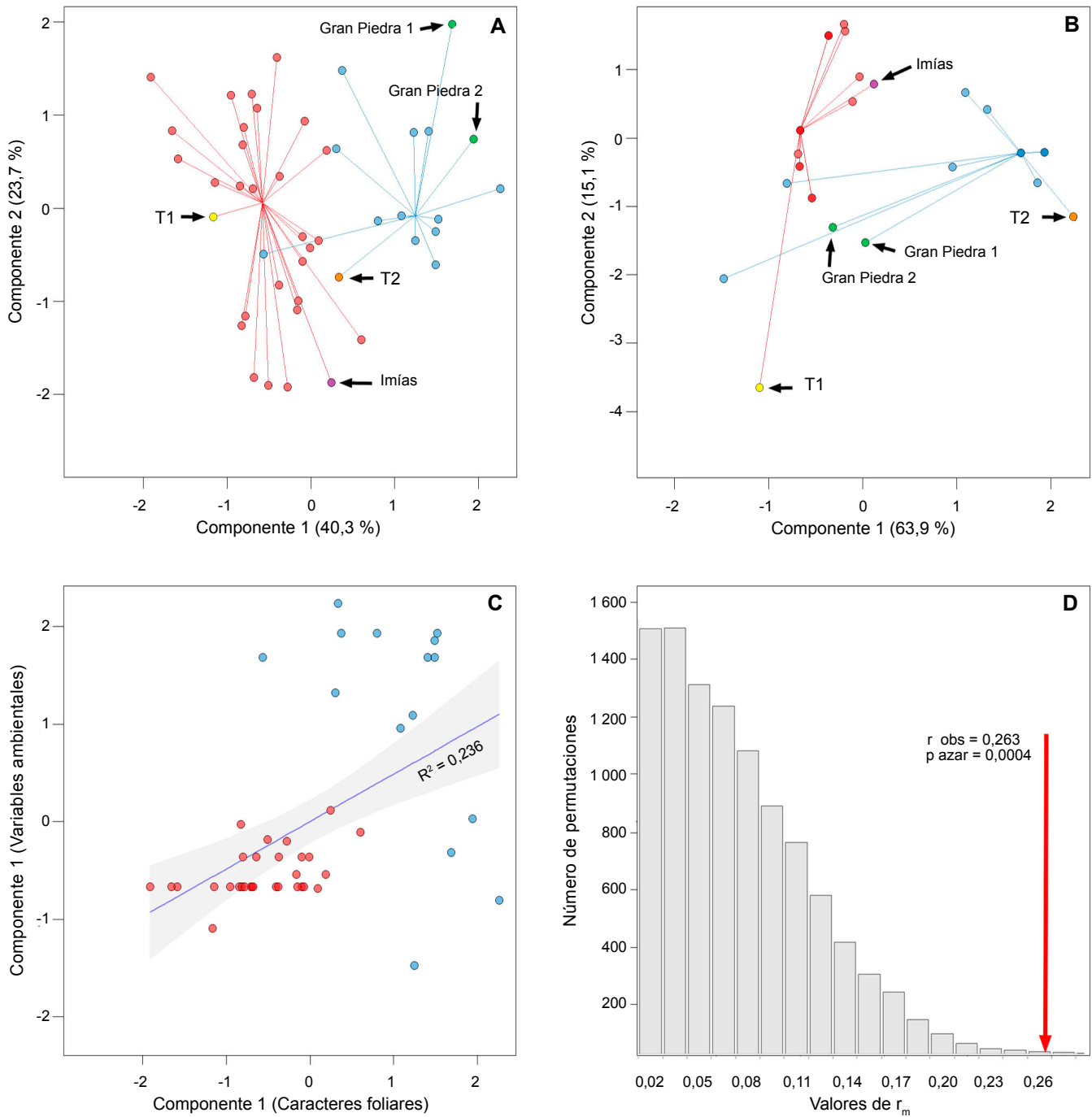


Fig. 10. A-B. Características morfométricas foliares del complejo de especies *Miconia rufa* (A) y condiciones ambientales de sus localidades (B), según las distancias en los espacios de ordenamiento de los componentes principales de varianza. Las líneas indican la distancia de cada punto al centroide de la nube de puntos; además, se resaltan las muestras que corresponden a las recolecciones tipo de *M. rufa* (T1) y *M. plumieriifolia* (T2), así como los individuos de las sierras de la Gran Piedra e Imías. **C.** Correlación entre los puntajes de los primeros componentes en ambos ordenamientos. **D.** Histograma de correlaciones aleatorias del modelo nulo de la prueba de Mantel, con la ubicación del índice de correlación observado y su probabilidad.

Fig. 10. A-B. Foliar morphometric characteristics of *Miconia rufa* species complex (A) and the environmental characteristics of their locations (B), according to the distances in the ordering spaces of the principal components of variance. The lines indicate distance from each point to the centroid of the point cloud; in addition, samples corresponding to type collections of *M. rufa* (T1) and *M. plumieriifolia* (T2), as well as individuals from mountains of the Gran Piedra and Imías are highlighted. **C.** Correlation between scores of the first variance main component in both spaces. **D.** Histogram of random simulated correlations of the Mantel test null model, showing the location and probability of the observed value.

Esta información es fuertemente dependiente de la escala y de la resolución espacial de las imágenes satelitales, y en muchas ocasiones depende de algún modelo matemático previo subyacente (Wang & al. 2010, Neumann & al. 2015). La incertidumbre en la ubicación de las coordenadas y la relativamente baja resolución espacial de esta información, de forma general, hace que sea más un reflejo de condiciones o características de áreas más amplias y no exactamente del sitio de ubicación de las muestras. Por estas razones, no deben interpretarse de forma directa y automática como las condiciones ecológicas óptimas para la especie, de la misma manera en que se interpretan sus análogas tomadas directamente en el campo. Los datos de sensores remotos no sustituyen a los de campo, dado que las mediciones tomadas *in situ* tienen un valor muy superior y se deben emplear solamente en estudios regionales que hacen impráctico un muestreo de campo exhaustivo o en ausencia de datos más precisos (Wang & al. 2009).

CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Miconia rufa* en las diferentes zonas geográficas mostraron diferencias morfométricas en las hojas, más marcadas en cuanto a formas que en dimensiones. Los grupos del noreste y del suroeste de Cuba oriental se diferencian estadísticamente en el largo y en los indicadores cuantitativos de las formas de las hojas, que fueron suficientes para discriminar la zona de procedencia con alta confiabilidad. Estas diferencias morfológicas de las hojas entre localidades estuvieron asociadas a diferencias en características ambientales. *Miconia rufa* debe ser considerada un complejo de especies o subespecies crípticas aún por resolver. No obstante, para confirmar esta hipótesis son necesarias investigaciones que incluyan un mayor número de muestras, específicamente de las poblaciones de la sierra de Imías y la Gran Piedra, así como mediciones de las estructuras florales. Las características morfométricas de la recolección tipo de *M. rufa* y *M. plumieriifolia* no son representativas de las poblaciones que tipifican, por lo que son necesarios otros estudios que esclarezcan el origen de los patrones espaciales de las diferencias foliares en este complejo de especies.

AGRADECIMIENTOS

A Lucas Majure por suministrar las fotografías de los isotipos de *Miconia rufa* de NY. A Dennis Denis por sus sugerencias para el análisis de los datos, su revisión y aportes al manuscrito. Los autores agradecen a *Planta!* y al personal del Departamento de Conservación Cupeyal del Norte del Parque Nacional Alejandro de Humboldt, en especial a Aysel García y Alexander López, por el apoyo en las expediciones para la recolección de parte de las muestras analizadas. A los revisores anónimos y editores de la Revista del Jardín Botánico Nacional que contribuyeron a mejorar la calidad del manuscrito. La investigación que da origen a los resultados presentados en la presente publicación recibió fondos del proyecto institucional del Jardín Botánico Nacional - Universidad de la Habana "2020-Estudios en taxonomía vegetal, florística y fitogeografía" y de la Oficina de Gestión de Fondos y Proyectos Internacionales bajo el código PN223LH010-018 del proyecto nacional "2021-Estudios taxonómicos y fitogeográficos en familias de la flora cubana".

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

F.L. Felipe diseñó el estudio, procesó las muestras, analizó los datos, diseñó las figuras y escribió la primera versión del manuscrito. E.R. Bécquer y E. Testé concibieron la idea original y recolectaron muestras de hojas en las poblaciones de Cupeyal del Norte. Todos los autores contribuyeron en la revisión del manuscrito y la discusión de los resultados.

CUMPLIMIENTO DE NORMAS ÉTICAS

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

Aprobación de ética: Todos los autores han llevado a cabo el trabajo de campo y la generación de datos de forma ética, incluida la obtención de permisos adecuados.

Consentimiento para la publicación: Todos los autores han dado su consentimiento para publicar este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alain. 1957. Flora de Cuba IV. Dicotiledóneas: *Melastomataceae* a *Plantaginaceae*. *Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat. Colegio "De La Salle"* 16.

Bécquer, E.R. & Michelangeli, F.A. 2011. *Miconia walterjuddii* (Miconieae: Melastomataceae), a new species from Cuba. *Brittonia* 63: 425-429. <https://doi.org/10.1007/s12228-011-9204-2>

Belhumeur, P.N., Chen, D., Feiner, S., Jacobs, D.W., Kress, W.J. & Ling, H. 2008. Searching the world's herbaria: A system for visual identification of plant species. Pp. 116-129. En: Forsyth, D., Torr, P. & Zisserman, A. (ed.). *Computer Vision—ECCV 2008*. Springer. Berlin & Heidelberg, Alemania. https://doi.org/10.1007/978-3-540-88693-8_9

Borhidi, A. 1991. *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Akadémiai Kiado. Budapest, Hungría.

Britton, N.L. 1923. Studies of west indian plants XI. *Bull. Torrey Bot. Club* 50: 45-46. <https://doi.org/10.2307/2479977>

Burkart, A. 1937. El concepto de "ejemplar tipo" y las fotografías de tipos conservadas en el Darwinion. *Darwiniana* 2(4): 150-153.

Castañeda, A. & Falcón, B. 2020. Caracterización morfológica de *Phyllanthus xpalidus* (Phyllanthaceae) y sus posibles parentales en Cajalbana, Pinar del Río, Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 41: 147-161.

Canché-Delgado, A., García-Jain, E., Vaca-Sánchez, M.S. & Cuevas-Reyes, P. 2011. Cambios en la morfología floral y foliar en *Crataegus tracyi*: importancia de la asimetría fluctuante como indicador de estrés ambiental. *Biológicas* 13(1): 44-49.

Cope, J.S., Corney, D., Clark, J.Y., Remagnino, P. & Wilkin, P. 2012. Plant species identification using digital morphometrics: A review. *Expert Syst. Appl.* 39: 7562-7573. <https://doi.org/10.1016/j.eswa.2012.01.073>

Cruz, D.D., Curbelo, E.A., Ferrer-Sánchez, Y. & Denis, D. 2020. Variaciones espaciales y temporales en el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada en Cuba. *Ecosistemas* 29(1): 1885.

Denis, D., Ramírez-Arrieta, V.M. & Pérez-Lanyau, R.D. 2020. Variación espacial de la morfometría foliar en manglares de La Habana, Cuba. *Revista Biol. Trop.* 68(2): 466-478.

Duminil, J., Kenfack, D., Viscosi, V., Grumiau, L. & Hardy, O.J. 2012. Testing species delimitation in sympatric species complexes: The case of an African tropical tree, *Carapa* spp. (Meliaceae). *Molec. Phylog. Evol.* 62: 275-285. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.020>

Falcón, B., de Vales, D. & Fuentes, S. 2018. Variabilidad morfológica en seis poblaciones de *Phyllanthus orbicularis* (Phyllanthaceae), especie endémica de Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 39: 13-27.

- Fuentes, V. & Rodríguez, N.N. 1984. Estudios en el género *Henoonia* Grisebach I. Morfología y biometría de las hojas. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 5(3): 29-40.
- Fuentes, V. & Rodríguez, N.N. 1985. Estudio en el género *Henoonia* Grisebach II. Variabilidad de las hojas de una población. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 6(3): 7-10.
- Goldenberg, R., Penneys, D.S., Almeda, F., Judd, W.S. & Michelangeli, F.A. 2008. Phylogeny of *Miconia* (*Melastomataceae*): Patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *Int. J. Plant Sci.* 169(7): 963-79. <https://doi.org/10.1086/589697>
- Grisebach, A. 1866. *Catalogus plantarum cubensium exhibens collectionem Wrightianam aliasque minores ex insula Cuba missas*. Apud Gulielmum Engelmann. Leipzig, Germany. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.177>
- Hammer, Ø., Harper, A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1): 9.
- Hernández, M. 2014. Identificación de las subespecies de *Magnolia cubensis* (*Magnoliaceae*) mediante análisis digital de imágenes de las hojas. *Revista Cub. Cienc. Biol.* 3(2): 53-60.
- Hernández, M. & Falcón, B. 2014. Variabilidad inter e intraespecífica en la morfología foliar de las especies cubanas de *Morella* (*Myricaceae*). *Biológicas* 16(1): 43-52.
- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60(1): 17-33.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Intern. J. Clim.* 25(15): 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hitchcock, A.S. 1921. The type concept in Systematic Botany. *Amer. J. Bot.* 8(5): 251-255. <https://doi.org/10.2307/2434993>
- Huntington, J.L., Hegewisch, K.C., Daudert, B., Morton, C.G., Abatzoglou, J.T., Mcevoy, D.J., & Erickson, T. 2017. Climate Engine. Cloud Computing and Visualization of Climate and Remote Sensing Data for Advanced Natural Resource Monitoring and Process Understanding. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 98(11): 2397-2410. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-15-00324.1>
- Judd, W.S. 1994. *Miconia skeaniana* (*Melastomataceae: Miconieae*), a new species from eastern Cuba. *Sida* 16(2): 225-231. <https://doi.org/10.2307/3391579>
- Judd, W.S. 2007. Revision of *Miconia* sect. *Chaenopleura* (*Miconieae, Melastomataceae*) in the Greater Antilles. *Syst. Bot. Monog.* 81 (2): 1-235.
- Judd, W.S., Bécquer, E.R. & Majure, L.C. 2017. First collection of *Miconia turquinensis* (*Melastomataceae: Miconieae*) with flowers, and comparison with *M. remotiflora*, a putative close relative. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 11(1): 161-167.
- Judd, W.S., Majure, L.C., Ionta, G.M. & Neubig, K.M. 2015. Taxonomic studies in the *Miconieae* (*Melastomataceae*). XIII. Systematics of *Miconia subcompressa*, a Hispaniolan endemic comprised of three eco-geographic subspecies. *Phytotaxa* 197: 61-83. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.197.2.1>
- Juneau, K.J. & Tarasoff, C.S. 2012. Leaf Area and Water Content Changes after Permanent and Temporary Storage. *PLoS ONE* 7: e42604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042604>
- Karbstein, K., Tomasello, S., Hodac, L., Dunkel, F., Daubert, M. & Hörandl, E. 2020. Phylogenomics supported by geometric morpho-
- metrics reveals delimitation of sexual species within the polyploid apomictic *Ranunculus auricomus* complex (*Ranunculaceae*). *Taxon* 69(6): 1191-1220. <https://doi.org/10.1002/tax.12365>
- Klingenberg, C.P. 2010. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nat. Rev. Genet.* 11: 623-635. <https://doi.org/10.1038/nrg2829>
- Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.F., & Van Groenendael, J.M. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytol.* 166(1): 73-82. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x>
- Majure, L.C., Bécquer, E.R. & Judd, W.S. 2016. Revision of the Lima clade (*Miconia* sect. *Lima, Miconiae, Melastomataceae*) of the Greater Antilles. *PhytoKeys* 72: 1-99. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.72.9355>
- Martínez, E. 2009. Relación entre morfología foliar de antófitos y factores abióticos en las principales pluvisilvas de la Región Oriental cubana. *Revista Biol. Trop.* 57(1-2): 235-256.
- Medina, B., Fiallo, J.L., de Vales, D., Pérez, L., García-Beltrán, J.A. & Falcón-Hidalgo, B. 2021. Análisis morfológico, nomenclatura y distribución geográfica de *Phyllanthus subcarnosus* (*Phyllanthaceae*) en Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 42: 107-118.
- Michelangeli, F.A., Judd, W.S., Penneys, D.S., Skee Jr., D.S., Bécquer Granados, E.R., Goldenberg, R. & Martin, C.V. 2008. Multiple events of dispersal and radiation of the tribe *Miconieae* (*Melastomataceae*) in the Caribbean. *Bot. Rev.* 74: 53-77. <http://dx.doi.org/10.1007/s12229-008-9004-x>
- Neumann, W., Martinuzzi, S., Estes, A.B., Pidgeon, A.M., Dettki, H., Ericsson, G. & Radeloff, V.C. 2015. Opportunities for the application of advanced remotely-sensed data in ecological studies of terrestrial animal movement. *Mov. Ecol.* 3: 8-12.
- Nicotra, A.B., Leigh, A., Boyce, C.K., Jones, C.S., Niklas, K.J., Royer, D.L. & Tsukaya, H. 2011. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Funct. Plant. Biol.* 38: 535-552.
- Parnell, J., Rich, T., McVeigh, A., Lim, A., Quigley, S. & Morris, D. 2013. The effect of preservation methods on plant morphology. *Taxon* 62: 1259-1265. <https://doi.org/10.12705/626.3>
- Queenborough, S.A. & Porras, C. 2014. Expanding the coverage of plant trait databases – A comparison of specific leaf area derived from fresh and dried leaves. *Plant Ecol. Divers.* 7: 383-388. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.777483>
- Ramírez-Arrieta, V.M. & Denis, D. 2020. Foliometrik: aplicación en lenguaje R para mediciones morfológicas automatizadas de hojas a partir de fotografías digitales. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 41: 15-23.
- Regalado, L., Ventosa, I. & Morejón, R. 2008. Revisión histórica de los herbarios cubanos con énfasis en las series de especímenes. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 29: 101-138.
- Reyes, O. 2012. Clasificación de la vegetación de la Región Oriental de Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 32-33: 59-7.
- Rohlf, F.J. 2015. The tps series of software. *Hystrix Ital. J. Mammal.* 26(1): 9-12. <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.1-11264>
- Schindelin, J., Rueden, C.T., Hiner, M.C. & Eliceiri, K.W. 2015. The ImageJ Ecosystem: An Open Platform for Biomedical Image Analysis. *Mol. Reprod. Dev.* 82: 518-529. <https://doi.org/10.1002/mrd.22489>
- StatSoft, Inc. 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10. <http://www.statsoft.com>

Sun, G., Ranson, K.J., Kharuk, V.I. & Kovacs, K. 2003. Validation of surface height from shuttle radar topography mission using shuttle laser altimeter. *Remote Sens. Environ.* 88: 401-411. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2003.09.001>

Thiers, B. 2021. *Index Herbariorum*: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. 16 de julio de 2021.

Tomaszewski, D. & Górkowska, A. 2016. Is Shape of a Fresh and Dried Leaf the Same? *PLoS ONE* 11(4): e0153071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153071>

Trabucco, A. & Zomer, R.J. 2009. Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database. CGIAR-CSI GeoPortal. <http://www.csi.cgiar.org>

Tsukaya, H. 2006. Mechanism of Leaf-Shape Determination. *Annu. Rev. Pl. Biol.* 57(1): 477-496. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105320>

Tsukaya, H. 2018. Leaf shape diversity with an emphasis on leaf contour variation, developmental background, and adaptation. *Semin. Cell Dev. Biol.* 79: 48-57. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.11.035>

Tuanmu, M. & Jetz, W. 2015. A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modeling. *Global Ecol. Biogeog.* 24: 1329-1339. <https://doi.org/10.1111/geb.12365>

Valerio, Z. 2020. Plasticidade fenotípica em *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin (*Melastomataceae*) em cerrado stricto sensu e floresta estacional semidecídua: dados morfoanatômicos, histoquímicos e fisiológicos. Tesis de Maestría. Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista.

Viscosi, V. & Cardini, A. 2011. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: A simplified protocol for beginners. *PLoS ONE* 6(10): e25630. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025630>

Wang, K., Franklin, S.E., Guo, X., He, Y. & McDermid, G.J. 2009. Problems in remote sensing of landscapes and habitats. *Prog. Phys. Geogr.* 33(6): 747-768.

Wang, K., Franklin, S.E., Guo, X. & Cattet, M. 2010. Remote sensing of ecology, biodiversity and conservation: a review from the perspective of remote sensing specialists. *Sensors* 10(11): 9647-9667.

Zúñiga, E. Á., Sánchez-González, A. & Granado, D. 2009. Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm. en el parque nacional los mármoles, Hidalgo, México. *Revista Chapingo Ser. Cienc. For. Ambient.* 15(2): 87-93.

ANEXO

ANEXO 1. Materiales de herbario empleados en la caracterización de la morfometría foliar del complejo de especies *Miconia rufa*

Acrónimos de los herbarios según Thiers (2021) y series de especímenes según Regalado & al. (2008). Para cada material se especifica el número de hojas digitalizadas para el análisis.

ANNEX 1. Herbarium materials used in the characterization of leaf morphometry of *Miconia rufa* species complex

Herbaria acronyms according to Thiers (2021) and specimen series according to Regalado & al. (2008). For each material used, leaf number digitized is specified.

Recolección	Fecha	Herbario	Hojas	Provincia: Localidad (coordenadas: Lat. N y Long. W)
López-Figueiras 873	28.I.1953	HAJB, NY #1130463	14	Santiago de Cuba: Junto al camino entre La Idalia y loma de la Gran Piedra (20,014363° y -75,641678°)
López-Figueiras 2628	18.III.1956	HAJB	5	Santiago de Cuba: Cordillera de la Gran Piedra (20,017523° y -75,614759°)
Bisse & Köhler HFC-6567	III.1968	HAJB (×2)	13	Holguín: Charrascales en el altiplano de la sierra de Moa (20,4853421° y -74,9100161°)
Bisse & Köhler HFC-8863	V.1968	HAJB (×2)	10	Guantánamo: sierra de Imías, monte nublado (20,168867° y -74,631779°)
Bisse & Köhler HFC-8974	V.1968	HAJB (×3)	24	Guantánamo: Monte Cristi, altiplano (20,3336670° y -75,0840043°)
Bisse & Köhler HFC-9030	V.1968	HAJB (×3)	10	Guantánamo: Monte Cristi, altiplano (20,3336670° y -75,0840043°)
Bisse & Duek HFC-9144	V.1968	HAJB (×2)	9	Granma: Sierra Maestra, Falda Norte Pico Bayamesa (20,049758° y -76,583333°)
Bisse & Lippold HFC-13802	29.III.1969	HAJB (×2)	11	Santiago de Cuba: Sierra Maestra, El Uvero, Loma Siberia (19,98333° y -76,56306°)
Bisse & Lippold HFC-14444	10.IV.1969	HAJB (×3)	11	Santiago de Cuba: Sierra Maestra, Alto de la Maestriza (20,053978° y -76,595240°)
Ekman 14618	25.VII.1922	NY #1130489	2	Santiago de Cuba: Sierra Maestra, Rocas en Loma Regino (20,010503° y -76,834149°)

ANEXO 1. Materiales de herbario empleados en la caracterización de la morfometría foliar del complejo de especies *Miconia rufa* (Continuación)

Acrónimos de los herbarios según Thiers (2021) y series de especímenes según Regalado & al. (2008). Para cada material se especifica el número de hojas digitalizadas para el análisis.

ANNEX 1. Herbarium materials used in the characterization of leaf morphometry of *Miconia rufa* species complex (Continue)

Herbaria acronyms according to Thiers (2021) and specimen series according to Regalado & al. (2008). For each material used, leaf number digitized is specified.

Recolección	Fecha	Herbario	Hojas	Provincia: Localidad (coordenadas: Lat. N y Long. W)
<i>Lippold HFC-16150</i>	20.III.1970	HAJB	6	Granma: Sierra Maestra, Pico Bayamesa (20,049758° y -76,583333°)
<i>Bisse & Lippold HFC-17924</i>	14.VIII.1970	HAJB	5	Holguín: sierra de Moa, al oeste de la Loma del Toldo (20,5038019° y -74,9251146°)
<i>Bisse HFC-21338</i>	3-5.II.1972	HAJB (×3)	8	Santiago de Cuba: Sierra Maestra, El Uvero, pluvisilva de la loma La Francia (19,98139° y -76,5392°)
<i>Bisse & al. HFC-44723</i>	21.IV.1981	HAJB (×4)	23	Holguín: sierra de Moa entre Calinga y loma del Toldo (20,520678° y -74,90663°)
<i>Álvarez & al. HFC-54875</i>	23.VII.1984	HAJB (×2)	3	Santiago de Cuba: Guamá, subida al Pico Cuba entre El Caldero y Pico Cuba (19,983018° y -76,849297°)
<i>Álvarez & al. HFC-64375</i>	14.V.1988	HAJB	4	Granma: Guisa, Bayamesa (20,049758° y -76,583333°)
<i>Álvarez & al. HFC-64777</i>	20.V.1988	HAJB (×5)	16	Granma: Buey Arriba, Alto Escudero (20,02571° y -76,69681°)
<i>Bécquer & Veloso HFC-81128</i>	4.VII.2003	HAJB (×3)	6	Santiago de Cuba: Guamá, entre Pico Joaquín y Turquino (20,009993° y -76,834192°)
<i>Bécquer HFC-81649</i>	19.XI.2003	HAJB (×2), NY #2103891	6	Santiago de Cuba: Guamá, entre Pico Joaquín y Turquino (20,009993° y -76,834192°)
<i>Bécquer HFC-81653</i>	19.XI.2003	HAJB (×3)	15	Santiago de Cuba: Guamá, Turquino entre Paso de las Angustias y Pico Cuba (20,004957° y -76,852644°)
<i>Claro s.n.</i>	20.I.1987	HAJB	3	Holguín: sierra de Moa (20,52922° y -74,9147°)
<i>Falcón & al. HFC-88858</i>	26.VII.2016	HAJB	7	Holguín: Sagua de Tánamo, Parque Nacional Alejandro de Humboldt, Cupeyal del Norte camino a Castro (20,4656° y -75,0776°)
<i>Bécquer & al. HFC-90599</i>	12.VIII.2019	HAJB (×3)	26	Guantánamo: Yateras, Parque Nacional Alejandro de Humboldt, camino a Cupeyal desde Municiones (20,42312° y -75,056°)
<i>Bécquer & al. HFC-90632</i>	16.VIII.2019	HAJB	2	Holguín: Sagua de Tánamo, Parque Nacional Alejandro de Humboldt, Cupeyal del Norte, camino a Castro, entre la estación y Loma Roja (20,4656° y -75,0776°)
<i>Bécquer & al. s.n. 1-12</i>	16.VIII.2019	HAJB	5-8	Holguín: Sagua de Tánamo, Parque Nacional Alejandro de Humboldt, Cupeyal del Norte, camino a Castro, entre la estación y Loma Roja (20,4656° y -75,0776°)
<i>Bécquer & al. HFC-90612</i>	14.VIII.2019	HAJB	7	Holguín: Moa, camino a Cupeyal desde Alto Caña Brava (20,4851° y -75,0487°)
<i>Bécquer & al. s.n. 13-16</i>	14.VIII.2019	HAJB	5-9	Holguín: Moa, camino a Cupeyal desde Alto Caña Brava (20,4851° y -75,0487°)
<i>León LS-10925</i>	VI.1923	HAC (×2), NY #658692	9	Santiago de Cuba: Sierra Maestra, Pico Turquino (19,989400° y -76,832457°)
<i>Wright 2524=304</i>	1860-?	GOET #8018	3	Guantánamo: Monte Líbano (20,302732° y -75,149733°). Localidad inferida a partir de Judd (2007).
<i>Wright 2524=736</i>	1860-?	GOET #8019	4	Guantánamo: Monte Toro (20,34° y -75,206°). Localidad inferida a partir de Judd (2007).
<i>Wright 2524</i>	1860-1864	NY #658694	2	Guantánamo: Monte Toro (20,34° y -75,206°). Localidad inferida a partir de Judd (2007).