

# Límites morfológicos y ecológicos de las especies del género *Danaea* (*Marattiaceae*) en Cuba

## Morphological and ecological limits of the species of the genus *Danaea* (*Marattiaceae*) in Cuba

Ana Gabriela López-García<sup>1\*</sup>, Carlos Sánchez<sup>1</sup> & Ernesto Testé<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana, Carretera "El Rocio" km 3½, Boyeros, La Habana, Cuba. C.P. 19230. <sup>2</sup>School of Archaeology and Maritime Cultures, University of Haifa, 199 Aba Koushy Ave., Mount Carmel, 3498838 Haifa, Israel. <sup>3</sup>DIADÉ, Institut de Recherche pour le Développement, 911 Avenue Agropolis, 34394 Montpellier, Francia. \*Autor para correspondencia (e-mail: [anafbio19995@gmail.com](mailto:anafbio19995@gmail.com)).

### RESUMEN

El género *Danaea* cuenta con alrededor de 50 especies en el mundo. En Cuba, los estudios sobre este género discrepan en cuanto al número de especies registradas. El objetivo del presente trabajo fue precisar los límites morfológicos y ecológicos de las especies de *Danaea* presentes en el país. Se midieron 10 variables morfológicas cuantitativas en 69 especímenes de herbario y 20 variables ecológicas en 188. Estos especímenes fueron identificados como *Danaea trinitatensis* (31), *D. jamaicensis* (19), *D. jenmanii* (15) y *D. nodosa* (4). Para explorar si existían patrones de agrupamiento de los datos morfológicos y ecológicos se realizaron análisis de componentes principales (ACP). Con las variables morfológicas se desarrollaron simulaciones de Monte Carlo (técnica estadística) para determinar si existían diferencias significativas entre las especies. Las variables morfológicas que más aportaron al ACP fueron el largo y ancho de las pinnas mediales, el largo de las pinnas basales y el ancho de la lámina. Se detectaron diferencias significativas entre especies en todas las variables. Las variables ecológicas que más aportaron al ACP fueron la elevación sobre el nivel del mar y cuatro variables asociadas a las precipitaciones (bio12, bio16, bio18, bio13). En Cuba, se registraron cuatro especies de *Danaea*, todas localizadas en el centro y oriente del país y solo dos se encontraron, además, en el occidente (*D. trinitatensis* y *D. nodosa*). Estas especies pudieron ser delimitadas a través de la evaluación de caracteres morfológicos cuantitativos, se presentó una clave para su identificación. Asimismo, las especies mostraron requerimientos de hábitat similares.

**Palabras clave:** caracteres cuantitativos, delimitación de especies, helechos eusporangiados, Marattiales, variables bioclimáticas

### ABSTRACT

The genus *Danaea* has about 50 species in the world. In Cuba, studies on the genus differ in terms of the number of species recorded. The objective of this work was to specify the morphological and ecological limits of the *Danaea* species present in the country. Ten quantitative morphological variables were measured in 69 specimens and 20 ecological variables in 188. The herbarium specimens were identified as *Danaea trinitatensis* (31), *D. jamaicensis* (19), *D. jenmanii* (15) and *D. nodosa* (4). To explore whether there were clustering patterns of the morphological and ecological data, principal component analyzes (PCA) were performed. With the morphological variables, Monte Carlo simulations were carried out to determine if there were significant differences between the species. The morphological variables that contributed most to the PCA were the length and width of the medial pinnae, the length of the basal pinnae, and the width of the lamina. Significant differences between species were detected in all variables. The ecological variables that contributed the most to the PCA were elevation above sea level and four variables associated with precipitations (bio12, bio16, bio18, bio13). Four species of *Danaea* were present in Cuba, all of them were located in the center and east of the country and only two were also found in the west (*D. trinitatensis* and *D. nodosa*). They could be delimited through the evaluation of quantitative morphological characters, a key for their identification was presented. Likewise, the species presented similar habitat requirements.

**Keywords:** quantitative characters, species delimitation, eusporangiate ferns, Marattiales, bioclimatic variables

**Citación:** López-García, A.G., Sánchez, C. & Testé, E. 2024. Límites morfológicos y ecológicos de las especies del género *Danaea* (*Marattiaceae*) en Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 45: 135-146.

**Recibido:** 13 de junio de 2024. **Aceptado:** 09 de septiembre de 2024. **Publicado en línea:** 22 de noviembre de 2024. **Editor encargado:** Luis Manuel Leyva.

### INTRODUCCIÓN

El género *Danaea* Sm., con alrededor de 50 especies (PPG I 2016), constituye el único género exclusivamente neotropical de la familia *Marattiaceae* (Christenhusz 2024). Su distribución abarca desde México hasta Brasil e incluye el Caribe (Murdock 2008a); habitan mayoritariamente en ecosistemas boscosos, desde bajas altitudes hasta bosques montanos (Proctor 1989). A diferencia de otros géneros de la familia, *Danaea* presenta un marcado dimorfismo foliar, caracterizado por hojas fértiles con láminas contraídas o reducidas, las cuales portan los sinangios inmersos en el tejido foliar (Moran 2022). Los sinangios son dehiscentes a través de poros apicales

(Rolleri & al. 2003). Sus pecíolos presentan a menudo nudos hinchados (Moran 2022), que también pueden encontrarse en las uniones de hoja al tallo y de las pinnas al raquis. La circunscripción de *Danaea* no ha sido objeto de grandes debates (Murdock 2008a), debido a las sinapomorfias que soportan su monofilia (Christenhusz & al. 2007, Murdock 2008b), incluso, en ocasiones, ha sido considerada como una familia independiente (de Vriese & Harting 1853, Pichi Sermolli 1977).

La taxonomía del género *Danaea* en el Neotrópico ha sido ampliamente debatida, con numerosos cambios en los

límites de especies en el siglo XX y XXI. Underwood (1902) reconoce 15 especies, Tryon & Stolze (1989) estiman entre 20-25, Rolleri (2004) acepta 17 y asume una gran cantidad de nombres como sinónimos. Posteriormente, Christenhusz & al. (2007) registran un aproximado de 50 especies, cifra que coincide con la propuesta de PPG I (2016). Recientemente, Keskiniva & al. (2024) reconocen un total de 79 especies para el género.

En Cuba, el primer trabajo sobre *Danaea* fue realizado por Duek (1971, 1972), quien reconoce la presencia de *D. nodosa* (L.) Sm., *D. elliptica* Sm., *D. jamaicensis* Underw. y *D. wrightii* Underw. Por su parte, Proctor (1985, 1989) plantea que en el país se encuentran cuatro especies del género, pero en lugar de *D. wrightii*, considera a *D. jenmanii* Underw. Los últimos estudios del grupo para Cuba fueron los realizados por Caluff & Shelton (2020) quienes reconocen seis especies y un híbrido natural, y el de Sánchez (2021) quien reconoce cinco especies. Posteriormente, Keskiniva & al. (2024), registran cuatro especies para Cuba *D. jamaicensis*, *D. jenmanii*, *D. nodosa* y *D. trinitatensis* Christenh. & Tuomisto.

“Los estudios previos sobre el género *Danaea* en Cuba se han limitado principalmente a inventarios de especies, sin profundizar en aspectos fundamentales para su delimitación taxonómica, como la morfología, ecología, genética o filogenia. Por ello, esta investigación tiene como objetivo determinar los límites morfológicos y ecológicos de las especies de *Danaea* presentes en Cuba.

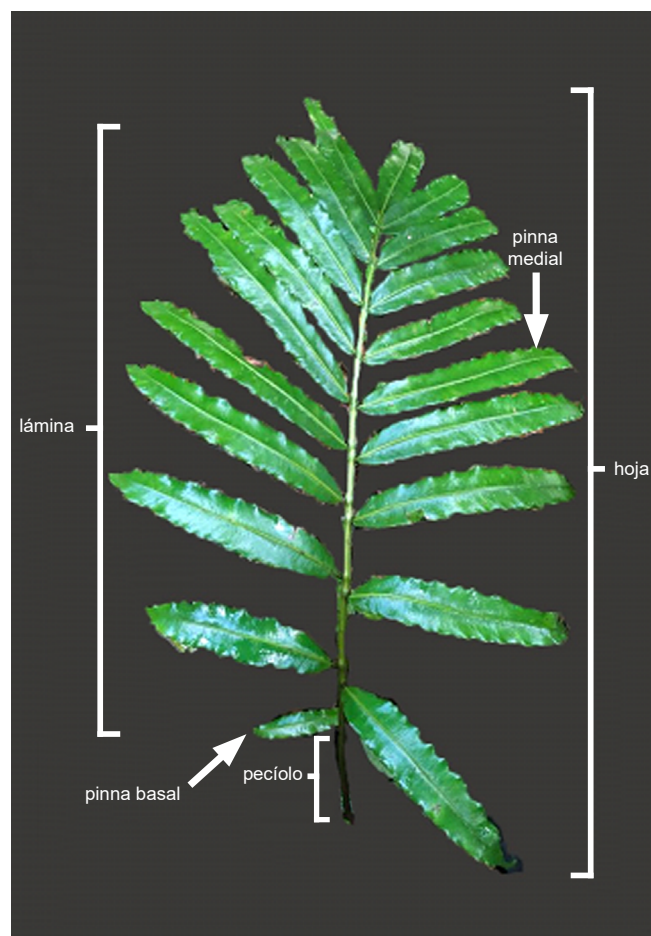
## MATERIALES Y MÉTODOS

### Variables morfológicas

Se examinaron 69 materiales cubanos de *Danaea* depositados en los herbarios: BSC, HAC y HAJB (acrónimos según Thiers 2024). Los materiales cubanos consultados se muestran en Anexo 1 y las Series de Herbarios se citan según las recomendaciones de Regalado & al. (2010). Estos fueron identificados como *Danaea trinitatensis* (31), *D. jamaicensis* (19), *D. jenmanii* (15) y *D. nodosa* (4) de acuerdo con lo propuesto por Keskiniva & al. (2024). De cada espécimen de herbario se midieron 10 caracteres morfológicos cuantitativos en las hojas estériles de individuos maduros: largo de la hoja, largo del pecíolo, cantidad de nudos en el pecíolo, largo y ancho de la lámina, cantidad de pares de pinnas, largo y ancho de las pinnas basales y largo y ancho de las pinnas mediales (Fig. 1). Las mediciones se realizaron con una regla milimetrada ( $\pm 0,5$  mm).

La variabilidad de los datos morfológicos y la identificación de patrones de agrupamiento se llevaron a cabo mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP). La significación estadística de las diferencias entre especies para cada variable medida se evaluó mediante un análisis de simulaciones de Monte Carlo, con 1 000 permutaciones aleatorias y un nivel de significación de  $\alpha = 0,01$ . Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el uso del programa R v. 4.2.0 (R Core Team 2022). La representación gráfica de las

comparaciones gráficas de variables entre especies se realizó en el paquete de R Extended Boxplot Graphics (Ramírez-Arrieta 2020).



**Fig. 1.** Estructuras de la hoja estéril medidas en el análisis morfológico de *Danaea* en Cuba.

**Fig. 1.** Sterile leaf structures measured in the morphological analysis of *Danaea* in Cuba.

### Variables ecológicas

Los análisis ecológicos realizados se basaron en un conjunto de 188 especímenes, de los cuales 69 fueron utilizados para un análisis morfológico y los 119 restantes se incluyeron en el análisis de variables ecológicas, los cuales también fueron previamente identificados como *D. jamaicensis* (26), *D. jenmanii* (29), *D. nodosa* (82) y *D. trinitatensis* (51). Esta diferencia en el número de especímenes en ambos análisis se debe a la falta de algunas estructuras en muchos materiales, principalmente debido al tamaño de las hojas, que pueden superar el tamaño de los pliegos de los ejemplares en los herbarios.

Las localidades de estos 188 materiales de herbario (Anexo 1) fueron georreferenciadas. Mediante el uso del programa *ArcGis v.10.2* (ESRI 2013), se visualizaron estas coordenadas en un mapa de distribución. Con base en dichas coordenadas, se extrajeron los valores de 19 variables bioclimáticas y el modelo digital de elevación (h) de la base de datos Worldclim

([www.worldclim.com](http://www.worldclim.com); Hijmans & al. 2005), para un total de 20 variables ecológicas. Los datos obtenidos fueron sometidos a un ACP utilizando el programa R v.4.2.0 (R Core Team 2022).

**RESULTADOS**

**Análisis de las variables morfológicas**

El ACP mostró que existe agrupamiento de los datos morfológicos de las especies (Figura 2). Sin embargo, gráficamente no es posible diferenciar con total certeza cada una de ellas debido a la superposición de las nubes de puntos de *Danaea trinitatensis* con *D. nodosa* y *D. jamaicensis*, así como la superposición de las nubes de *D. jamaicensis* con *D. jenmanii*. Los dos primeros componentes logran explicar el 94,4 % de la variabilidad de los datos, en donde las variables que más contribuyen al ACP son el largo y el ancho de las pinnas mediales, el largo de las pinnas basales y el ancho de la lámina (Anexo 2).

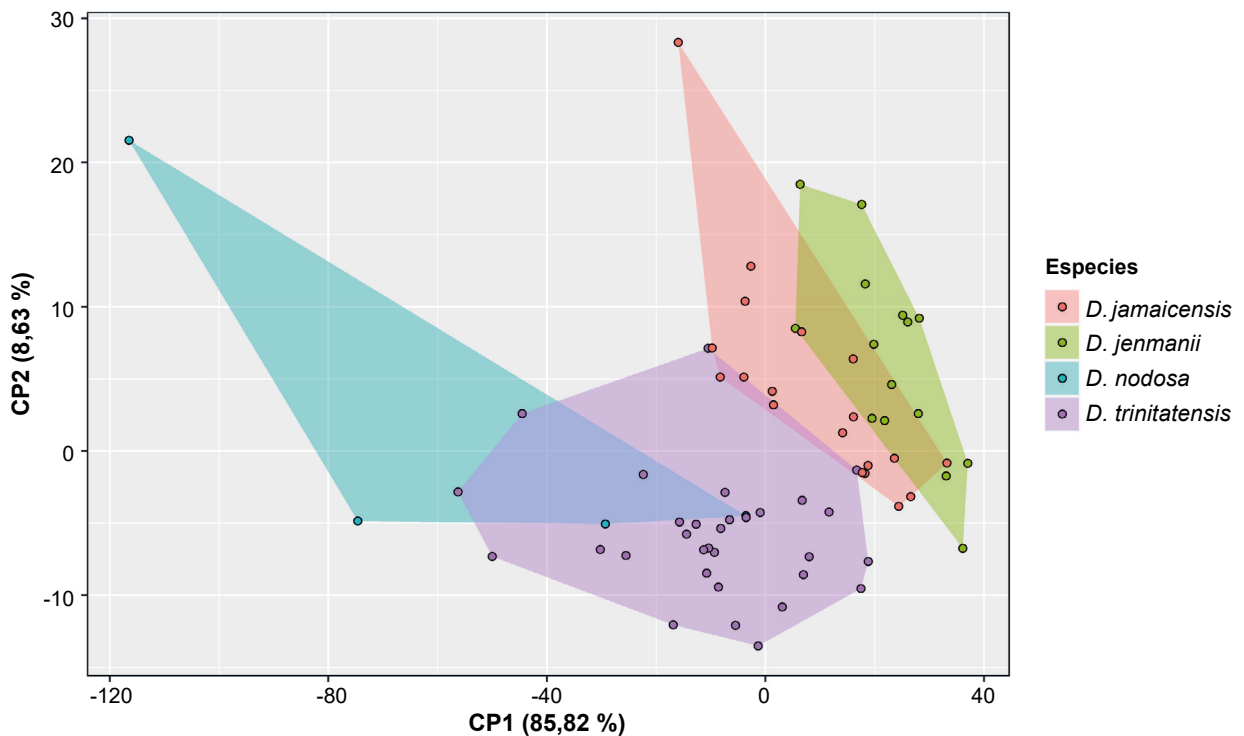
*Danaea nodosa* se caracteriza por presentar las mayores dimensiones promedio en todas las estructuras medidas con excepción del número de nudos en el pecíolo y el ancho de las pinnas basales (Figura 3, Tabla I). Esta especie difiere de las restantes en casi todas las variables, excepto en el número de pares de pinnas al ser comparada con *D. jamaicensis* ( $p = 0,093$ ) (Figura 3, Tabla I). La ausencia de nudos en el pecíolo y la presencia de hojas de hasta 142,5 cm de largo constituyen caracteres que permiten separar a *D. nodosa* de las otras especies cubanas del género. *Danaea trinitatensis* solo no difiere, de *D. jenmanii* ( $p = 0,485$ ) ni de *D. jamaicensis*

( $p = 0,181$ ) en cuanto al largo de la lámina (Figura 3, Tabla I). *Danaea trinitatensis* presenta la menor cantidad de pares de pinnas en las hojas y, por lo general, las pinnas basales son más anchas que en las otras especies (Figura 3), por lo que puede delimitarse en base a estos caracteres.

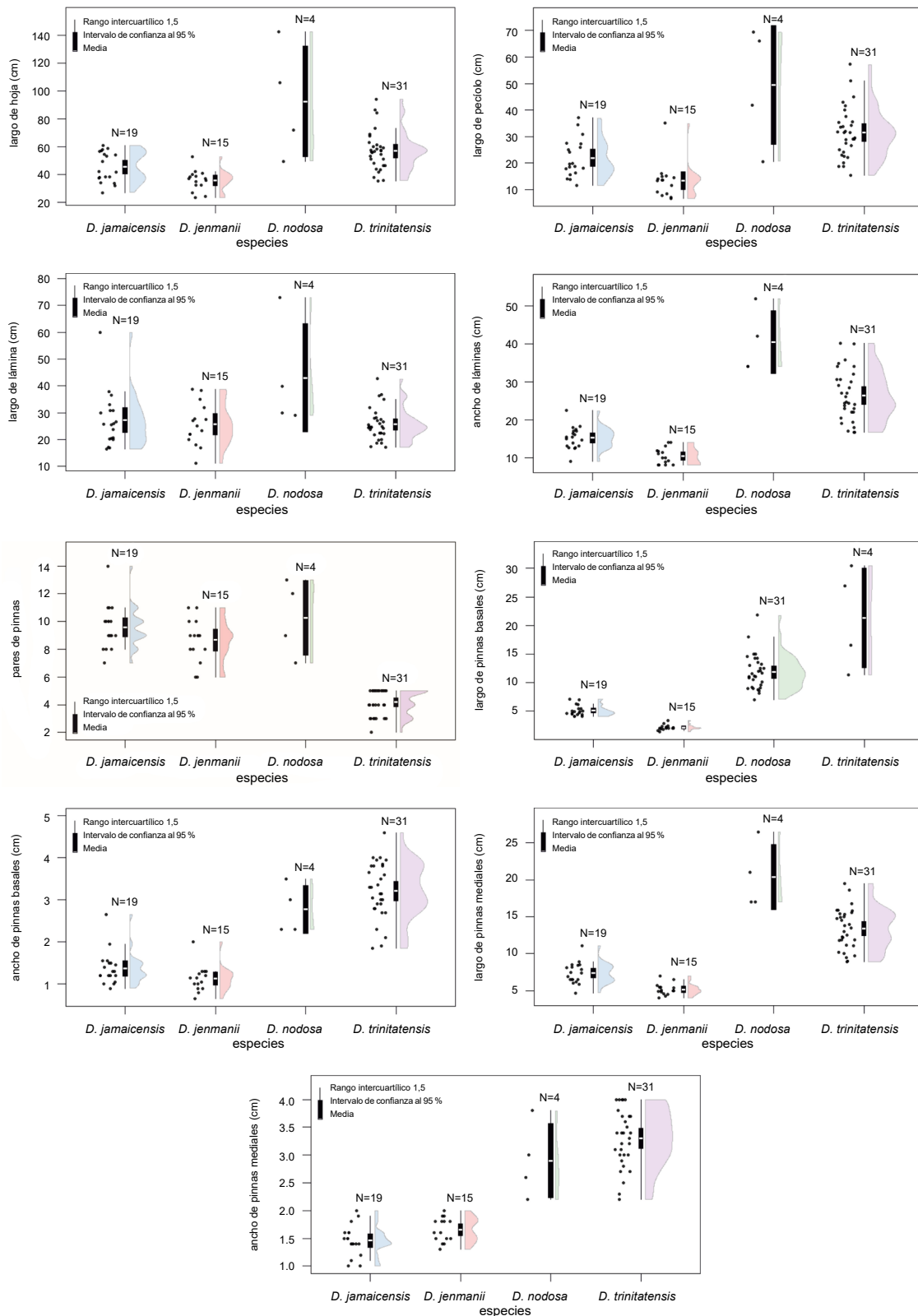
*Danaea jenmanii* presenta los menores valores de largo de la hoja y ancho de la lámina. Además, tiene pocos nudos en el pecíolo (generalmente uno) y sus pecíolos son más cortos que la lámina, que la diferencia de *D. nodosa* y *D. trinitatensis* (Figura 3, Tabla I). Por su parte, *D. jamaicensis* puede distinguirse por sus pinnas mediales sumamente estrechas (1-2 cm), numerosos pares de pinnas (como promedio 10) y una mayor cantidad de nudos en el pecíolo en comparación con *D. jenmanii* y *D. nodosa* (Figura 3, Tabla I). No se encontraron diferencias significativas entre *D. jamaicensis* y *D. jenmanii* en cuanto al largo de la lámina ( $p = 0,166$ ), el largo y el ancho de las pinnas mediales ( $p = 0,134$ ,  $p = 0,03$ , respectivamente) y el número de pares de pinnas ( $p = 0,037$ ) (Figura 3). Por lo tanto, los límites morfológicos entre estas dos especies resultaron ser más ambiguos. No obstante, pueden diferenciarse por la presencia de un nudo en el pecíolo y por las pinnas basales de 1,3-3 cm de largo en *D. jenmanii*, en contraste con *D. jamaicensis*, que presenta de 2-5 nudos y pinnas basales de 4-6,8 cm de largo (Tabla I).

**Análisis de las variables ecológicas**

El ACP basado en las variables ecológicas (Figura 4) mostró una alta similitud entre las condiciones ambientales en las que



**Fig. 2.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para las 10 variables morfológicas medidas en especímenes cubanos del género *Danaea*.  
**Fig. 2.** Results of Principal Components Analysis (PCA) performed with 10 morphological variables in Cuban specimens of the genus *Danaea*.



**Fig. 3.** Gráficos de cajas y bigotes con las medias e intervalos de confianza al 95 % de las variables morfológicas medidas en los especímenes cubanos del género *Danaea*. Variables: largo de la hoja (A), largo del peciolo (B), largo y ancho de la lámina (C, D), número de pares de pinnas (E), largo y ancho de las pinnas basales (F, G), largo y ancho de las pinnas mediales (H, I).

**Fig. 3.** Box and whisker plots with the means and 95% confidence intervals of the morphological variables measured on Cuban specimens of the genus *Danaea*. Variables: length of leaf (A), length of petiole (B), length and width of blade (C, D), number of pairs of pinnae (E), length and width of basal pinnae (F, G), length and width of medial pinnae (H, I).

habitan las cuatro especies de *Danaea* en Cuba. Por tanto, no existen límites ecológicos para distinguir entre las especies de este género, al menos basados en estas variables analizadas. Los dos primeros componentes explican el 96,88 % de la variabilidad ambiental entre las especies, donde las variables con mayor aporte fueron la elevación sobre el nivel del mar, las precipitaciones anuales, las precipitaciones del trimestre más húmedo, las precipitaciones del trimestre más cálido y las precipitaciones del mes más húmedo (Anexo 3).

De manera general, todas las especies fueron más frecuentes en altitudes de 500-1 000 msm (Figura 5). Se encontraron especímenes de *Danaea jamaicensis* y *D. nodosa* que habitan en alturas entre 1 600-1 700 msm y especímenes de *D. nodosa* y *D. trinitatis* que habitan en elevaciones muy próximas al nivel del mar (8-100 msm).

*Danaea nodosa* y *D. trinitatis* se distribuyeron en Cuba occidental, central y oriental, mientras que *D. jenmanii* y *D. jamaicensis* solo se encontraron en el centro y oriente del país (Figura 6). Se localizaron fundamentalmente en el macizo montañoso Nipe-Sagua-Baracoa (Holguín y Guantánamo).

**Clave para la identificación de las especies del género *Danaea* en Cuba**

1. Pecíolo de la hoja estéril sin nudos en toda su longitud, pinnas mediales de 17-26,5 cm de largo ..... *D. nodosa* (= *D. elliptica*)
- 1'. Pecíolo de la hoja estéril con al menos un nudo, pinnas mediales de 4-19,5 cm de largo ..... 2
2. Lámina con 2-5 pares de pinnas, pinnas mediales y basales similares en largo, pinnas basales mayores de 7 cm de largo ..... *D. trinitatis*
- 2'. Lámina con seis o más pares de pinnas, pinnas mediales más largas que las basales, pinnas basales menores de 7 cm de largo ..... 3
3. Lámina usualmente 1,2 veces más larga que el pecíolo, pero nunca del doble del largo del pecíolo, con dos o más nudos, pinnas basales de 4-6,8 cm de largo ..... *D. jamaicensis*
- 3'. Láminas dos veces más largas que el pecíolo, usualmente con un nudo, pinnas basales de 1,3 – 3,3 cm de largo ..... *D. jenmanii* (= *D. wrightii*)

**DISCUSIÓN**

Los caracteres morfológicos cuantitativos analizados en los especímenes cubanos de *Danaea* permitieron establecer

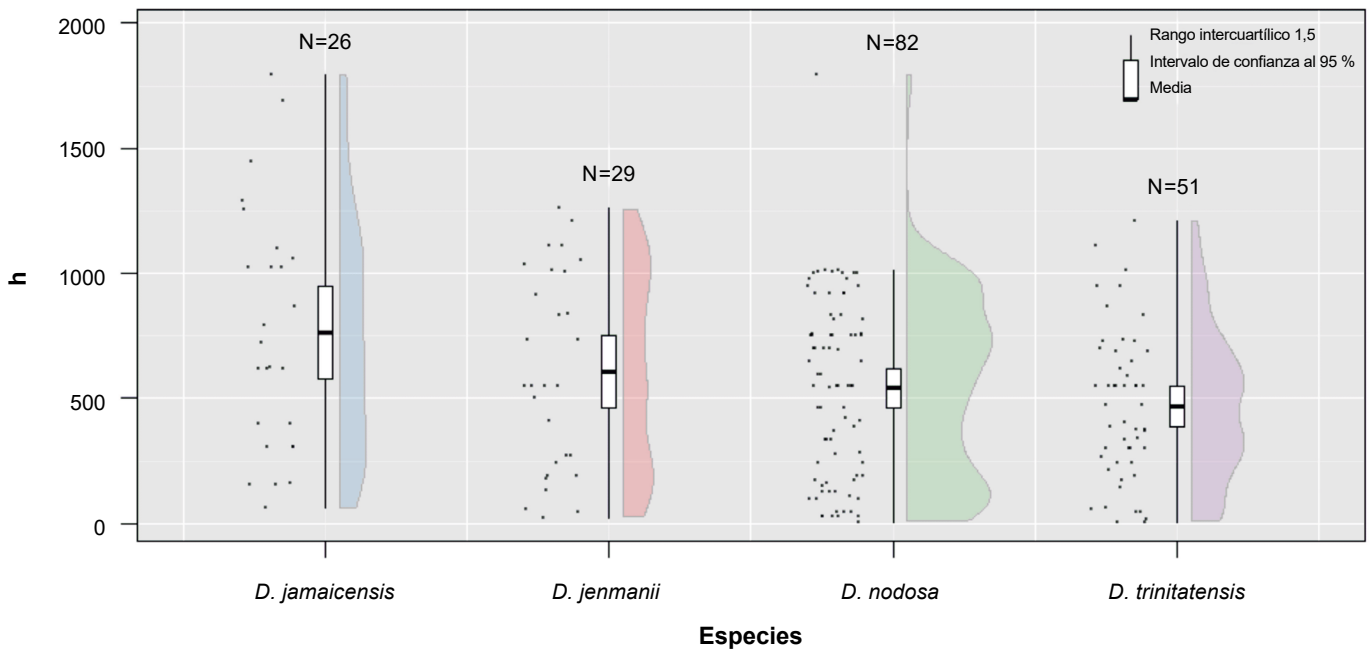
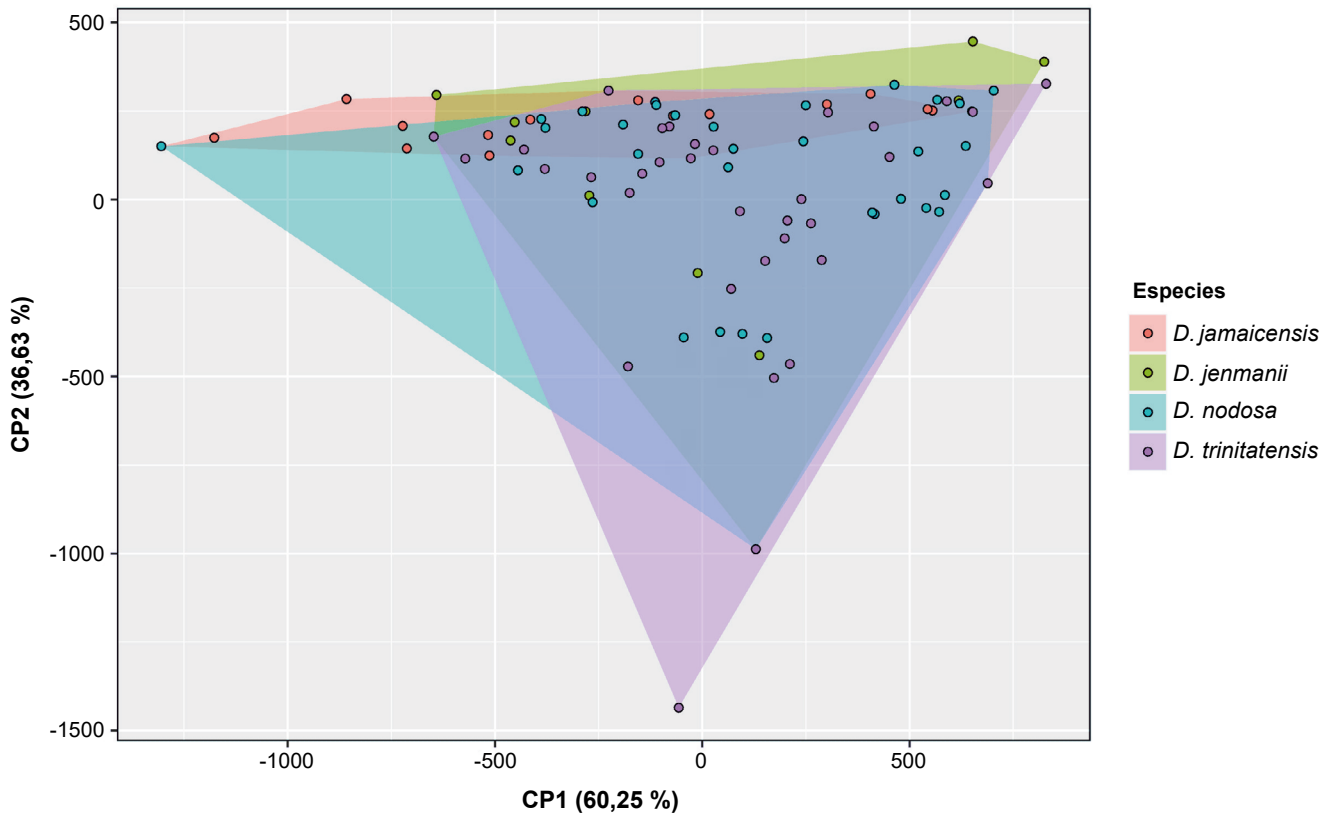
**TABLA I**

**Valores de los estadísticos descriptivos: media ± desviación estándar (valores mínimo y máximo) y comparación de las variables morfológicas empleadas en la delimitación de las especies de *Danaea* en Cuba**  
 n: cantidad de especímenes de herbario. Los valores representan la media ± la desviación estándar y entre paréntesis el mínimo y el máximo. Letras diferentes representan las diferencias significativas para  $p \leq 0,01$ .

**TABLE I**

**Values of the descriptive statistics: mean ± standard deviation (minimum and maximum values) and comparison of the morphological variables used in the delimitation of species of *Danaea* in Cuba**  
 n: amount of herbaria specimens. The values represent the mean ± standard deviation and in parentheses the minimum and maximum. Different letters represent significant differences for  $p \leq 0.01$ .

| Variables                       | <i>D. jamaicensis</i><br>(n = 19)         | <i>D. jenmanii</i><br>(n = 15)            | <i>D. nodosa</i><br>(n = 4)                | <i>D. trinitatis</i><br>(n = 31)          |
|---------------------------------|---|---|--|---|
| Largo de la hoja (cm)           | 45,5 ± 10,8 <sup>c</sup><br>(27,0 - 60,7) | 35,8 ± 7,5 <sup>d</sup><br>(23,3 - 52,9)  | 92,4 ± 40,6 <sup>a</sup><br>(49,5 - 142,5) | 56,9 ± 13,9 <sup>b</sup><br>(35,4 - 94,0) |
| Cantidad de nudos en el pecíolo | 2,8 ± 0,8 <sup>ab</sup><br>(2 - 5)        | 1,2 ± 0,6 <sup>b</sup><br>(1 - 2)         | 0<br>(0)                                   | 2,8 ± 1 <sup>a</sup><br>(1 - 6)           |
| Largo del pecíolo (cm)          | 21,9 ± 7,2 <sup>c</sup><br>(11,5 - 37)    | 13,3 ± 6,8 <sup>d</sup><br>(6,5 - 35)     | 49,5 ± 22,9 <sup>a</sup><br>(20,5 - 69,5)  | 31,4 ± 9,6 <sup>b</sup><br>(15,3 - 57,2)  |
| Largo de la lámina (cm)         | 27,3 ± 10,2 <sup>b</sup><br>(16,5 - 59,9) | 25,7 ± 7,9 <sup>bc</sup><br>(11,1 - 38,8) | 43 ± 20,6 <sup>a</sup><br>(29 - 73)        | 25,7 ± 6 <sup>b</sup><br>(17,2 - 42,6)    |
| Ancho de la lámina (cm)         | 15,2 ± 2,9 <sup>c</sup><br>(9 - 22,4)     | 10,5 ± 2,2 <sup>d</sup><br>(8 - 14)       | 40,5 ± 8,5 <sup>a</sup><br>(34 - 52)       | 26,4 ± 6,6 <sup>b</sup><br>(16,6 - 40,2)  |
| Cantidad de pares de pinnas     | 9,6 ± 1,5 <sup>ac</sup><br>(7 - 14)       | 8,7 ± 1,5 <sup>b</sup><br>(6 - 11)        | 10,3 ± 2,8 <sup>a</sup><br>(7 - 13)        | 4,4 ± 1,1 <sup>c</sup><br>(2 - 5)         |
| Largo de pinna basal (cm)       | 5,1 ± 0,9 <sup>c</sup><br>(4 - 6,8)       | 2,1 ± 0,5 <sup>d</sup><br>(1,3 - 3,3)     | 21,3 ± 8,9 <sup>a</sup><br>(11,3 - 30,5)   | 11,8 ± 3,1 <sup>b</sup><br>(7,1 - 21,8)   |
| Ancho de pinna basal (cm)       | 1,4 ± 0,4 <sup>c</sup><br>(0,9 - 2,7)     | 1,1 ± 0,3 <sup>d</sup><br>(0,7 - 2,0)     | 2,8 ± 0,6 <sup>b</sup><br>(2,3 - 3,5)      | 3,2 ± 0,7 <sup>a</sup><br>(1,9 - 4,6)     |
| Largo de pinna medial (cm)      | 7,4 ± 1,4 <sup>c</sup><br>(4,7 - 11,1)    | 5,2 ± 0,8 <sup>c</sup><br>(4 - 7)         | 20,4 ± 4,5 <sup>a</sup><br>(17 - 26,5)     | 13,4 ± 2,7 <sup>b</sup><br>(8,9 - 19,5)   |
| Ancho de pinna medial (cm)      | 1,5 ± 0,3 <sup>c</sup><br>(1 - 2)         | 1,7 ± 0,2 <sup>c</sup><br>(1,3 - 2)       | 2,9 ± 0,7 <sup>b</sup><br>(2,2 - 3,8)      | 3,3 ± 0,5 <sup>a</sup><br>(2,2 - 4)       |



los límites morfológicos de las especies y su consiguiente identificación. Sin embargo, no existe un carácter exclusivo que permita una delimitación definitiva debido a la superposición de los valores en las variables estudiadas. Es posible observar discontinuidades de algunos caracteres entre especies, como en los siguientes casos: la cantidad de nudos en el pecíolo (discontinuo entre *D. nodosa* y *D. trinitatensis*-*D. jamaicensis*-*D. jenmanii*), el ancho de la lámina (discontinuo entre *D. nodosa* y *D. jamaicensis*-*D. jenmanii*), el largo de las pinnas basales (discontinuo entre *D. nodosa*-*D. trinitatensis* y *D. jamaicensis*-*D. jenmanii*), el largo y ancho de las pinnas mediales (discontinuo entre *D. nodosa* y *D. jamaicensis*-*D. jenmanii*) (Tabla I). Las discontinuidades de estos caracteres permiten delimitar las especies según el concepto morfo-fenético de especies desarrollado por Judd (2007). No obstante, también pueden ser delimitadas por una combinación única de estados de los caracteres y por tanto, se identifican como especies siguiendo el concepto diagnóstico o filogenético de especie propuesto por Nixon & Wheeler (1990).

Estudios recientes registraron valores similares de las variables morfológicas analizadas. Keskiniva & al. (2024) reportan para *Danaea nodosa* en Jamaica, Puerto Rico y México, individuos sin nudos en el pecíolo, con hojas estériles que portan hasta 15 pares de pinnas y un largo total de hasta 170 cm, lo que representa un valor mayor al observado en el presente estudio para la especie en Cuba.

Para *Danaea trinitatensis*, Keskiniva & al. (2024) encontraron valores menores en casi todos los caracteres analizados, pero no midieron el largo y el ancho de las pinnas basales.

Este resultado pudiera deberse a que los autores no muestrearon todo el rango de distribución de la especie, pues solo tomaron en cuenta ejemplares de Trinidad y Tobago, Jamaica, Puerto Rico y México. Como resultado, la variabilidad de los individuos cubanos de *D. trinitatensis* podría no estar bien representada en sus resultados.

En comparación con lo encontrado por Keskiniva & al. (2024), *Danaea jenmanii* presentó valores inferiores en las variables largo del pecíolo y largo de la lámina, mientras que el largo de las pinnas mediales fue superior. Para *D. jamaicensis* se registraron valores similares en todas las variables evaluadas, lo que pudiera indicar la estabilidad de los caracteres morfológicos en el rango de distribución de la especie que incluye, solamente, las Antillas Mayores (Proctor 1989).

Un estudio filogenético en 68 taxones de *Danaea* permitió esclarecer las relaciones entre ellos (Keskiniva & al. 2024). A pesar de no incluir muestras de ADN de origen cubano, sus resultados están, en parte, en concordancia con la delimitación morfológica que se presenta en esta investigación. Keskiniva & al. (2024) consideran a *D. trinitatensis* como un linaje independiente mientras que *D. nodosa* queda anidada en un clado con *D. pterorachis* Christ. Por su parte, *D. nodosa* fue considerada altamente variable y ha sido tratada como un complejo de especies (Christenhusz & al. 2007, Christenhusz 2010). *Danaea nigrescens* Jenman, *D. kalevala* Christenh., *D. grandifolia* Underw. y *D. erecta* Tuomisto & R.C.Moran, que anteriormente habían sido identificadas como *D. nodosa* s.l. (Christenhusz 2010), fueron segregadas de este complejo sobre la base de su

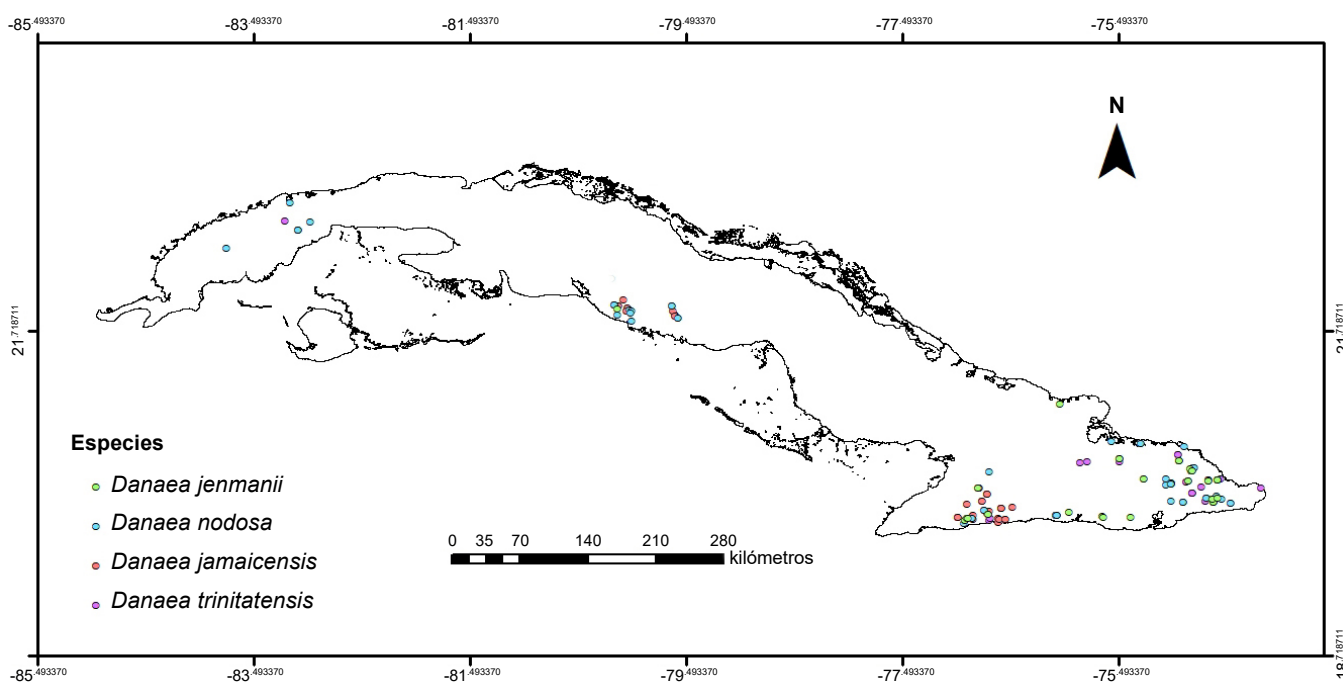


Fig. 6. Distribución de las especies del género *Danaea* en Cuba.  
 Fig. 6. Distribution of the species of the genus *Danaea* in Cuba.

distribución geográfica (Christenhusz 2010) y de análisis filogenéticos (Christenhusz & al. 2007, Christenhusz 2010, Keskiniva & al. 2024). No obstante, la delimitación de *D. nodosa* continúa siendo ambigua por su alta variabilidad morfológica en el Neotrópico (Christenhusz 2010). Para Cuba, dicha especie pudo ser identificada morfológicamente por diferencias significativas, con las otras especies cubanas de *Danaea*, en cuanto al largo de la hoja y el peciolo, número de nudos en el peciolo, largo y ancho de la lámina, largo y ancho de las pinnas basales y mediales.

*Danaea jamaicensis*, *D. jenmanii*, *D. mazeana* Underw., *D. moritziana* C. Presl y *D. urbani* Maxon se agrupan en el clado *D. moritziana* (Keskiniva & al. 2024). Estas especies comparten caracteres morfológicos, tales como las pinnas discoloras, la cantidad de pares de pinnas y las pinnas basales reducidas en largo con respecto a las mediales o apicales. En la filogenia, *D. jenmanii* y *D. jamaicensis* se encuentran entremezcladas, sin embargo, estos autores las consideran dos especies diferentes (Keskiniva & al. 2024). Este hecho es extrapolable a los resultados del presente estudio, donde fue difícil de establecer los límites entre ellas. El primer híbrido que se ha reportado en el género (*D. jamaicensis* × *D. jenmanii*) tiene como parentales a estas dos especies y fue registrado en Jamaica por Walker (1966). No obstante, en las poblaciones de Cuba no se observan patrones morfológicos intermedios o extremos y no se han desarrollado estudios citológicos o genéticos para corroborar la presencia del híbrido.

La superposición de los nichos ecológicos muestra que las especies de *Danaea* no pueden ser delimitadas sobre la base de variables ecológicas. A pesar de que las especies habitan en condiciones ambientales similares, las observaciones en el campo han demostrado que no son especies simpátricas. Las elevaciones sobre el nivel del mar en las que se localizaron estas plantas coinciden con lo propuesto por otros autores (Proctor 1985, 1989, Roller 2004). Según Christenhusz & al. (2007), lo más común es que las especies *Danaea* estén sobre los 100-1 000 msm, mientras que estudios más recientes (Keskiniva & Toumisto 2024) han descrito algunas especies que se localizan hasta 2 600 msm. Tal es el caso de *Danaea andina* Keskiniva & Toumisto que se distribuye en las montañas de los Andes de Ecuador y Colombia.

Las variables ecológicas que tuvieron mayor aporte al ACP están asociadas todas con las precipitaciones y los niveles de humedad. El hábitat ideal de *Danaea* lo constituyen los bosques pluviales montanos (Roller 2004), los cuales se desarrollan en regiones de alto nivel de pluviosidad (Capote & Berazaín 1984). Todas las especies se distribuyen al menos en una localidad con elevada pluviosidad anual (Macizo Nipe-Sagua-Moa-Baracoa). Esta tendencia ecológica se debe a que los helechos, en general, dependen del agua para completar su ciclo de vida y lograr una reproducción sexual efectiva (Moran 2022). Por lo que, la pluviosidad y la humedad son imprescindibles para el establecimiento y mantenimiento de las poblaciones de estas plantas.

## CONCLUSIONES

*Danaea* está presente en Cuba con cuatro especies: *D. jamaicensis*, *D. jenmanii*, *D. nodosa* y *D. trinitatisensis*. Todas se localizan en el centro y oriente del país y solo dos cuentan con poblaciones en el occidente (*D. nodosa* y *D. trinitatisensis*). Las cuatro especies pudieron ser delimitadas a través de la evaluación de caracteres morfológicos cuantitativos, donde el largo de las pinnas basales, la cantidad de pares de pinnas y la cantidad de nudos en el peciolo de las hojas estériles constituyen los caracteres esenciales a considerar. Asimismo, las especies presentan requerimientos de hábitat similares, que incluyen elevadas precipitaciones anuales y distribución en formaciones vegetales (mayormente bosques pluviales montanos) en altitudes entre los 100-1 795 msm. Son necesarios estudios filogenéticos con especímenes de Cuba para evaluar las relaciones de parentesco con las especies que han sido muestreadas en otras regiones del Neotrópico.

## AGRADECIMIENTOS

La investigación que da origen a los resultados presentados en la presente publicación recibió fondos de la Oficina de Gestión de Fondos y Proyectos Internacionales bajo el código PN223LH010-054 "Estudios taxonómicos de la flora y funga cubanas, una necesidad imprescindible y permanente". A José Ángel García Beltrán por la revisión de la primera versión del manuscrito y las ideas aportadas. A los revisores anónimos y los editores de la Revista del Jardín Botánico Nacional por los certeros comentarios y sugerencias que ayudaron al mejoramiento del manuscrito.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

A.G. López-García concibió la idea original y redactó la primera versión del manuscrito. A.G. López-García y C. Sánchez desarrollaron la metodología del trabajo. E. Testé diseñó el análisis de los datos. A.G. López-García y E. Testé realizaron los análisis estadísticos. Todos los autores revisaron las distintas versiones del manuscrito.

## 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 laboratorio y de campo y la generación de datos de forma ética.

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

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Caluff, M.G. & Shelton, G. 2020. Licófitos y helechos (*Lycophyta-Monilophyta*) de la subprovincia fitogeográfica Cuba Oriental. *Moscocosa* 20: 40-86.
- Capote, R.P. & Berazaín, R. 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 5(2): 27-75. <https://revistas.uh.cu/rjbn/article/view/8521>
- Christenhusz, M.J.M. 2010. *Danaea* (*Marattiaceae*) revisited: Biodiversity, a new classification and ten new species of a neotropical fern genus. *Bot. J. Linn. Soc.* 163: 360-385. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01061.x>
- Christenhusz, M.J.M. 2024. A new species of the fern genus *Danaea* (*Marattiaceae*) in the Greater Antilles. *Phytotaxa* 650(3): 291-296. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.650.3.10>
- Christenhusz, M.J.M., Tuomisto, H., Metzgar, J.S. & Pryer, K.M. 2007. Evolutionary relationships within the Neotropical, eusporangiate fern genus *Danaea* (*Marattiaceae*). *Molec. Phylogen. Evol.* 46: 34-48. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.09.015>

- de Vriese, W.H. & Harting, P. 1853. Monographie des Marattiacees Noothoven van Goor. Leiden and Arnz, Dusseldorf, The Netherlands and Germany.
- Duek, J. J. 1971. Lista de las especies cubanas de Lycopodiophyta, Psilotophyta, Equisetophyta y Polypodiophyta (Pteridophyta). 1ra parte. – *Adansonia*, ser. 2, 11: 559-578.
- Duek, J. J. 1972 [“1971”]. Lista de las especies cubanas de Lycopodiophyta, Psilotophyta, Equisetophyta y Polypodiophyta (Pteridophyta). 2e partie [sic !]. – *Adansonia*, ser. 2, 11: 717-731.
- ESRI [Environmental Systems Research Institute]. 2013. ARCMAP. ArcGIS. 10.2. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, Estados Unidos.
- 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. *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978. <http://dx.doi.org/10.1002/joc.1276>
- Judd, W.S. 2007. Revision of *Miconia* sect. *Chaenopleura* (Miconieae, Melastomataceae) in the Greater Antilles. *Syst. Bot. Monogr.* 81: 1-235.
- Keskiniva, V. & Tuomisto, H. 2024: *Danaea* (Marattiaceae) keeps diversifying, part 1: eighteen new species. *Willdenowia* 53: 173-228. <https://doi.org/10.3372/wi.53.5330>
- Keskiniva, V., Tuomisto, H. & Lehtonen, S. 2024: *Danaea* (Marattiaceae) keeps diversifying, part 2: phylogeny and identification key for 81 taxa. *Willdenowia* 53: 229-255. <https://doi.org/10.3372/wi.53.53304>
- Moran, R.C. 2022. American Genera of Ferns and Lycophytes a guide for students. NYBG Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Murdock, A.G. 2008a. A taxonomic revision of the eusporangiate fern family Marattiaceae, with description of a new genus *Ptisana*. *Taxon* 57: 737-755. <https://doi.org/10.1002/tax.573007>
- Murdock, A.G. 2008b. Phylogeny of marattioid ferns (Marattiaceae): inferring a root in the absence of a closely related outgroup. *Amer. J. Bot.* 95: 626–641. <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.3732/ajb.2007308>
- Nixon, K.C. & Wheeler, Q.D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1990.tb00541.x>
- Pichi Sermolli, R.E.G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31(2): 313-512. <https://doi.org/10.1080/00837792.1977.10670077>
- PPG I [Pteridophyte Phylogeny Group I]. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Proctor, G.R. 1985. Ferns of Jamaica. British Museum (Natural History), London. UK.
- Proctor, G.R. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Mem. New York Bot. Gard.* 53: 1-389.
- Ramírez-Arrieta, V.M. 2020. Extended Boxplot Graphics. <https://vmra.shinyapps.io/univariados/>. Enero 2024.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Regalado, L., Ventosa, I. & Morejón, R. 2010 [2008]. Revisión histórica de los herbarios cubanos con énfasis en las series de especímenes. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 29: 101-138. <https://revistas.uh.cu/rjbn/article/view/7348>
- Rolleri, C.H. 2004. Revision of the genus *Danaea* (Marattiaceae-Pteridophyta). *Darwiniana* 42(1-4): 217-301. [https://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0011-67932004000100014](https://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0011-67932004000100014)
- Rolleri, C.H., Lavalley, M.C., Mengascini, A. & Rodríguez, M. 2003. Sistemática de los helechos maratiáceos (Marattiales-Marattiaceae). *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 16 (117): 1-212. <https://publicaciones.fcnyu.unlp.edu.ar/rmlp/article/view/2169>
- Sánchez, C. 2021. Inventario de los licófitos y helechos de Cuba: sinonimia, distribución y estado de conservación. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 42: 1-53. <https://revistas.uh.cu/rjbn/article/view/6516>
- Thiers, B. 2024 [actualización continua]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Enero 2024.
- Tryon, R.M., Jr. & Stolze, R.G. 1989. *Pteridophyta* of Peru, Part I. *Fieldiana, Bot.* 20: 1-145.
- Underwood, L.M. 1902. A Review of the Genus *Danaea*. *Bull. Torrey Bot. Club* 29(12): 669-679.
- Walker, T.G. 1966. A Cytotaxonomic Survey of the Pteridophytes of Jamaica. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 66(9):169-237. <https://doi.org/10.1017/S0080456800023516>.

## ANEXOS

## Anexo 1. Materiales de herbario consultados

**Annex 1. Herbarium specimens consulted**

***Danaea jamaicensis***: Cienfuegos: Cumanayagua: El Palomar, 600 msm, bosque de galería, 23.IV.1985, *Caluff MGC 1394* (BSC). Sancti Spiritus: Lomas de Banao, Área Protegida El Naranjal, ladera norte del Filo de Caja de Agua frente al Filo de La Sabina, 600-800 msm, 22.IV.1997, *Sánchez & Álvarez HFC 74409* (HAJB). Trinidad: Arroyo Titi el Mocho, cooperativa Amistad Cuba-Rumanía, La Chispa, Topes de Collantes, Escambray, 600 msm, bosque de galería, 27.03.1985, *Caluff MGC 1226-B* (BSC); Arroyo Jesús Delgado, Cudina, Escambray, 500-600 msm, bosque de galería, 25.IV.1985, *Caluff MGC 1302* (BSC). Granma: Bartolomé Masó: Firme de la Sierra Maestra al este del Pico Palma Mocha, 16.IV.1979, *Bisse & al. HFC 40339* (HAJB [x4]); Ladera norte del Pico Joaquín, 1 366 msm, 21.II.1998, *Sánchez & al. HFC 75881* (HAJB); Lomas de Joaquín y Regino, 20.IV.1979, *Bisse & al. HFC 40563* (HAJB); Minas del Frío, Valle del Arroyo Escondido, 700-1 000 msm, 26.IV.1978, *Bisse & al. HFC 37635* (HAJB); A lo largo del camino de Minas del Frío a Montpie, 23.IV.1978, *Bisse & al. HFC 37340* (HAJB), *HFC 37349* (HAJB); Sierra Maestra, Parque Nacional Turquino, cerca de la Aguada de Joaquín, por la cañada 100 m hacia arriba, 05.VII.2003, *Sánchez & Morejón HFC 81350* (HAJB). Buey Arriba: Sierra Maestra, cerca del Batey del aserrío Manguito, 900-1 300 msm, monte nublado, V.1968, *Bisse HFC 9317* (HAJB); Alto de Rondón, 22.V.1988, *Álvarez & al. HFC 65098* (HAJB). Guisa: Sierra Maestra, falda norte del Pico Bayamesa, 900-1 200 msm, V.1968, *Bisse & Duek HFC 9512* (HAJB); Sierra Maestra, cerca de Pino Verde, 800-900 msm, 21.III.1970, *Lippold HFC 16675* (HAJB); Sierra Maestra, Pico La Bayamesa, desde el antiguo campamento El 9 hasta la misma cima de La Bayamesa, 1 400-1 573 msm, 25.V.2002, *Sánchez & Bécquer HFC 79939* (HAJB [x2]), *HFC 79940* (HAJB [x2]); Sierra Maestra, loma El Gigante y elevaciones contiguas, 13.VII.2003, *Sánchez & Morejón HFC 81496* (HAJB); Cañadas umbrosas ladera Noroeste de Pico Bayamesa, 1 600 msm, monte fresco, 18.III.1987, *Caluff MGC 2375* (BSC); Desde Pico Bayamesa a cabezadas del Río 26, 1 600 msm, cañadas umbrosas, 19.III.1987, *Caluff MGC 2456* (BSC). Santiago de Cuba: Guamá: Sierra Maestra, el Uvero, Loma La Siberia, 900-1 100 msm, 29.III.1969, *Bisse & Lippold HFC 13786* (HAJB); Sierra Maestra, El Uvero, alto de La Francia, 1 100-1 400 msm, 02.IV.1969, *Bisse & Lippold HFC 14237* (HAJB); Sierra Maestra, alto de La Maestrica, 1 300-1 400 msm, 10.IV.1969, *Bisse & Lippold HFC 14458* (HAJB); Sierra Maestra, a lo largo de La Maestrica en el Alto de la Valenzuela, 1 200-1 500 msm, 5-8.IV.1955, *López Figueiras 2074* (BSC); Sierra Maestra, Loma La Francia, 800-1 000 msm, pluviosilva, 30.III.1969, *Bisse & Lippold HFC 13883* (HAJB [x2]); Sierra Maestra, Loma La Francia, 800-1 000 msm, pluviosilva, 30.III.1969, *Bisse & Lippold HFC 13872* (HAJB); Turquino, cerca de la cima, 1 700 msm, monte fresco, 25.11.1981, *Caluff MGC 310* (BSC).

***Danaea jenmanii***: Sin localidad: 1859-1860, *Wright 1066* (BM [x2], B, DUKE, E [x2], LE, P, PH, US, YU). Cienfuegos: Cumanayagua: El Naranjo, finca de Nelson López, 700 msm, 02.VI.1998, *Sánchez & Álvarez HFC 77386* (HAJB). Sancti Spiritus: Trinidad: Arroyo Jesús Delgado, Cudina, Escambray, 500-800 msm, bosque de galería, 25.V.1986, *Caluff MGC 1304* (BSC); Escambray, Topes de Collantes, desde Topes por la cañada de la hidroeléctrica camino de Cudina pasando por La Batata hasta la finca de Jesús Delgado, 18.IV.1997, *Sánchez & Vera HFC 74342* (HAJB). Holguín: Mayarí: Sierra Cristal, Mayarí, 17-18.II.1948, *Ferrás, 23817* (HAC); Sierra de Nipe, Woodfred, 450-550 msm, 10.I.1910, *Shafer 3507* (US). Moa: Cañada afluyente de márgenes del Río Jaguaní, 150 msm, pluviosilva submontana, 2.I.1997, *Caluff MGC 5188* (BSC); Arroyo Cocalito, Reserva Jaguaní, 150 msm, 13.II.2004, bosque de galería, *Caluff MGC 5940* (BSC). Granma: Bartolomé Masó: Sierra Maestra, Parque Nacional Turquino, al este del Cruce de Lima por el camino de Los Mulos en el arroyo Palma Mocha (cañada de las Viejitas, a la derecha), 500 msm, 05.VII.2004, *Sánchez & Morejón HFC 81317* (HAJB). Guisa: Sierra Maestra, Río Yao, 300-700 msm, 24-30.X.1941, *Morton & al., 3421* (US); Cresta de la Sierra Maestra entre el Pico Turquino y La Bayamesa, 1 350 msm, 27-28.X.1941, *Morton & al. 3528* (US [x2]); Loma El Gigante, pluviosilva, 17.III.1982, *Catasús SV 30533* (HAC). Buey Arriba: Alrededores del Poblado Barrio Nuevo, 20.V.1988, *Guenther & al. HFC 64752* (HAJB); Punta de Lanza, camino a Los Lirios, pluviosilva de la izquierda a 1 km de la base de la elevación, 1 300msm, 30.I.2003, *Sánchez & Morejón HFC 80521* (HAJB). Santiago de Cuba: Guamá: Loma del Gato y alrededores, X.1903, *Hioram & al. 6407* (US); Loma del Gato y alrededores, 11.VII-14.VIII.1921, *León & al. LS 10509* (US); Pico Turquino, Sierra Maestra, 10-26.VI.1936, *Acuña, 23818* (HAC); Loma de San Juan, Gato, 1 000 msm, VIII.1925, *Clemente, 1591* (HAC); El Pajón, 24.IX.1972, *Cárdenas SV 30055-30056* (HAC); A lo largo de Río Buey, ladera norte de la Sierra Maestra, 300-500 msm, 29.X.1941, *Morton & Acuña, 3688* (HAC); Loma de San Juan, Gato, 900 msm, VII.1923, *Clemente, 875* (HAC); Loma del Gato, Sierra del Cobre, ladera SE, 800-900 msm, pluviosilva montana, 31.VII.1985, *Caluff MGC 1595* (BSC); La China, Loma del Gato, Sierra del Cobre, 1 060 msm, pluviosilva, 03.X.2018, *Serguera & C. Sánchez MGC 6981* (BSC). Loma de San Juan, 1 000 msm, en bosques, 11.VII-14.VIII.1921, *León & al. LS 10507, LS 10510-10511* (HAC); Loma del Gato, Sierra Maestra, XII.1920, *Clemente 389* (HAC); Loma del Gato y alrededores, VIII.1923, *Hioram & Clemente LS 6406* (HAC [x2]); Loma de San Juan, 850 msm, IV.1923, *Clemente, 997* (HAC). Santiago de Cuba: Cercanías de La Siberia, Gran Piedra, 06.IV.1952, *López Figueiras LS 478* (HAC); Bosque de la Gran Piedra, Santiago, II.1942, *León LS 20557* (HAC); Zona de la Gran Piedra, 01.X.1954, *López Figueiras 1057* (BSC); La Mercedita, Gran Piedra, orilla umbrosa de cañada, 900 msm, pluviosilva montana, 09.I.1985, *Caluff MGC 1064* (BSC); Gran Piedra, Sierra Maestra, 17.XI.1985, *Caluff HFC 51755* (HAJB). Guantánamo: Lomas San Juan, Guantánamo, VII.1925, *Hioram, 9489* (HAC). Baracoa: A 5km de Sabanilla, charrasco, 14.I.1956, *Alain & Morton LS 5129* (BSC [x2]). Quibiján, lomas al Este del poblado, 15.XI.1978, *Bisse & al. HFC 36846*. Imías: Cañada de la Pulga, Sierra del Purial, en sitios umbrosos, 700 msm, bosque de galería, 26.IV.1992, *M. G. Caluff & G. Shelton MGC 3102-3103, MGC 3106* (BSC); Cañada de la Pulga, Sierra del Purial, en sitios umbrosos, 700 msm, bosque de galería, 25.IV.1992, *Caluff & Shelton MGC 3143-3144, MGC 3156* (BSC); Sierra de Imías, Loma Jubal, 900-1 000 msm, 19.VII.1975, *Álvarez & al. HFC 27607* (HAJB [x3]). El Salvador: La Mina de Monte Rus, Limonar, en talud umbroso cerca de una cañada, 300 msm, pluviosilva, 08.IV.1995, *Caluff MGC 4047* (BSC). Yateras: Palenque, Bernardo, Sierra de Frijol al noroeste de Pico Galano, 800 msm, 17.V.1983, *Bisse & al. HFC 49693* (HAJB [x3]).

**Danaea nodosa:** Pinar del Río: La Palma: Falda Sur de la Loma Peluda de Cajálbana, 15.X.1976, *Bisse & al. HFC 32615* (HFC); Sierra de los órganos, grupo del Rosario, San Diego de Tapia, 400-500 msm, 21.XII.1920, *Ekman 12651* (NY). Artemisa: San Cristóbal: Zona de Rangel, arroyo afluente a las cabezadas del río Taco Taco cercano a la bodega El Rangel, 17.XI.1987, *Manitz & al. HFC 60369* (HAJB). Rangel, 1865, *Wright 1816* (NY [x2]). Rangel, río Taco Taco, 28.IV.1933, *Roig & al. 6435* (NY). Bahía Honda: Cacarajícara, barrancos de San Diego de Tapia, 16.X.1976, *Bisse & al. HFC 32661* (HAJB); Soroa, cabezadas del río San Cristóbal, al norte de Soroa, X.1975 *Bisse & al. HFC 37860* (HAJB [x6]). Sancti Spiritus: Fomento: Gavilanes, loma Caballete de casas, 400-700 msm, 08.XI.1979, *Bisse & al. HFC 40996* (HAJB [x6]). Trinidad: Sur del Escambray, Topes de Collantes en un arroyito, 30.IX.1975, *Meyer HFC 28252* (HAJB [x3]); Arroyo de Manaca, Herradura, 320 msm, 04.III.1910, *Britton & al. 5003, 5185* (NY); Falda norte del Pico Potrerillo, 800 msm, 6.XI.1968, *Bisse & Lippold HFC 10395* (HAJB). Holguín: Frank País: Falda Norte de la Sierra Cristal cafetales a 4km al suroeste de El Culebro en la zona de Brazo Grande, 11.IV.1997, *Bässler & al. HFC 61023* (HAJB). Mayarí: Montes United Fruit, Nicaro, 26-27.V.1955, *Acuña & Zayas, 19617* (BSC). Moa: La Melba, 03.III.1985, *Leiva & al. HFC 58252* (HAJB); Sierra de Moa, subida norte, pluviosilva, 800 msm, 15.IV.1981, *Bisse & al. HFC 44224-A* (HAJB); Cayo Mambí, Sierra Cristal, aserrío palenque entre el Aserrío y río Cabonico, 400-500msm, pluviosilva, 02.V.1981, *Bisse & al. HFC 45341* (HAJB). Santiago de Cuba: Guamá: La Guinea, 1860-1861, *Wright 1815* (NY, YU); Sierra Maestra, camino del Pico Turquino, entre La Majagua y El Cardero, 600-1 300 msm, pluviosilva, 13.V.1971, *Bisse & Lippold HFC 18781* (HAJB [x2]); Loma del Gato y alrededores, 11.VII-14.VII.1921, *Leon & al. LS 10508* (NY); Exploración de la Loma del Gato y alrededores de la Sierra Maestra, 11.VII-14.VIII.1921, *León & al. LS 10508* (HAC); Loma San Juan, falta del 1er pico, XI.1923, *Clemente 1061* (HAC). Granma: Bartolomé Masó: Valle del arroyo escondido, 700-1 000 msm, 26.IV.1978, *Bisse & al. HFC 37615, HFC 37407* [x3] (HAJB). Guantánamo: Baracoa: Cerca del aserrío Nuevo Mundo, pluviosilva con carapa, 28.V.1971, *Bisse HFC 19612-A* (HAJB); En la cima del Yunque de Baracoa, pluviosilva, 500 msm, II.1968, *Bisse & Köhler HFC 5124* [x2], *HFC 5127* (HAJB); Aserrío Santa María, Nuevo Mundo, pluviosilva de montaña al sur del Aserrío, 300 msm, IV.1975, *Arecas & al. HFC 25825* (HAJB); En las cabezadas de Río Naranjo, pluviosilva, 300 msm, 06.VIII.1975, *Meyer & al. HFC 27068* (HAJB [x7]); Montañas del Yunque, III.1903, *Underwood & al. 645, 648, 1025* (NY); Quibiján, lomas al oeste del pueblo, 15.II.1978, *Bisse & al. HFC 36845* (HAJB [x2]); Subida y cima del Yunque de Baracoa, falda sureste, 28.II.1979, *Bisse & al. HFC 40117* (HAJB [x04]); Arroyo Blanco, lomas al este de las cabezadas del arroyo, 23.II.1979, *Bisse & al. HFC 39868* (HAJB [x4]). Imías: Sierra de Imías, La Yamagua, Loma maestra de Yamagua, 750-850msm, 14.IV.1984, *Bisse & al. HFC 52857* (HAJB); Sierra de Imías, cabezadas del Río Jojo, cerca de Los Lechugos, 800 msm, 15.02.1979, *Bisse & al. HFC 39434* (HAJB [x2]); Sierra de Imías, Loma Jubal, 900-1000 msm, 19.VIII.1975, *Álvarez & al. HFC 27577* (HAJB); Sierra de Imías, tres piedras, 800-900 msm, 04.IV.1984, *Bisse & al. HFC 52118* (HAJB). San Antonio del Sur: Puriales de Caujerí, Sierra del Purial, cerca de Arroyón, 20.V.1982, *Bisse & al. HFC 47377* [x3], *HFC 47378* [x3] (HAJB). Yateras: Monte Verde, 1860, *Wright 924* (YU); La Perla, 600-660 msm, 06-18.II.1911, *Shafer 9082* (NY [x2]); Lomas de Yambeque, Monte Rus, 28.VII.1983, *M. G. Caluff HFC 51690* (HAJB [x2]); Monte Verde, 375 msm, 20-30.IV.1907, *Maxon 4332* (NY). Cuba Oriental, 1859-1860, *Wright 1815* (NY). Cuba Oriental, 1856-7, *Wright 924* (NY).

**Danaea trinitatensis:** Artemisa: San Cristóbal: Rangel, 26.I.1865, *Wright 1816* (NY [x2]). Sancti Spiritus: Sancti Spiritus: Alturas de Sancti Spiritus, Alturas de Banao, Reserva Ecológica El Naranjal, cañada entre Filo de Caja de Agua y La Sabina, 25.V.1998, *Sánchez & Bécquer HFC 77263* (HAJB [x2]); Alturas de Sancti Spiritus, Alturas de Banao, Reserva Ecológica El Naranjal, cañada entre Filo de Caja de Agua y La Sabina, 22.IV.1997, *Sánchez & Álvarez HFC 74395* (HAJB); Reserva Ecológica Alturas de Banao, Tetas de Juana, pluviosilva por encima del farallón grande, ladera norte, 22.IX.1999, *Sánchez & al. HFC 82983* (HAJB); Escambray, Topes de Collantes, desde Topes por la cañada de la hidroeléctrica camino de Cudina pasando por La Batata hasta la finca de Jesús Delgado, 18.IV.1997, *Sánchez & Vera HFC 74338, HFC 74341* (HAJB). Holguín: Frank País: Cayo Mambí, Sierra Cristal, aserrío Palenque, alrededores, 500-600 msm, pluviosilva, 01.V.1981, *Bisse & al. HFC 45280, HFC 45301* (HAJB). Mayarí: Nicaro, 26-27.V.1955, *Acuña 19616* (BSC); Montes United Fruit, 26-27.V.1955, *Acuña s.n.* (BSC). Moa: Parque Nacional Alejandro de Humboldt, camino de la casa de Los Lirios a las pluviosilvas de la boca del río Jaguaní, 26.I.2001, *Sánchez & al. HFC 78453-78455, HFC 78467* (HAJB); La Veguita, La Breña, camino cerca del río Limones, 400 msm, 28.IV.1981, *Bisse & al. HFC 45077* (HAJB [x6]); Sierra de Moa, subida norte, 15.IV.1981, *Bisse & al. HFC 44224* (HAJB [x5]); La Veguita, Monte la Breña, pinares en su límite superior, 200-300 msm, 13.IV.1981, *Bisse & al. HFC 44077* (HAJB). Granma: Guisa: Cresta de la Sierra Maestra entre Pico Turquino y La Bayamesa, 27-28.X.1941, 1 350 msm. *Morton & Acuña 3528* (HAC). Santiago de Cuba: [Guamá] Loma San Juan Gato, VII.1923, *Clemente 916* (HAC); Loma del Gato, 1860, *Wright 1816* (YU [x3]). Guantánamo: Baracoa: Sierra del Purial, 800msm, VI.1967, *Bisse & Rojas HFC 2607* (HAJB [x3]); Cuchillas de Baracoa, Vía Mulata a 8 km. de Quibiján, ladera noreste, 27.IV.1998, *Sánchez HFC 76901* (HAJB); Cuchillas de Baracoa, Vía Mulata a 8 km. de Quibiján, ladera noreste, 30.IV.1998, *Sánchez HFC 76956* (HAJB); Río Duaba, farallón calcáreo en el camino a la minihidroeléctrica, a 500 m del campismo El Yunque, 16.I.2010, *Bécquer & al. HFC 86708* (HAJB [x2]); Lomas al oeste de río Duaba, II.1969, *Bisse & Köhler HFC 5069* (HAJB); Quibiján, lomas al este del poblado, 15.II.1978, *Bisse & al. HFC 36840* (HAJB [x2]); Pluviosilva cerca de Arroyo Blanco, 200 msm, II.1968, *Bisse & Köhler HFC 5537* (HAJB); Lomas al oeste del río Duaba, II.1968, *Bisse & Köhler HFC 5069* (HAJB). Imías: Tres Piedras, Sierra de Imías, 800-900 msm, 04.IV.1984, *Bisse & al. HFC 52260* [x3], *HFC 52263* (HAJB). Sierra de Imías, Loma Jubal (al sur de Los Lechugos), 900-1 000msm, 19.VIII.1975, *Bisse & al. HFC 27530* (HAJB [x4]); Sierra de Purial, La Gurbia, 700msm, V.1968, *Bisse & Köhler HFC 8934, HFC 8996* [x2] (HAJB). San Antonio del Sur: Puriales de Caujerí. Sierra de Purial, cerca de Arroyón, 800 msm, 30.V.1982, *Bisse & al. HFC 47370* (HAJB [x2]); Monte Oscuro, 02.V.1998, *Gutiérrez & al. HFC 76445* (HAJB [x2]). Yateras: Bernardo Sierra del Frijol, loma Bernardo, 800-900, pluviosilva de montaña, 21.V.1989, *Arias & al. HFC 49967* (HAJB [x3]). Bernardo, Sierra del Frijol, loma Bernardo al noroeste de pico Galano, 800msm, 17.V.1983, *Bisse & al. HFC 49718* (HAJB [x2]).

**Anexo 2. Contribución de las 10 variables al ACP realizado en los especímenes cubanos del género *Danaea***  
**Annex 2. Contribution of the 10 variables to PCA performed in Cuban specimens of the genus *Danaea***

| Variables                       | CP1    | CP2    | CP3    | CP4    | CP5    |
|---------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Largo de hoja                   | 0,732  | -0,186 | -0,067 | -0,608 | -0,145 |
| Largo del pecíolo               | 0,474  | 0,263  | -0,649 | 0,521  | 0,105  |
| Cantidad de nudos en el pecíolo | 0,003  | 0,038  | -0,034 | 0,004  | -0,129 |
| Largo de lámina                 | 0,258  | -0,765 | 0,261  | 0,479  | -0,100 |
| Ancho de lámina                 | 0,328  | 0,380  | 0,617  | 0,290  | 0,203  |
| Cantidad de pares de pinnas     | -0,011 | -0,245 | -0,081 | -0,142 | 0,908  |
| Largo de pinnas basales         | 0,198  | 0,256  | 0,203  | -0,151 | 0,135  |
| Ancho de pinnas basales         | 0,026  | 0,075  | 0,032  | 0,015  | -0,173 |
| Largo de pinnas mediales        | 0,159  | 0,176  | 0,273  | 0,042  | 0,044  |
| Ancho de pinnas mediales        | 0,021  | 0,062  | 0,039  | 0,022  | -0,159 |

**Anexo 3. Contribución de las cinco variables ecológicas que mayor aporte realizaron al ACP realizado en los especímenes género *Danaea* en Cuba**

Variables ecológicas: h: altitud, bio12: precipitación anual, bio 16: precipitaciones del trimestre más húmedo, bio 18: precipitaciones del trimestre más cálido, bio 13: precipitaciones del mes más húmedo. CP: componente principal.

**Annex 3. Contribution of the five ecological variables that made the greatest contribution to the PCA carried out in Cuban specimens of the genus *Danaea* in Cuba**

Ecological variables: h: altitude, bio12: annual precipitation, bio 16: precipitation of wettest quarte, bio 18: precipitation of warmest quarter, bio 13: precipitation of wettest month. CP: principal component.

| Variables | CP 1   | CP 2    | CP 3    | CP 4    | CP 5    |
|-----------|--------|---------|---------|---------|---------|
| h         | 0,9015 | -0,386  | -0,1675 | 0,0391  | 0,08674 |
| bio12     | 0,3953 | 0,7260  | 0,2063  | -0,1248 | -0,3656 |
| bio16     | 0,1183 | 0,2121  | 0,3253  | -0,4136 | 0,5567  |
| bio18     | 0,0909 | -0,0360 | 0,7415  | 0,4451  | -0,0005 |
| bio13     | 0,0575 | 0,0720  | 0,0066  | -0,1407 | -0,1844 |