

Variación anatómica foliar en poblaciones naturales de *Pinus tropicalis* en Pinar del Río, Cuba

Anatomical foliar variation on natural population of *Pinus tropicalis* in Pinar del Río, Cuba

Gretel Geada-López^{1*}, Rogelio Sotolongo-Sospedra¹ y Liutmila Pérez-del Valle¹

¹Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Forestales y Agropecuarias, Universidad de Pinar del Río "Hermanos Saíz Montes de Oca", Calle José Martí, N° 300, Barrio Segundo Sur, e/ 27 de Noviembre y González Alcorta, Pinar del Río, Cuba. C.P. 20100. *Autor para correspondencia (e-mail: gretel.geada@gmail.com).

RESUMEN

La variación de los caracteres anatómicos es crucial para evaluar la adaptabilidad ecológica, la cual reviste gran importancia para el manejo forestal y la conservación de especies endémicas. *Pinus tropicalis* es un árbol endémico distribuido por la provincia Pinar del Río y la Isla de la Juventud, Cuba. Ocupa gran variedad de ecótopos en poblaciones puras o en simpatria con *P. caribaea* var. *caribaea*. El objetivo de este estudio fue evaluar la variación anatómica de las acículas de *P. tropicalis* como respuesta diferencial adaptativa a las condiciones ambientales determinadas por la litología, la altitud y la pendiente. Se muestrearon de 20 a 30 individuos de todos los ecótopos donde crece la especie naturalmente. Se realizaron cortes transversales a 10 acículas de cada árbol y se evaluaron 12 variables anatómicas. Los resultados de los análisis estadísticos revelaron diferencias significativas entre individuos de los ecótopos, fundamentalmente en las arenas cuarcíticas con alto contenido de sílice. El análisis de componentes principales mostró una relación entre variables anatómicas relacionadas con la economía hídrica y la asimilación. El discriminante distinguió grupos definidos a partir de la relación de las variables anatómicas con la litología. Las variables que más contribuyeron a discriminar entre ecótopos fueron las relacionadas con la regulación hídrica, el número y diámetro de los canales de resina y el grosor de la cutícula. La disponibilidad de agua y la oligotrofia de los sustratos son los factores que más influyeron en la variación anatómica. Los resultados son una contribución a la ecología y la silvicultura de la especie.

Palabras clave: adaptación, análisis multivariado, diferenciación anatómica

ABSTRACT

The variation of anatomical traits is crucial to assess ecological adaptability, which is of great importance for forest management and the conservation of endemic species. *Pinus tropicalis* is an endemic tree distributed in the province of Pinar del Río and Isla de la Juventud, Cuba. It occupies a great variety of ecotopes in continuous pure adaptability populations or in sympatry with *Pinus caribaea* var. *caribaea*. The objective of this study was to evaluate the anatomical variation of *Pinus tropicalis* needles as an adaptive differential response to environmental conditions determined by lithology, altitude and slope. Twenty to thirty individuals were sampled from all the ecotopes where the species grows naturally. Cross sections were made from 10 needles of each tree and 12 anatomical variables were evaluated. The results of the statistical analysis revealed significant differences between ecotopes, mainly in quartzite sands with high silica content. The principal component analysis showed a relationship between anatomical variables related to water economy and assimilation. The discriminant distinguished groups defined from the relationship of the anatomical variables with the lithology. The variables that contributed the most to discriminate between ecotopes were those related to water regulation, the number and diameter of the resin channels, and the thickness of the cuticle. The availability of water and the oligotrophic substrates are the factors that influence anatomical variation. The results are a contribution to ecology and silvicultural management of the species.

Keywords: adaptation, multivariate analysis, anatomical differentiation

Citación: Geada-López, G., Sotolongo-Sospedra, R. & Pérez-del Valle, L. 2022. Variación anatómica foliar en poblaciones naturales de *Pinus tropicalis* en Pinar del Río, Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 43: 155-170.

Recibido: 10 de enero de 2022. **Aceptado:** 4 de febrero de 2022. **Publicado en línea:** 14 de diciembre de 2022. **Editor encargado:** Ana Gabriela López-García.

INTRODUCCIÓN

Para lograr el éxito en los programas de manejo y conservación de una especie se debe partir del conocimiento de la variabilidad genética y la plasticidad fenotípica, fundamentalmente en caracteres adaptativos entre sus poblaciones y dentro de ellas (White & al. 2007, Eriksson & al. 2013). En este sentido, el reconocimiento de los patrones de variación anatómica de la acícula puede ser usado como un método rápido para explorar la variabilidad morfo-anatómica entre poblaciones (Boratyńska & al. 2015a, 2015b, Zhang & al. 2017), ya que esta obedece a diferencias en las condiciones del edátopo y los regímenes de humedad del hábitat (López & al. 2010, Tiwari & al. 2013, Ghimire & al. 2014, Meng & al. 2018, Hodžić & al. 2020), como resultado del proceso de aclimatación o adaptación.

Aunque este aspecto ha sido objeto de estudio en especies del género *Pinus* L. con amplios rangos de distribución, los estudios resultan insuficientes en especies insulares, donde el endemismo local marca diferencias para su manejo y conservación (López & al. 2008, Pérez-del Valle & al. 2020, Geada-López & al. 2021).

Pinus tropicalis Morelet tiene gran importancia ecológica y económica, al ser una de las principales especies dentro de los planes de reforestación y restauración de bosques en Cuba occidental. Esta especie es endémica de Pinar del Río y de la Isla de la Juventud, donde forma pinares continuos u ocasionalmente en simpatria con *P. caribaea* Morelet var. *caribaea*, siempre hacia las cimas de las colinas sobre sus-

tratos de pizarras o areniscas, y en llanuras sobre arenas cuarcíticas. Rodales puros ocurren sobre sustratos de arenas cuarcíticas con abundante sílice y en suelos originados por los sedimentos de las areniscas en contacto con la línea de costa al noroeste de Pinar del Río, en la Reserva Ecológica "Los Pretiles" (Samek & Del Risco-Rodríguez 1989).

Desde el punto de vista filogenético, *Pinus tropicalis* representa un relicto del linaje eurasiático de *Pinus* subsect. *Pinus* en América, junto con *P. resinosa* Aiton, aunque las especies más cercanas filogenéticamente son *P. massoniana* Lamb. y *P. merkusii* Jungh. & de Vriese, ambas con distribución asiática (Geda-López & al. 2004, Gernandt & al. 2005, Parks & al. 2012, Badik & al. 2018). Desde una perspectiva ecológica, esta es la principal especie arbórea que crece en los sustratos más oligotróficos y secos del occidente cubano; además, posee marcadas adaptaciones a regímenes de fuegos, considerada como resistente (Badik & al. 2018) o tolerante (He & al. 2012, Keeley 2012). Tiene características adaptativas distintivas que le confieren mayor éxito en la supervivencia, como el "seedling grass stage" descrito solo para cuatro especies del género y que guarda relación con el crecimiento sobre sustratos muy oligotróficos (Samek 1967) y con fuegos de baja intensidad y frecuencias (Keeley 2012). Esto favorece que el taxón ocupe más del 50 % de la superficie forestal de Pinar del Río en sitios con suelos esqueléticos sobre sustratos extremadamente pobres y secos, donde la especie es dominante.

Las áreas naturales de pinares de *Pinus tropicalis* han enfrentado una fuerte explotación y posterior reconversión a pinares de *P. caribaea* o a terrenos para la actividad agrícola, lo que ha contribuido a que se pierda una parte importante del genofondo de la especie, así como al deterioro estructural y en extensión de sus poblaciones. No obstante, en la actualidad *P. tropicalis* tiene la mayor cantidad de rodales naturales, debido a la fragmentación de las extensas masas originales en sitios de muy difícil acceso y lugares extremadamente secos y de baja fertilidad (Samek & Del Risco-Rodríguez 1989, Figueroa-Sierra 2002). Esto determinó que se categorizara como Vulnerable según las categorías y criterios de IUCN (Farjon 2013), mientras que en la Lista Roja de la flora de Cuba se considera con Datos Insuficientes (González-Torres & al. 2016). Desde el punto de vista silvicultural, es la cuarta especie prioritaria en el Plan de Desarrollo Forestal hasta 2030 por su rápido crecimiento, alta producción de resina (Álvarez-Brito & al. 1991) y su capacidad de crecer en sustratos extremadamente pobres, donde forma masas continuas y puras.

Tres estudios relacionados con la variación morfológica, anatómica y genética de *Pinus tropicalis* se han desarrollado en Cuba. El primero, aunque con una visión cladística y limitaciones en el muestreo de individuos y localidades, mostró que en las poblaciones de la especie existían diferencias morfológicas entre los individuos de localidades de la llanura aluvial suroccidental de Pinar del Río y los de las alturas de pizarra del norte (López-Almirall 1982). El segundo estudio detectó diferencias en algunas variables anatómicas entre poblaciones que se desarrollan en edátos de pizarra y

arenas blancas (Pérez-del Valle & al. 2019). Por su parte, el tercero encontró diferencias en las variables anatómicas entre poblaciones de *P. tropicalis* en tres ecótopos donde habitaba en simpatria con *P. caribaea* var. *caribaea* (Pérez-del Valle & al. 2020) desde un enfoque comparativo. Por tanto, quedan por realizar estudios más exhaustivos que permitan detectar las diferencias anatómicas, morfológicas y genéticas, para lo cual se precisa la incorporación de nuevas poblaciones que representen todos los ecótopos en los que crece la especie.

Dada la diversidad de ecótopos donde se encuentra *Pinus tropicalis* en Cuba y las diferencias morfo-anatómicas entre algunas de sus poblaciones, se tiene como hipótesis que las características de los ecótopos inducen una variación anatómica foliar en la especie. De este modo, el objetivo del estudio fue evaluar el efecto del ecótopo sobre la variación anatómica foliar en las poblaciones de *P. tropicalis* a lo largo de su área de distribución natural en Pinar del Río, como base para el restablecimiento de fuentes semilleras y su conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras para el estudio fueron tomadas en pinares naturales de *Pinus tropicalis* de la provincia Pinar del Río, Cuba (Figura 1), que representan los ecótopos donde el taxón crece. De cada localidad se caracterizó la composición litológica del sustrato (Pszczolkowski 1978), el piso altitudinal (Magaz-García & al. 2006) y la pendiente (Cabrera-Bermúdez 2002). La combinación de estos tres elementos sirve para identificar los ocho ecótopos que constituyen el factor analizado en este estudio (Tabla I). En cada localidad se seleccionaron al azar 20-30 individuos, de los cuales se recolectaron acículas del tercio inferior de la copa.

Para la caracterización anatómica se realizaron cortes transversales en 10 acículas seleccionadas al azar de cada individuo. Para comprobar la continuidad de los canales de resina y de las hileras de estomas se realizaron cortes transversales cada 1 cm a lo largo de la acícula; como estos fueron continuos, se escogió la parte media de las acículas para las mediciones. Las observaciones se realizaron con un microscopio óptico NLCD-307B. Se midieron las siguientes variables anatómicas con un aumento de 400×: grosor de la cutícula (GC), grosor de la epidermis (GE), grosor de la hipodermis (GH) y número de capas de células de la hipodermis (CH), con aumento de 100× se midieron: grosor del tejido de transfusión (PT), grosor del parénquima clorofílico (PC), diámetro del canal resinífero izquierdo (DCi), diámetro del canal resinífero derecho (DCd), altura del haz vascular (HHv) y ancho del haz vascular (AHv), número de estomas (NE) y número de canales (NC). Todas las variables se definieron tal como Pérez-del Valle & al. (2020: Figura 1).

Análisis estadístico

Para determinar el efecto conjunto de los tres factores de estudio (litología, piso altitudinal y pendiente), que se desglosan en los ocho ecótopos (Tabla I), se realizó un análisis de varianza por rangos de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0,05$) y una

prueba de comparación múltiple de pares entre las medias de los rangos de los tratamientos, según lo descrito en Conover (1999), ya que los datos no se ajustaron a una distribución normal. Adicionalmente, se empleó el método gráfico de Jentys-Szaferowa (1959) para distinguir las desviaciones por cada variable anatómica entre los ecótopos estudiados respecto a la línea patrón para la especie. Se empleó un análisis de componentes principales, sobre la matriz de correlación de Pearson, para determinar la interdependencia de las variables analizadas. Finalmente, se utilizó un análisis de discriminante para analizar la posición de cada ecótopo definido por las dos primeras funciones de clasificación e identificar las variables anatómicas que más contribuyeron a la diferenciación entre estos. Como grupos *a priori* se consideraron los ecótopos. Los datos fueron analizados con el programa *InfoStat v.2015* (Di Rienzo & al. 2015).

RESULTADOS

Variación anatómica foliar entre ecótopos

Las características de los ecótopos tienen un efecto significativo sobre casi todas las variables anatómicas de *Pinus tropicalis*, excepto para el ancho y altura del haz vascular y el diámetro del canal resinífero derecho (Tabla II). De acuerdo a

la prueba de comparación múltiple, el ecótopo donde difieren significativamente el mayor número de variables es el de la formación geológica Siguanea de arenas cuarcíticas con sílice. Mientras que en los ecótopos sobre la formación San Cayetano de arenas grises las diferencias se concentran fundamentalmente en el grosor de la epidermis, la hipodermis, el parénquima clorofílico y del tejido de transfusión (Figura 2).

El grosor de la hipodermis, del parénquima clorofílico y el número de canales de resina son las características que más difieren estadísticamente entre ecótopos; mientras que el grosor del tejido de transfusión y el número de estomas son las de menores diferencias. Por otro lado, se detectaron diferencias hacia el interior de los ecótopos de la formación Siguanea de arenas cuarcíticas, pues el predominio de sílice en uno de ellos genera una respuesta diferente en la mayoría de las variables anatómicas (Figura 2, Tabla II).

El gráfico de Jentys-Szaferowa (Figura 2) muestra que las variables que más se desvían del fenotipo promedio son las relacionadas con la regulación hídrica (grosor de la cutícula, grosor y número de capas de células de la hipodermis, y grosor de la epidermis) y la defensa (número de canales de resina).

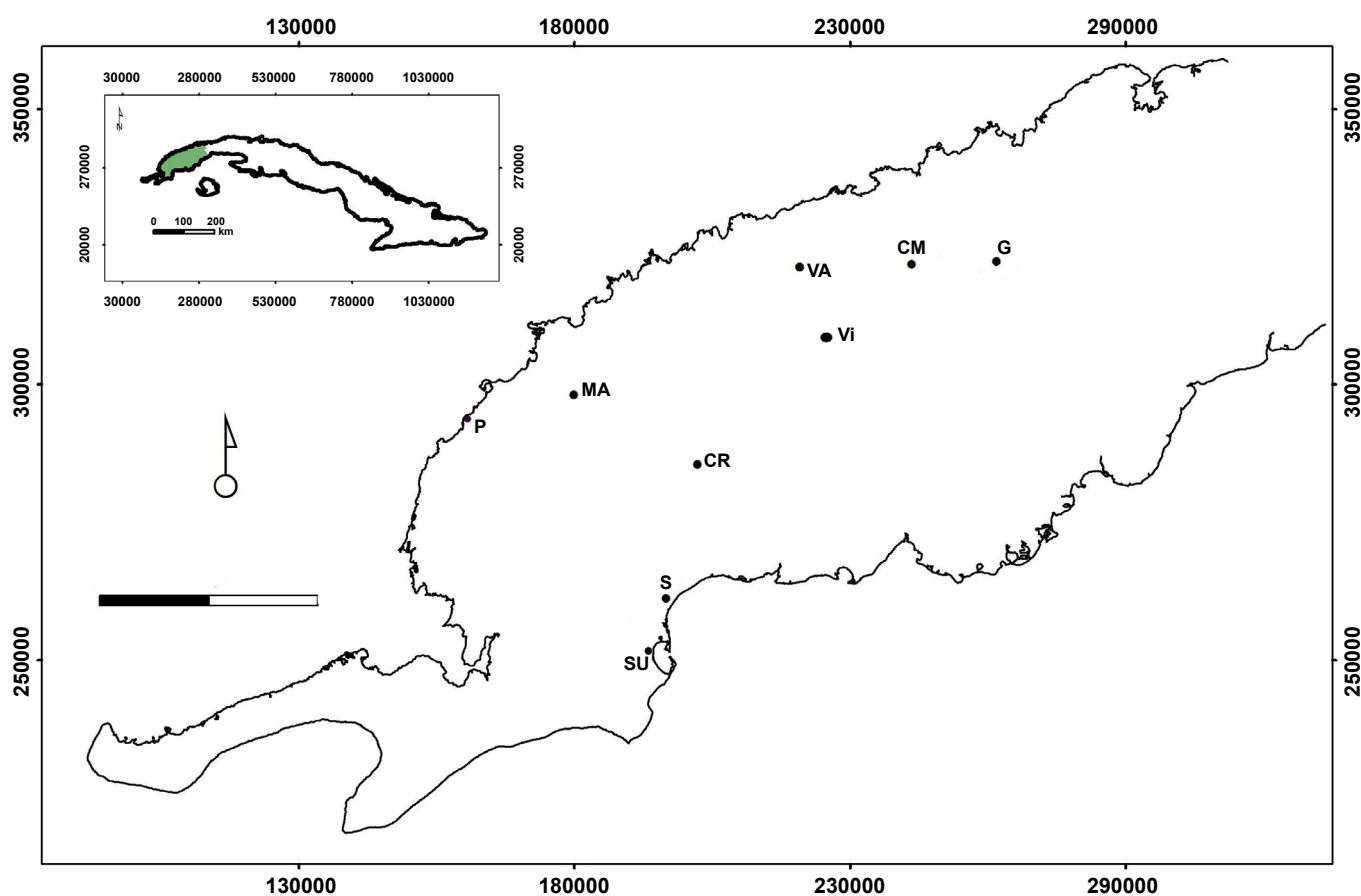


Fig. 1. Distribución geográfica de las localidades incluidas en el estudio anatómico foliar de *Pinus tropicalis*, Pinar del Río, Cuba. CM: Cayo la Mula, CR: Cayo Ratonés, G: Galalón, MA: Manaja, P: Los Pretiles, S: Sabanalamar, SU: San Ubaldo, Vi: Viñales, VA: Valle Ancón.

Fig. 1. Geographical distribution of the localities included in the foliar anatomical study of *Pinus tropicalis*, Pinar del Río, Cuba. CM: Cayo la Mula, CR: Cayo Ratonés, G: Galalón, MA: Manaja, P: Los Pretiles, S: Sabanalamar, SU: San Ubaldo, Vi: Viñales, VA: Valle Ancón.

TABLA I

Georreferenciación y características de los ecótopos de las localidades incluidas en el estudio anatómico foliar de *Pinus tropicalis*, Pinar del Río, Cuba

AC-LLB-TII: Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, AcS-LLB-TII: Arenas cuarcíticas con sílice-llanuras bajas-terrenos llanos, AP-SM-TII: Areniscas polimícticas-submontañas-ligeramente inclinados, AG-ALM-Tfi: Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-ALM-LI: Areniscas grises-alturas medias-ligeramente inclinados, AG-LLM-Tfi: Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-SM-Tfi: Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, RV-LLB-TII: Sedimentos vegetales-llanuras bajas-terreno llano.

TABLE I

Geographical location and ecotopes features in the localities included in the foliar anatomical study of *Pinus tropicalis*, Pinar del Río, Cuba

AC-LLB-TII: Quartz sands-low plains-flat terrain, AcS-LLB-TII: Quartz sands with high silica content-low plains-flat terrain, AP-SM-TII: Polymictic sandstones-submountains-slightly sloping, AG-ALM-Tfi: Gray sandstones-medium heights-strongly sloping terrain, AG-ALM-LI: Gray sandstones-medium heights-slightly sloping terrain, AG-LLM-Tfi: Gray sandstones-middle plains-strongly sloping terrain, AG-SM-Tfi: Sandstones grays-submountains-strongly sloping terrain, RV-LLB-TII: Vegetable sediments-low plains-flat terrain.

Localidades	Coordenadas		Sustrato (Formación: Litología)	Piso altitudinal	Pendiente	Ecótopos
	Latitud N	Longitud W				
Sabanalamar	22°08'12,01"	83°58'34,99"	Siguanea: Arenas cuarcíticas	Llanuras bajas	Llano	AC-LLB-TII
San Ubaldo	22°03'52"	84°01'02"	Siguanea: Arenas cuarcíticas con sílice	Llanuras bajas	Llano	AcS-LLB-TII
Manaja	22°27'29"	84°05'12"	Manacas: Areniscas polimícticas	Submontañas	Ligeramente inclinado	AP-SM-TII
Cayo la Mula	22°40'25,62"	83°34'04,76"	San Cayetano: Areniscas grises	Alturas medias	Fuertemente inclinado	AG-ALM-Tfi
Galalón	22°40'49,70"	83°25'23,41"				
Viñales	22°33'19"	83°43'54"	San Cayetano: Areniscas grises	Alturas medias	Ligeramente inclinado	AG-ALM-LI
Valle Ancón	22°39'57,7"	83°45'32,17"	San Cayetano: Areniscas grises	Llanuras medias	Fuertemente inclinado	AG-LLM-Tfi
Cayo Ratones	22°21'0,6"	83°55'37,57"	San Cayetano: Areniscas grises	Submontañas	Fuertemente inclinado	AG-SM-Tfi
Los Pretiles	22°23'53"	84°19'24"	Sedimentos: Sedimentos vegetales	Llanuras bajas	Llano	RV-LLB-TII

El fenotipo promedio está relacionado con los ecótopos de areniscas polimícticas y areniscas grises-llanuras medias-terreno fuertemente inclinado. En los ecótopos que pertenecen a las localidades que están en la formación geológica Sigüanea y litología de arenas cuarcíticas, los individuos poseen los valores más bajos del grosor de la epidermis y la hipodermis, junto con los mayores grosores de la cutícula (Figura 2). El ecótopo de la formación geológica Manacas, que tiene litología de areniscas polimícticas, se asemeja a los ecótopos de la formación San Cayetano de areniscas grises, en particular con el que se desarrolla sobre submontañas con terrenos fuertemente inclinados. En las localidades sobre areniscas grises las diferencias son menores y se encuentran alrededor del fenotipo promedio (Tabla II).

Relación entre variables anatómicas

En el análisis de componentes principales, para determinar la asociación de las variables, se utilizaron los tres primeros componentes, que explicaron el 78 % de la variabilidad total. En la Tabla III se presentan los autovectores de cada variable en la matriz rotada con relación a cada componente y su proyección en el plano (Figura 3). El primer componente explica la asociación de variables anatómicas vinculadas con la regulación hídrica, como son el grosor, el número de capas de células de la hipodermis y el número de estomas, todas estas correlacionadas positivamente, junto a la altura del haz

vascular, que lo hace de forma negativa. El segundo componente correlaciona variables vinculadas con los procesos de intercambio de gases y almacenamiento de agua, con cargas positivas, y por otro lado, con pesos negativos, variables de defensa y asimilación. En el tercer componente se correlacionan las variables de tejidos de protección y metabolismo secundario. El primer componente contrapone el ecótopo Sigüanea-Arenas cuarcíticas con sílice con el resto de los ecótopos, fundamentalmente por las variables relacionadas con la regulación y control de pérdida de agua junto al mayor número de canales de resina (Figura 3).

Diferenciación anatómica foliar de *Pinus tropicalis* entre ecótopos

Las dos funciones discriminantes utilizadas para la clasificación permitieron explicar el 84 % de las diferencias (Tabla IV). De acuerdo a los coeficientes estandarizados, las variables más importantes en la discriminación entre ecótopos en la primera función fueron el grosor de la cutícula y el número de estomas. En la segunda función las variables de mayor peso discriminante fueron el número de capas de células de la hipodermis y el grosor de la epidermis. De acuerdo a los valores de los centroides (Tabla IV, Figura 4), la primera función permite explicar el máximo de diferencias entre el ecótopo sobre arenas cuarcíticas con sílice, los sedimentos vegetales y un grupo de areniscas grises con respecto a los demás ecótopos.

TABLA II

Valores medios y desviación estándar de las variables anatómicas de *Pinus tropicalis* en ocho ecótopos naturales de Pinar del Río, Cuba

Medias con letras desiguales fueron significativamente diferentes ($p < 0,05$) para la prueba de Kruskal-Wallis; *: $p < 0,05$; **: $p < 0,001$. Variables: GC: Grosor de la cutícula, GEp: Grosor de la epidermis, GH: Grosor de la hipodermis, CH: Número de capas de células de la hipodermis, NE: Número de estomas, PT: Grosor del tejido de transfusión, NC: Número de canales, PC: Grosor del parénquima clorofílico, DCi: Diámetro del canal izquierdo, DCd: Diámetro del canal derecho, HHv: Altura del haz vascular, AHv: Ancho del haz vascular. Ecótopos: AC-LLB-TII: Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, AcS-LLB-TII: Arenas cuarcíticas con sílice-llanuras bajas-terrenos llanos, AP-SM-TII: Areniscas polimícticas-submontaña-ligeramente inclinados, AG-ALM-Tfi: Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-ALM-LI: Areniscas grises-alturas medias-ligeramente inclinados, AG-LLM-Tfi: Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-SM-Tfi: Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, RV-LLB-TII: Sedimentos vegetales-llanuras bajas-terreno llano.

TABLE II

Mean values and standard deviation of the anatomical variables of *Pinus tropicalis* in eight natural ecotopes of Pinar del Río, Cuba

Means with different letters were significantly different ($p < 0.05$) with the Kruskal-Wallis test; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.001$. Variables: GC: Thickness of the cuticle, GEp: Thickness of epidermis, GH: Thickness of the hypodermis, CH: number of cells layers of the hypodermis, NE: Number of stomata, PT: Thickness of transfusion tissue, NC: Number of canals, PC: Thickness of chlorophyllic parenchyma, DCi: Diameter of left canal, DCd: Diameter of right canal, HHv: Height of vascular bundle, AHv: Width of vascular bundle. Ecotopes: AC-LLB-TII: Quartz sands-low plains-flat terrain, AcS-LLB-TII: Quartz sands with high silica content-low plains-flat terrain, AP-SM-TII: Polymictic sandstones-submountain-slightly sloping, AG-ALM-Tfi: Gray sandstones-medium heights-strongly sloping terrain, AG-ALM-LI: Gray sandstones-medium heights-slightly sloping terrain, AG-LLM-Tfi: Gray sandstones-middle plains-strongly sloping terrain, AG-SM-Tfi: Gray sandstones-submountains-strongly sloping terrain, RV-LLB-TII: Vegetable sediments-low plains-flat terrain.

Variables	AC-LLB-TII (n = 30)	AcS-LLB-TII (n = 30)	AP-SM-TII (n = 30)	AG-ALM-Tfi (n = 60)	AG-ALM-LI (n = 19)	AG-LLM-Tfi (n = 30)	AG-SM-Tfi (n = 26)	RV-LLB-TII (n = 36)	H
NE	13,43 ± 2,11 ^A	16,73 ± 1,91 ^C	13,8 ± 1,71 ^{AB}	13,5 ± 2,25 ^A	13,84 ± 2,69 ^{AB}	14,85 ± 2,39 ^B	13,87 ± 1,63 ^{AB}	13,17 ± 1,42 ^A	55,89**
NC	7,43 ± 1,36 ^C	8,2 ± 1,1 ^D	7,07 ± 1,01 ^{BC}	6,18 ± 1,24 ^A	6,16 ± 1,5 ^{AB}	7,38 ± 1,02 ^C	6,63 ± 1,43 ^{AB}	7,5 ± 1,23 ^C	59,25**
GC (µm)	2,9 ± 0,34 ^B	3,17 ± 0,91 ^B	2,6 ± 0,62 ^{BC}	1,13 ± 0,28 ^A	1,37 ± 0,5 ^{AB}	2,7 ± 0,77 ^B	2,95 ± 0,58 ^B	1,04 ± 0,17 ^A	182,17**
GEp (µm)	13,73 ± 2,32 ^A	18,94 ± 3,91 ^C	16,48 ± 3,02 ^B	16,07 ± 3,23 ^B	18,61 ± 2,05 ^C	15,67 ± 3,06 ^B	14,98 ± 2,66 ^{AB}	20,39 ± 3,3 ^C	81,34**
GH (µm)	31,72 ± 4,74 ^A	59,27 ± 10,41 ^E	36,35 ± 5,72 ^{BC}	41,31 ± 7,07 ^D	34,3 ± 4,01 ^{AB}	43,32 ± 7,21 ^D	37,97 ± 6,4 ^{CD}	38,42 ± 7,96 ^{CD}	108,04**
CH	2,03 ± 0,18 ^A	3,73 ± 0,58 ^C	2 ± 0 ^A	2,13 ± 0,34 ^A	2,26 ± 0,45 ^{AB}	2,23 ± 0,43 ^A	1,97 ± 0,18 ^A	2,61 ± 0,49 ^B	95,07**
PC (µm)	132,16 ± 15,63 ^{AB}	125,68 ± 16,5 ^A	143,78 ± 20,25 ^{CD}	131,66 ± 19,59 ^{AB}	142,24 ± 21,01 ^{BCD}	141,3 ± 20,44 ^{BCD}	136,33 ± 22,49 ^{BC}	155,83 ± 26,66 ^D	35,86**
PT (µm)	158,05 ± 17,1 ^{AB}	159,2 ± 20,08 ^{BC}	163,02 ± 23,25 ^{BC}	146 ± 31,7 ^A	174,81 ± 31,71 ^C	159,86 ± 27,41 ^{ABC}	159,95 ± 20,09 ^{BC}	155,83 ± 37,45 ^{AB}	18,32*
DCi (µm)	104,34 ± 24,64 ^{AB}	100,54 ± 26,94 ^A	108,97 ± 20,94 ^{AB}	104,72 ± 26,13 ^{AB}	104,68 ± 18,52 ^{AB}	115,32 ± 20,29 ^B	99,82 ± 19,44 ^A	115,02 ± 23,31 ^B	14,86*
DCd (µm)	104,03 ± 23,29	103,33 ± 25,15	107,94 ± 20,51	96,94 ± 25,14	98,07 ± 23,34	105,28 ± 21,06	103,22 ± 23,61	106,55 ± 20,59	4,99
HHv (µm)	317,34 ± 44,52	298,31 ± 35,71	320,16 ± 30,23	312,96 ± 43,37	293,95 ± 51,98	300,42 ± 30,56	308,36 ± 30,35	300,29 ± 31,24	11,87
AHv (µm)	494,1 ± 59,49	470,06 ± 52,76	489,11 ± 57,63	496,87 ± 70,53	480 ± 59,96	490,68 ± 60,3	407,56 ± 59,23	487,2 ± 53,23	6,49

La segunda función separa los ecótopos de sedimentos vegetales, areniscas grises y arenas cuarcíticas con sílice hacia la parte positiva del eje respecto del resto de los ecótopos de areniscas grises, areniscas polimícticas y arenas cuarcíticas. Ambas funciones discriminan las arenas cuarcíticas con sílice del resto. Las variables relacionadas con la regulación hídrica y la defensa se asocian con el ambiente de más baja disponibilidad hídrica (arenas cuarcíticas con sílice) (Figura 4).

DISCUSIÓN

Variación anatómica foliar de *Pinus tropicalis* entre ecótopos

Se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas entre los ecótopos con la misma formación geológica y litología

(Tabla II). Una de estas diferencias se encontraron hacia el interior de las arenas cuarcíticas, donde la abundancia de sílice provoca cambios en las variables anatómicas de regulación hídrica. Samek & Del Risco-Rodríguez (1989) plantearon que el ecótopo de arenas cuarcíticas con depósitos silíceos finos, que en este estudio aparecen representados como arenas cuarcíticas con sílice y que ocupan geográficamente el área entre La Fe y Cortés (localidad San Ubaldo), difieren no solo en su textura sino además en los contenidos de nitrógeno, potasio, fósforo y materia orgánica, los cuales son bajos en comparación con los ecótopos de las zonas llamadas arenas cuarcíticas de la llanura suroccidental de Pinar del Río. Esto, junto a la alta capacidad de infiltración por su textura, conduce a una menor disponibilidad de agua en comparación con el resto de los ecótopos analizados.

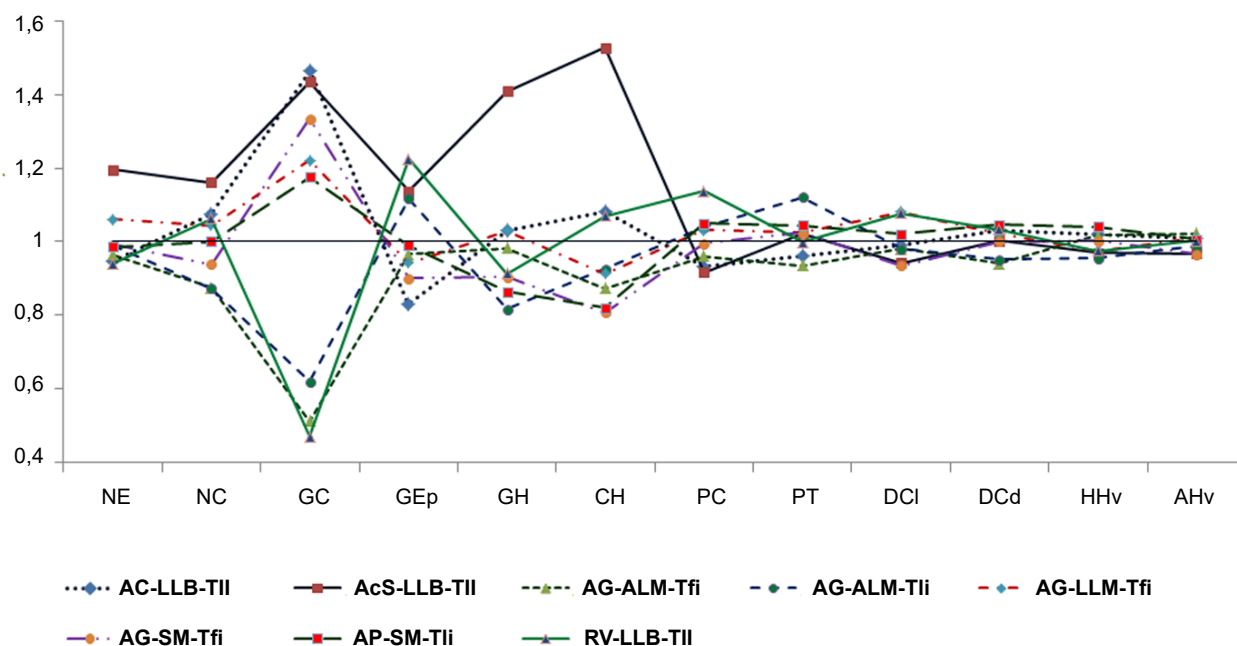


Fig. 2. Gráfico de Jentys-Szaferowa de variabilidad anatómica entre los ecótopos de *Pinus tropicalis* en Pinar del Río, Cuba. Variables: GC: Grosor de la cutícula, GEp: Grosor de la epidermis, GH: Grosor de la hipodermis, CH: Número de capas de células de la hipodermis, NE: Número de estomas, PT: Grosor del tejido de transfusión, NC: Número de canales de resina, PC: Grosor del parénquima clorofílico, DCi: Diámetro del canal izquierdo, DCd: Diámetro del canal derecho, HHv: Altura del haz vascular, AHv: Ancho del haz vascular. Ecótopos: AC-LLB-TII: Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, AcS-LLB-TII: Arenas cuarcíticas con sílice-llanuras bajas-terrenos llanos, AP-SM-Tli: Areniscas polimícticas-submontaña-ligeramente inclinados, AG-ALM-Tfi: Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-ALM-Tli: Areniscas grises-alturas medias-ligeramente inclinados, AG-LLM-Tfi: Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-SM-Tfi: Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, RV-LLB-TII: Sedimentos vegetales-llanuras bajas-terreno llano.

Fig. 2. Jentys-Szaferowa anatomical variability graph among *Pinus tropicalis* ecotops in Pinar del Río, Cuba. Variables: GC: Thickness of the cuticle, GEp: Thickness of epidermis, GH: Thickness of the hypodermis, CH: number of cells layers of the hypodermis, NE: Number of stomata, PT: Thickness of transfusion tissue, NC: Number of resin canals, PC: Thickness of chlorophyllic parenchyma, DCi: Diameter of left canal, DCd: Diameter of right canal, HHv: Height of vascular bundle, AHv: Width of vascular bundle. Ecotopes: AC-LLB-TII: Quartz sands-low plains-flat terrain, AcS-LLB-TII: Quartz sands with high silica content-low plains-flat terrain, AP-SM-Tli: Polymictic sandstones-submountain-slightly sloping, AG-ALM-Tfi: Gray sandstones-medium heights-strongly sloping terrain, AG-ALM-Tli: Gray sandstones-medium heights-slightly sloping terrain, AG-LLM-Tfi: Gray sandstones-middle plains-strongly sloping terrain, AG-SM-Tfi: Gray sandstones-submountains-strongly sloping terrain, RV-LLB-TII: Vegetable sediments-low plains-flat terrain.

La alta concentración de sodio y los bajos niveles de pH encontrados en las arenas cuarcíticas de Sabanalamar indican que los ecótopos sobre este sustrato son los más extremos para el desarrollo de *Pinus caribaea* var. *caribaea* (García-Quintana & al. 2009), pero no para *Pinus tropicalis*. Para este último, dentro de las arenas cuarcíticas existe una condición aún más limitante determinada por la abundancia de cristales de sílice (> 80 % de la composición del sustrato), con más bajo contenido de materia orgánica y bases intercambiables, que lo convierte en el ecótopo más oligotrófico y seco para la especie y para el género en Cuba.

A pesar de que no existe una relación clara entre las características de los estomas (Çortan & al. 2017, Zhang & al. 2017) y las condiciones ambientales, varios estudios demuestran el efecto de elevados niveles de iluminación y de ambientes secos sobre el incremento del número y densidad estomática en especies del género *Pinus* (Grill & al. 2004, López & al. 2008, Tiwari & al. 2013, Ghimire & al. 2014). En las arenas cuarcíticas con sílice se combinan ambas condiciones: alta reflexión de la luz determinada por las características

físicas (color) del suelo y baja densidad del bosque que conduce a una mayor luminosidad; por tanto, esta pudiera ser la razón de los mayores números de estomas encontrados.

En este ambiente seco se observaron los mayores valores en el grosor de la hipodermis y la cutícula, así como en el número de capas de células de la hipodermis; lo cual es comúnmente reconocido como una adaptación a condiciones secas (Nikolić & al. 2014, 2019, Pawlaczyk & al. 2017), ya que tanto la hipodermis como la cutícula actúan como mecanismo adicional para regular la pérdida de agua (Grill & al. 2004, Dörken & Stützel 2012). Similar comportamiento ha sido reportado por Galdina & Khazova (2019) para *Pinus sylvestris* L., *P. canariensis* C. Sm. ex DC. (López & al. 2007) y *P. heldreichii* Christ (Nikolić & al. 2019); donde los tejidos protectores, en especial la epidermis y sus modificaciones, juegan un rol importante en la adaptabilidad a las condiciones áridas. Asimismo, la presencia de una hipodermis con numerosas esclereidas confieren mejor control hídrico y mayor resistencia mecánica en la especie (Pérez-del Valle & al. 2020).

TABLA III

Carga de las puntuaciones de los rasgos anatómicos de *Pinus tropicalis* en el análisis de componentes principales

TABLE III

Loading scores of anatomical traits of *Pinus tropicalis* in the principal component analyses

Variables	Autovectores		
	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Número de estomas	0,45	-0,05	0,03
Grosor de la hipodermis	0,43	0,02	0,01
Número de capas de células de la hipodermis	0,43	0,16	-0,01
Altura del haz vascular	-0,33	-0,01	0,2
Grosor de la epidermis	0,17	0,51	-0,14
Grosor del parénquima clorofílico	-0,23	0,48	0,16
Grosor de la cutícula	0,24	-0,36	0,3
Ancho del haz vascular	-0,23	-0,39	0,28
Diámetro del canal resinífero derecho	0,04	0,12	0,61
Número de canales de resina	0,31	0,07	0,46
Diámetro del canal resinífero izquierdo	-0,17	0,4	0,35
Grosor del tejido de transfusión	0,05	0,16	-0,17
Autovalor	4,45	2,76	2,2
% Varianza	37	23	18
% Varianza acumulada	37	60	78

En las arenas cuarcíticas con sílice, aunque se evidencia un mayor número de estomas en *Pinus tropicalis* que implicaría un aumento en la pérdida de agua por transpiración, desarrolla una gruesa hipodermis rica en esclereidas. Paradójicamente, estas características anatómicas se asocian con los menores grosores del parénquima clorofílico de las acículas en todos los ecótopos. Se ha referido que en algunas especies existe una relación compensatoria (*trading-off*) entre la alta densidad estomática y el tejido del mesofilo, en los que un mayor número de estomas por unidad de superficie ayuda a reducir la resistencia a la difusión de CO₂ (Wu & al. 2018, Liu & al. 2019), modifica el número de sitios disponibles para el intercambio de gases, facilita el intercambio gaseoso en cortos periodos y así maximiza la producción de biomasa en condiciones ambientales adversas (López & al. 2008).

Adicionalmente, Kuusk & al. (2017) detectó una baja fracción del volumen de mesofilo en hojas adultas de tres especies de pinos mediterráneos (*Pinus pinea* L., *P. halepensis* Mill. y *P. nigra* subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco), lo que sugiere que el individuo al ser estructuralmente más robusto está inevitablemente asociado con una reducida cantidad de biomasa fotosintetizada. Esta compensación que opera en especies, edades de las plantas y edades de las acículas, puede estar relacionada con los cambios en las características de estas, en plantas juveniles versus plantas adultas durante la ontogenia.

Samek & Del Risco-Rodríguez (1989) argumentaron que en una parte de las arenas cuarcíticas de la llanura suroccidental de Pinar del Río, en especial la de Sabanalamar, hay mezcla en diferentes grados de lavado de arcillas ferralíticas de origen fluvial proveniente de Alturas de Pizarra (formación San Cayetano-Arenas grises) que pueden dar cierto nivel de fertilidad y mayor humedad en los suelos. Ejemplo de ello son los sitios donde se presentan en simpatria *Pinus caribaea* var. *caribaea* y *P. tropicalis*, hasta sitios en que son reemplazados por el bosque semideciduo. Sin embargo, en los sitios de alto contenido en cristales de cuarzo solo se desarrolla *P. tropicalis*, el cual es poco probable que sea reemplazado naturalmente por especies arbóreas de gran porte. Las características distintivas en gran parte de las variables anatómicas podrían considerarse ventajas adaptativas a condiciones edáficas oligotróficas.

Las diferencias en las variables anatómicas entre los ecótopos sobre areniscas grises podrían ser atribuibles a la altitud y la pendiente. Las areniscas grises de la formación San Cayetano son las de mayor representación en el occidente de Pinar del Río y a esta formación y litología se corresponden la mayor cantidad de poblaciones naturales de la especie. En estos sitios puede encontrarse *Pinus tropicalis* en simpatria con *P. caribaea* var. *caribaea* o formar masas continuas y puras hacia los sitios más extremos de cimas de las colinas, donde la capacidad competitiva favorece a *P. tropicalis* por ser el menos exigente desde el punto de vista nutricional entre

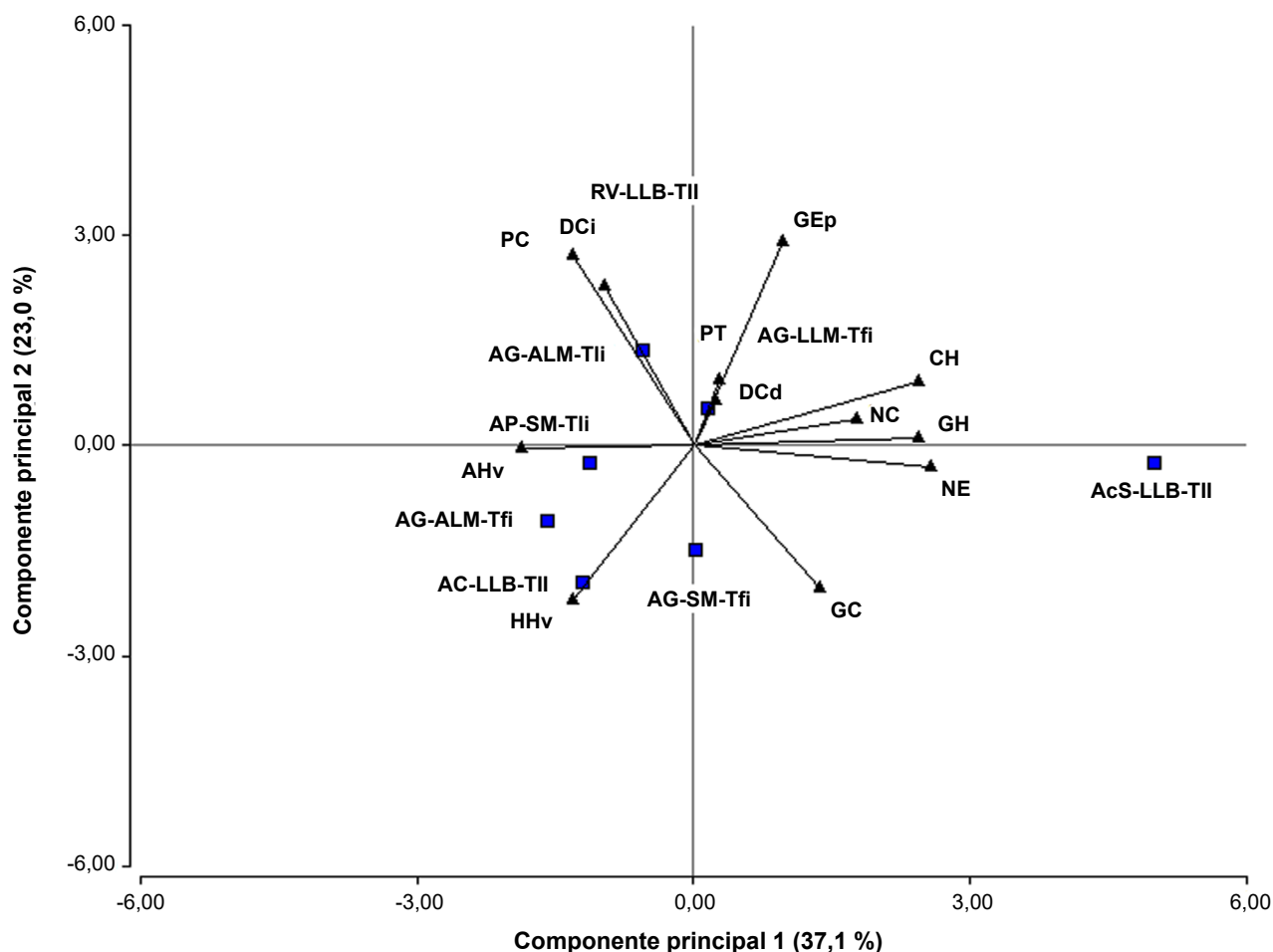


Fig. 3. Ordenación de los ecótopos donde habita *Pinus tropicalis* en Pinar del Río, Cuba, según el análisis de componentes principales en los dos primeros componentes definidos. Variables: GC: Grosor de la cutícula, GEp: Grosor de la epidermis, GH: Grosor de la hipodermis, CH: Número de capas de células de la hipodermis, NE: Número de estomas, PT: Grosor del tejido de transfusión, NC: Número de canales de resina, PC: Grosor del parénquima clorofílico, DCi: Diámetro del canal izquierdo, DCd: Diámetro del canal derecho, HHv: altura del haz vascular, AHv: Ancho del haz vascular. Ecótopos: AC-LLB-TII: Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, AcS-LLB-TII: Arenas cuarcíticas con sílice-llanuras bajas-terrenos llanos, AP-SM-TII: Areniscas polimícticas-submontaña-levemente inclinadas, AG-ALM-Tfi: Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-ALM-LI: Areniscas grises-alturas medias-levemente inclinadas, AG-LLM-Tfi: Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-SM-Tfi: Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, RV-LLB-TII: Sedimentos vegetales-llanuras bajas-terreno llano.

Fig. 3. Organization of the ecotopes where *Pinus tropicalis* occurs in Pinar del Río, Cuba, according to the analysis of principal components in the first two defined components. Variables: GC: Thickness of the cuticle, GEp: Thickness of epidermis, GH: Thickness of the hypodermis, CH: number of cells layers of the hypodermis, NE: Number of stomata, PT: Thickness of transfusion tissue, NC: Number of resin canals, PC: Thickness of chlorophyllous parenchyma, DCi: Diameter of left canal, DCd: Diameter of right canal, HHv: Height of vascular bundle, AHv: Width of vascular bundle. Ecotopes: AC-LLB-TII: Quartz sands-low plains-flat terrain, AcS-LLB-TII: Quartz sands with high silica content-low plains-flat terrain, AP-SM-TII: Polymictic sandstones-submountain-slightly sloping, AG-ALM-Tfi: Gray sandstones-medium heights-strongly sloping terrain, AG-ALM-LI: Gray sandstones-medium heights-slightly sloping terrain, AG-LLM-Tfi: Gray sandstones-middle plains-strongly sloping terrain, AG-SM-Tfi: Gray sandstones-submountains-strongly sloping terrain, RV-LLB-TII: Vegetable sediments-low plains-flat terrain.

los pinos cubanos (Samek 1967, López-Almirall 1982, Samek & Del Risco-Rodríguez 1989). En *P. caribaea* var. *caribaea*, Geadá-López & al. (2021) detectaron diferencias en las mismas variables anatómicas evaluadas entre los ecótopos de la formación San Cayetano con litología de areniscas grises, aunque dichas diferencias fueron menos notables en todas las variables en contraposición a *P. tropicalis*.

Las Alturas de Pizarra son las áreas usualmente reconocidas para la distribución de los pinares de *Pinus tropicalis*. A

esta formación geográfica se asocia mayormente la formación San Cayetano, pero, además, contiene elementos que determinan las areniscas polimícticas. Estas dos litologías son poco diferenciables; sin embargo, esta última tiene lutitas, argilitas y filitas estratificadas o no (Cobiella-Reguera & al. 2000, Cobiella-Reguera 2008). La formación San Cayetano se ubica cercana a la costa norte de la provincia Pinar del Río con muy poca variación latitudinal. Las semejanzas en las condiciones del sustrato y la litología de las areniscas grises y las polimícticas, podrían justificar la poca diferencia

en algunas variables anatómicas entre los ecótopos areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados (Tabla II, Figura 2). Por otra parte, dentro de los ecótopos sobre la formación San Cayetano se observa gran variedad de estados de meteorización de las areniscas grises que generan cambios en su litología (Cobiella-Reguera & al. 2000), determinan diferencias en las propiedades físico-químicas del suelo (García-Quintana & al. 2009) y generan cambios en la disponibilidad de agua.

La localidad Los Pretiles se ubica en la costa norte de Pinar del Río, desde 0 a 15 msm, esta representa un caso particular donde la especie *Pinus tropicalis* habita como dominante, con individuos que pueden llegar a los 12 m de altura y hasta 25 cm de diámetro. Este pinar se dispone en forma de franja a lo largo de la línea de costa, en ocasiones, por delante de la formación de manglar. Aunque esta localidad se conoce como arenas blancas, en realidad está formada por los sedimentos

que se arrastran de las pizarras y a los 50 cm de profundidad subyace la turba originada por los sedimentos vegetales (Granado & al. 2016). La propia génesis de este sustrato podría condicionar su similitud con las areniscas grises.

El número de canales de resina de las acículas varió entre los ecótopos y aumentó hacia los lugares más secos. Este comportamiento se ha observado generalmente no solo como respuesta a factores bióticos (Krokene & Nagy 2012), sino también a la baja disponibilidad de nutrientes y agua (Endara & Coley 2011, Vázquez-González & al. 2020). En algunas especies varía siguiendo un gradiente de precipitación, como en *Pinus sylvestris* (Donnelly & al. 2016, Köbölkuti & al. 2017, Galdina & Khazova 2019), *P. thunbergii* Parl. (Ghimire & al. 2014), *P. tabuliformis* Carrière (Zhang & al. 2017, Meng & al. 2018), *P. yunnanensis* Franch. (Huang & al. 2016), *P. pinaster* Aiton (Vázquez-González & al. 2020) y *Cedrus atlantica* (Endl.) G. Manetti ex Carrière (Bakkali & Amraoui 2018).

TABLA IV

Análisis de discriminante y coeficientes estandarizados de cada variable de los ecótopos de *Pinus tropicalis* (Pinar del Río, Cuba) en las dos funciones discriminantes

TABLE IV

Discriminant analysis and standardized coefficients of each variable of the ecotopes of *Pinus tropicalis* (Pinar del Río, Cuba) in the two discriminant functions

	Función 1	Función 2
Autovalores	3,73	2,38
% variación	51,54	32,95
% variación acumulada	51,54	84,49
Variables	Coefficientes estandarizados	
Número de estomas	0,27	-0,01
Número de canales de resina	0,18	0,11
Grosor de la cutícula	0,81	-0,46
Grosor de la epidermis	-0,05	0,5
Grosor de la hipodermis	0,26	-0,07
Número de capas de células de la hipodermis	0,36	0,78
Parénquima clorofílico	-0,26	0,01
Grosor del tejido de transfusión	-0,11	0,07
Diámetro del canal izquierdo	-0,05	0,09
Diámetro del canal derecho	-0,01	-0,03
Altura del haz vascular	-0,08	0,12
Ancho del haz vascular	-0,04	-0,2
Ecótopos	Centroides	
Arenas cuarcíticas con sílice-llanuras bajas-terrenos llanos	4,25	2,24
Sedimentos vegetales-llanuras bajas-terreno llano	-1,78	2,18
Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados	0,98	-0,87
Areniscas grises-alturas medias-ligeramente inclinados	-1,7	0,83
Areniscas grises-alturas medias-fuertemente inclinados	-1,72	0,13
Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados	0,8	-1,9
Areniscas polimícticas-submontaña-ligeramente inclinados	0,11	-1,21
Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos	0,64	-1,78

Se ha detectado que la mayor densidad de canales de resina se asocia a áreas menos húmedas (Jankowski & al. 2017, 2019) y su incremento en número y tamaño en *P. yunnanensis* está correlacionado con la disminución de la precipitación y el aumento de la temperatura; lo que contribuye a reducir la influencia de la extrema sequía y el calor (Huang & al. 2016),

similar a lo encontrado en esta especie. Por otro lado, se ha documentado en *P. pinaster* una relación estrecha entre sitios muy pobres en nutrientes, en especial con bajos contenidos de fósforo, con incrementos en número y diámetro del canal y la producción de resina (Sampedro & al. 2011, Moreira & al. 2015).

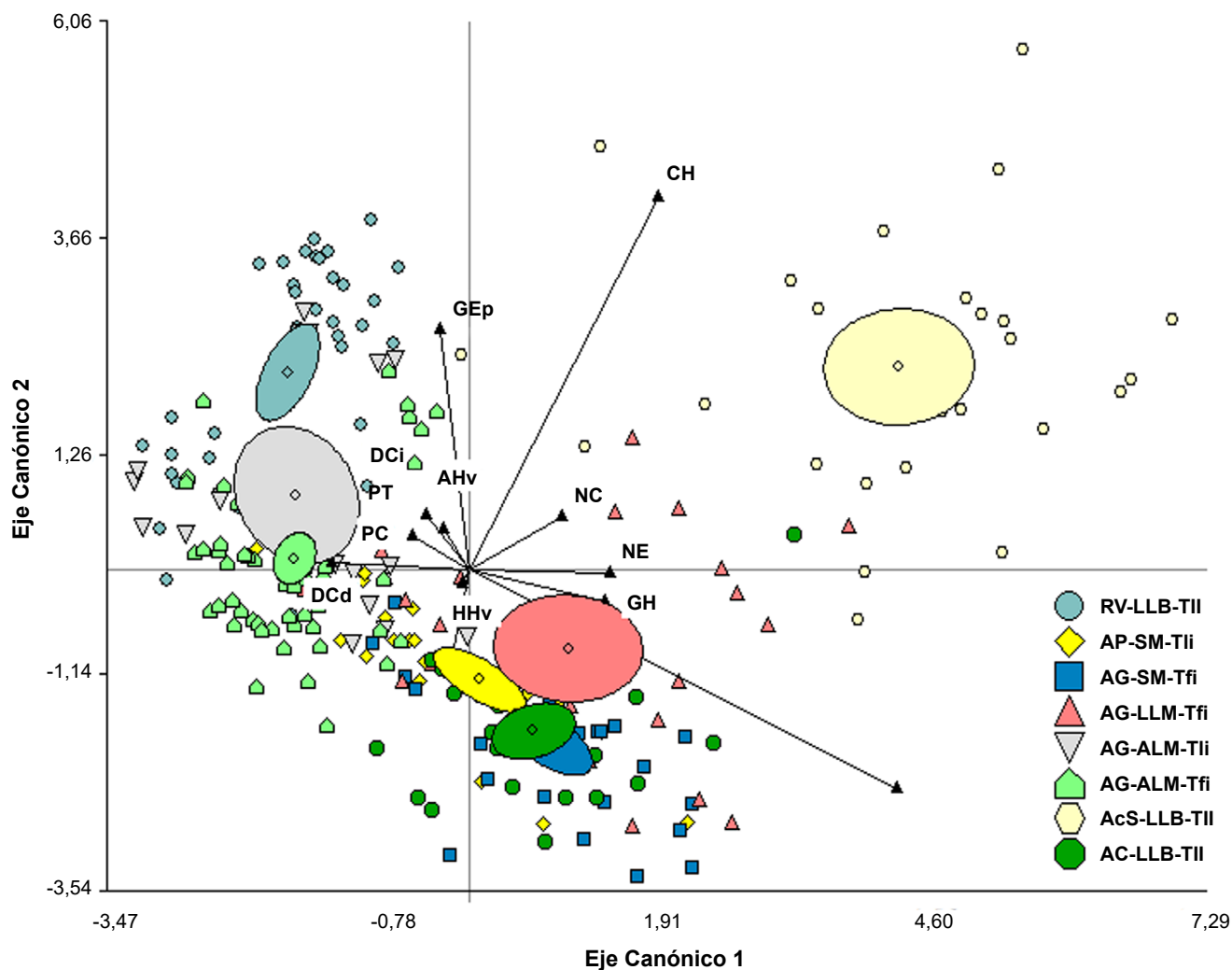


Fig. 4. Ordenación de los ecótopos, donde habita *Pinus tropicalis* en Pinar del Río, Cuba, en las dos primeras funciones discriminantes, basado en variables anatómicas. Los contornos corresponden a elipses de predicción al 95 % de probabilidad. Variables: GC: Grosor de la cutícula, GEp: Grosor de la epidermis, GH: Grosor de la hipodermis, CH: Número de capas de células de la hipodermis, NE: Número de estomas, PT: Grosor del tejido de transfusión, NC: Número de canales de resina, PC: Grosor del parénquima clorofílico, DCi: Diámetro del canal izquierdo, DCd: Diámetro del canal derecho, HHv: altura del haz vascular, AHv: Ancho del haz vascular. Ecótopos: AC-LLB-TII: Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, AcS-LLB-TII: Arenas cuarcíticas con sílice-llanuras bajas-terrenos llanos, AP-SM-Tii: Areniscas polimícticas-submontaña-ligeramente inclinadas, AG-ALM-Tfi: Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-ALM-LI: Areniscas grises-alturas medias-ligeramente inclinados, AG-LLM-Tfi: Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-SM-Tfi: Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, RV-LLB-TII: Sedimentos vegetales-llanuras bajas-terreno llano.

Fig. 4. Organization of the ecotopes, where *Pinus tropicalis* occurs in Pinar del Río, Cuba, in the first two discriminant functions, based on anatomical variables. The contours correspond to prediction ellipses at 95 % probability. Variables: GC: Thickness of the cuticle, GEp: Thickness of epidermis, GH: Thickness of the hypodermis, CH: number of cells layers of the hypodermis, NE: Number of stomata, PT: Thickness of transfusion tissue, NC: Number of resin canals, PC: Thickness of chlorophyllic parenchyma, DCi: Diameter of left canal, DCd: Diameter of right canal, HHv: Height of vascular bundle, AHv: Width of vascular bundle. Ecotopes: AC-LLB-TII: Quartz sands-low plains-flat terrain, AcS-LLB-TII: Quartz sands with high silica content-low plains-flat terrain, AP-SM-Tii: Polymictic sandstones-submountain-slightly sloping, AG-ALM-Tfi: Gray sandstones-medium heights-strongly sloping terrain, AG-ALM-LI: Gray sandstones-medium heights-slightly sloping terrain, AG-LLM-Tfi: Gray sandstones-middle plains-strongly sloping terrain, AG-SM-Tfi: Gray sandstones-submountains-strongly sloping terrain, RV-LLB-TII: Vegetable remains-low plains-flat terrain.

Los resultados en este estudio apuntan a que en *Pinus tropicalis* la combinación de los factores disponibilidad de agua y sustratos muy oligotróficos puede influir en el incremento del número y diámetro de los canales de resina. Este comportamiento, superior al reportado en *P. caribaea* var. *caribaea* (Pérez-del Valle & al. 2020, Geada-López & al. 2021) sugiere una función tanto defensiva como de regulación del agua (Farrell & al. 1991, Donnelly & al. 2016).

Cambios en las dimensiones del haz vascular (AHv y HHv) y la presencia de tejido de sostén dentro de este, se reconocen como características esenciales para evitar el colapso de los elementos del haz vascular en condiciones de pérdida de turgencia (Larcher 2003, Grill & al. 2004) en especies que viven en condiciones de sequía o xéricas (Grill & al. 2004, López-Rodríguez 2009, Zhang & al. 2017, Galdina & Khazova 2019, Geada-López & al. 2021). Sin embargo, en *Pinus tropicalis* estos tejidos no sufren variación entre ecótopos, al parecer se emplean mecanismos anatómico-estructurales más externos, es decir, en los tejidos de sostén para el control de las pérdidas de agua.

El tejido de transfusión está presente solo en las coníferas, en especial en *Pinus* (Canny 1993, Liesche & al. 2011), cuya función es almacenar gran cantidad de agua (Gambles & Dengler 1982, Brodribb & al. 2010). Además, tiene un complejo mecanismo post-xylema/pre-floema que transporta agua y nutrientes minerales junto a fotoasimilados simples (Canny 1993, Liesche & al. 2011), que en caso de ser necesario emplean una vía simplástica para llevar energía al tejido de asimilación. Por estas razones, López & al. (2010) y Liesche & al. (2011) plantearon que en condiciones ecológicas de sequía o xéricas, el desarrollo de un tejido de transfusión grueso significaría una ventaja con el almacenamiento de agua y un ahorro en la síntesis de compuestos (López-Rodríguez 2009, Esteban & al. 2010, Hodžić & al. 2020). Más allá de la dimensión de este tejido, lo interesante es su relación con el grosor del parénquima clorofílico, que en este caso solo en el ecótopo sobre arenas cuarcíticas con sílice se ve ligeramente favorecida a 1,3:1. Esto quiere decir que bajo esas condiciones se justifica su aumento en aras de mantener las tasas fotosintéticas en condiciones extremas. La relación 1:1 entre el grosor de los tejidos de transfusión y el parénquima clorofílico solo se logra en el ecótopo de sedimentos de sedimentos vegetales (RV-LLB-TII), donde el agua no resulta ser un factor limitante.

Relación entre variables anatómicas

El alto porcentaje que es explicado por el primer componente principal y la fuerte asociación entre las variables de este (Tabla III) puede atribuirse, por una parte, al refuerzo en el control de la pérdida de agua al aumentar el grosor y el número de capas de células de la hipodermis; y por otra, a maximizar el intercambio de gases con una pérdida mínima de agua en un corto período de tiempo (López & al. 2008), todo lo anterior de conjunto con disminuciones en la altura del haz vascular. Aunque comúnmente se reconoce que existe una correlación positiva entre el número o densidad

estomática y las pérdidas de agua, muchos autores plantean que no son estos los índices precisos para explicar dicho comportamiento, ya que las características de los estomas dependen en gran medida de la información genética de la plantas, las condiciones de crecimiento o la ontogenia de las hojas (Russo & al. 2015, Čortan & al. 2017, Kuusk & al. 2017). La densidad estomática ha mostrado una variación significativa entre individuos, poblaciones o ecótipos de una misma especie. Si bien menor número de estomas podría reducir la conductividad estomática y por tanto las tasas fotosintéticas, un menor tamaño mejoraría potencialmente la asimilación de CO₂ y esto permitiría una respuesta más rápida ante cambios ambientales (Zhang & al. 2012, Wu & al. 2018); todo esto garantizado con el refuerzo de los tejidos dérmicos en esta especie.

El segundo y el tercer componente principal son muy similares en el porcentaje de explicación de la varianza total. En el segundo se muestra que el grosor del parénquima clorofílico y el grosor de la epidermis tienen los mayores valores de correlación positiva, mientras el resto de las variables presentan correlación negativa (Tabla III). Esta relación es congruente ya que a los sitios con menor estrés hídrico se asocian mayores valores del grosor del tejido de asimilación (parénquima clorofílico) y menores grosores de cutícula en las hojas. En estos sitios hay menos limitaciones para la fotosíntesis y no es necesario el desarrollo de una cutícula gruesa si existe una hipodermis con esclereidas y con varias capas que contribuyen a reducir y controlar la pérdida de agua (Grill & al. 2004, López & al. 2008, 2010, Dörken & Stüzel 2012). A estas condiciones se le corresponden algunas areniscas grises (llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados y alturas medias-terrenos llanos) y el ecótopo con sedimentos vegetales (Figura 2). Este comportamiento ha sido comúnmente reportado por Donnelly & al. (2016) y Galdina & Khazova (2019) en ensayos de procedencia de *Pinus sylvestris*.

López-Rodríguez (2009) plantearon que las disminuciones en el parénquima clorofílico en *Pinus canariensis* se relacionan con lugares xéricos o secos, ya que la especie debe invertir más en su defensa y protección que en otros sitios. Por lo que, bajo estas condiciones, las estructuras anatómicas como los canales de resina son más numerosos y amplios, y de conjunto con la hipodermis y la endodermis muy desarrolladas limitan el área efectiva del tejido fotosintético, como es el caso de los ecótopos de arenas cuarcíticas con sílice. En el tercer componente se asocian las variables con función defensiva, entre ellas están con una fuerte correlación el número de canales de resina y el diámetro de los mismos, que aumentan hacia los lugares más extremos desde el punto de vista edáfico.

Diferenciación anatómica entre ecótopos

La relación entre los diferentes ecótopos separó a las arenas cuarcíticas con sílice del resto de los ecótopos (Figura 4). Las diferencias dentro de las arenas cuarcíticas fueron congruentes con los estudios sinecológicos de pinares del

distrito *Sabalöenses* (*Eragostro cubenesis-Pinetum tropicalis*) de Samek & Del Risco-Rodríguez (1989), en el cual se distinguieron tres subasociaciones que difieren en patrones de fertilidad y humedad, y por tanto en la flórmula, en las que destaca *Pinetum tropicalis-asteretosum grisebachii* como la más extrema de todas, donde *Pinus tropicalis* es la especie dominante.

A pesar de que el sustrato de San Cayetano-Areniscas grises quedó separado en dos agrupamientos, lo cual se atribuyó a la altitud y la pendiente, pues estas determinan la disponibilidad y capacidad de retención de agua en el sustrato, hubo cierta homogeneidad entre los ecótopos de la especie (Figura 3, Tabla II). Esta homogeneidad fue detectada previamente por López-Almirall (1982) en un estudio morfológico, limitado en el muestreo de localidades y en el número de individuos. Este autor solo encontró dos morfos perfectamente reconocibles: las arenas cuarcíticas y el resto, representadas en este estudio por las arenas grises. Además, señaló que dentro de las arenas grises de la formación San Cayetano había ligeras diferencias en la morfología del cono y las acículas, unas se asociaban a la localidad correspondiente a las arenas polimícticas de este estudio y las demás formaban un subgrupo aparte (Figuras 3 y 4).

Aunque existieron diferencias entre las variables anatómicas entre ecótopos, estas no fueron tan marcadas como en *Pinus caribaea* var. *caribaea* (Geda-López & al. 2021) (Figura 2). Solo las relacionadas con el control hídrico se diferenciaron (Figura 2), pues el comportamiento fue más homogéneo entre sus ecótopos a excepción de las arenas cuarcíticas con sílice; lo cual concuerda con la idea de Samek (1967) de baja variabilidad morfológica en la especie. Por otra parte, esto ha sido generalmente adjudicado a la larga historia y antigüedad de la especie y linaje (Geda-López & al. 2004, He & al. 2012, Badik & al. 2018), donde la adaptación a las condiciones ambientales cambiantes ha matizado (*make-up*) su variabilidad genética y morfológica.

Los análisis de conglomerados, de componentes principales y de discriminante fueron congruentes en mostrar la separación dentro de las arenas grises, cuestión que fue vagamente reconocida por López-Almirall (1982) en variables morfológicas del cono, acículas y las semillas, pero fueron menos notables debido a la naturaleza de estas variables. En ensayos de procedencia, Mercadet-Portillo & al. (2001) no detectaron diferencias en cuanto a supervivencia, adaptabilidad y características del fuste, pero sí ligeras diferencias en cuanto a caracteres dendrométricos entre procedencias, que en este estudio se corresponden con ecótopos de arenas polimícticas y grises en llanuras y alturas medias en terrenos fuertemente inclinados, y que son congruentes con las diferencias obtenidas desde el punto de vista de la anatomía foliar. Estos autores arribaron a la conclusión de que las mejores procedencias resultaron ser, por lo general, las autóctonas, lo que condujo al argumento de que existiera un proceso de adaptación local de la especie (Álvarez-Brito & al. 2001 y Mercadet-Portillo

& al. 2001), aunque dichos orígenes geográficos de *Pinus tropicalis*, pertenecían solamente a sitios en Alturas de Pizarra (areniscas grises y arenas polimícticas).

La diferenciación anatómica entre ecótopos fue también congruente con la evolución geológica de Pinar del Río. La gran variabilidad entre las arenas grises pudiera estar relacionada con el paquete rocoso erosionado a partir del Eoceno Medio (Cobiella-Reguera 2008), el cual originó cambios en la composición mineralógica del sustrato y de sus propiedades físico-químicas. Por ejemplo, el paquete donde predominaron arenas cuarcíticas originó sustratos ricos en sílice y más secos que evolucionaron hacia las arenas cuarcíticas localizadas al sur de Pinar del Río, las que más tarde intervinieron en la composición litológica de la formación Siguanea (IGP 2013). De ahí la similitud encontrada en las variables anatómicas entre estas arenas grises y arenas cuarcíticas. Estas continuaron su meteorización y lavado hacia sitios donde solo quedaron prácticamente los cristales de cuarzo (Samek & Del Risco-Rodríguez 1989) en lo que llamamos arenas cuarcíticas con sílice, que representan la condición más extrema para la especie y donde hay una clara diferenciación anatómica.

Las arenas polimícticas se formaron durante el Eoceno Inferior a partir de la meteorización del olistotroma (disímiles bloques), que son sedimentados estratificadamente con aportes de diferentes formaciones. Entre estas se encuentra la formación San Cayetano, que presenta arenas con composición variada, así como textura y características físico-químicas muy similares a las arenas grises (Cobiella & al. 2000), pero con composición de argilitas, limolitas, pedernales, depósitos caóticos y policomponentes de matriz terrígenas, entre otros. Los sustratos pueden ser más ricos en arcillas, pero igualmente pobres a las arenas grises desde el punto de vista nutricional y con malas propiedades de infiltración fundamentalmente por su pendiente.

El sustrato correspondiente a los sedimentos vegetales, como ocurre en Los Pretiles, se origina por el arrastre y deposición de las pizarras del norte, donde hay una mezcla entre componentes mineralógicos similares a las arenas cuarcíticas, pero se dispone una gruesa capa de sedimentos vegetales de aproximadamente 50 cm de profundidad. Esto permite, en casos de especies con profundo sistema radical, un lugar con mejores condiciones de fertilidad y disponibilidad de agua.

La detección de variaciones anatómicas relacionadas con factores geográficos o ambientales ha sido utilizada como indicadores de adaptación, filogénesis y estudios evolutivos (Xing & al. 2014, Köbölkuti & al. 2017, Bakkali & Amraoui 2018, Galdina & Khazova 2019, Nikolić & al. 2019, Hodžić & al. 2020). Se ha llegado a plantear que diferencias en la anatomía de la acícula estarían estrechamente asociadas con atributos ecofisiológicos y funcionales como la fotosíntesis, respiración, metabolismo del agua, estado nutricional y resistencia al estrés, que conducen a la adaptación a diferentes condiciones

del medio, y a su vez podría ser la base de cambios en la productividad de los individuos y las poblaciones (Meng & *al.* 2018).

Las variaciones en los tejidos encargados de la regulación hídrica y la defensa juegan un papel fundamental en la respuesta diferencial a los ecótopos, en particular en las arenas cuarcíticas con sílice, areniscas grises (AG), polimícticas (AP) y cuarcíticas (AC), y areniscas grises (AG) y sedimentos vegetales (RV). En este sentido, tanto en el análisis de componentes principales (Tabla III) como el análisis de discriminante (Tabla IV), los tejidos de regulación hídrica explican más las relaciones y las variaciones existentes, y maximizan las diferencias junto con los tejidos de defensa.

La disposición de los ecótopos sigue un gradiente de estrés hídrico (Figura 4), hacia la derecha (parte positiva del eje canónico 1) el ecótopo más extremo (arenas cuarcíticas con sílice), y hacia la izquierda los ecótopos sobre sedimentos vegetales y areniscas grises. Esta última se ubica en una posición cercana de la intersección de ambos ejes, lo que pudiera ser entendido como una condición ambiental intermedia, pues ninguna variable lo distingue. Hacia la parte positiva del eje canónico 1 y negativa del 2 se ubican las arenas cuarcíticas, areniscas polimícticas y el resto de las areniscas grises, donde el grosor de la cutícula determina su posición.

Aunque los pinares naturales de la especie forman una masa más o menos continua, en particular en Alturas de Pizarra, estos en los ecótopos de las arenas cuarcíticas han sido severamente degradados (Samek & Del Risco-Rodríguez 1989) y en algunos casos completamente aprovechados, como es el caso de los pinares de la Fé a Cortés. En estos pinares actualmente solo quedan árboles aislados, en un ecótopo de arenas cuarcíticas con sílice, donde no hay acciones de conservación al no estar incorporados a un área del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Por el contrario, los reductos de pinares en el sustrato de arenas cuarcíticas, donde se encuentra la especie pura o en simpatria con *Pinus caribaea* var. *caribaea*, están sujetos a acciones de conservación y restauración al quedar dentro de la Reserva Florística Manejada San Ubaldo-Sabanalamar. Por tanto, el manejo de los recursos genéticos de la especie debe realizarse a la luz de estos resultados y refuerza la necesidad de la conservación local en la zona donde se encuentran los ecótopos de arenas cuarcíticas con sílice que ocupan una pequeña área geográfica (área de la Fé a Cortés) y en el cual la especie se ha visto desplazada por el desarrollo agrícola en la década de 1970 (Samek & Del Risco-Rodríguez 1989) y que en la actualidad se regenera naturalmente como parte de la sucesión.

Además, a esta área corresponde la comunidad *Eragrost-Pinetum tropicalis asteretosum grisebachii* (Samek & Del Risco-Rodríguez 1989), que representa la más extrema de las tres comunidades de los pinares sobre arenas blancas. En tal comunidad, ante perturbaciones grandes provocadas por el

fuego y la reconversión del suelo, la erosión podría volverse severa y produciría una degradación hasta los estadios más primitivos (Samek & Del Risco-Rodríguez 1989), donde la alternativa más prometedora estaría en la restauración.

Las características morfológicas y anatómicas de *Pinus tropicalis*, su ecología, las áreas naturales que aún ocupa, así como las proyecciones de condiciones más secas y calurosas debido el cambio climático estimado para Cuba occidental (Martínez-Castro & *al.* 2018) y la mayor distribución potencial de áreas (Geada-López & *al.* 2018) en comparación con *P. caribaea* var. *caribaea*, hacen que la especie objeto de estudio sea una alternativa apropiada para la plantación y restauración en Pinar del Río en los próximos 100 años. De ahí que el conocimiento de las características anatómicas y ecofisiológicas en determinadas condiciones facilita la selección de la fuente de material para su propagación y argumenta la necesidad de la selección de nuevas fuentes semilleras, como el huerto semillero brinzal Ceja del Negro y/o restauración de las existentes en Manaja y Mina Dora, estas dos últimas contenidas en la localidad Manaja. Además, es necesario llegar a un consenso relativo a su estado de conservación, dadas las diferentes categorías asignadas al taxón (Farjon 2013, González-Torres & *al.* 2016).

CONCLUSIONES

La anatomía foliar de *Pinus tropicalis* difiere entre ecótopos fundamentalmente en las arenas cuarcíticas con sílice. La disponibilidad de agua y sustratos más oligotróficos son los factores que más influyen en la variación anatómica. Las variables que más contribuyen a la diferenciación fueron las relacionadas con la regulación hídrica, número y diámetro de los canales de resina y grosor de la cutícula.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación forma parte de los resultados del proyecto PE-44 de la Universidad de Pinar del Río. En especial agradecemos a la Profesora Auxiliar Irmina Armas Amas, a los guías, los guardabosques que colaboraron en las colectas y al equipo del Laboratorio de Botánica de la institución.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

G. Geada-López concibió la idea original, diseñó la investigación, el análisis estadístico y escribió la primera versión del manuscrito. R. Sotolongo-Sospedra realizó el análisis estadístico y la revisión del documento. L. Pérez-del Valle desarrolló el trabajo de laboratorio, así como la compilación y el procesamiento de los datos. Todos los autores participaron en la recolectas del material en las localidades de estudio.

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

Álvarez-Brito, A., Romero, A., Mesa, M. & Ramírez, P. 1991. Variaciones mensuales de los rendimientos en las especies del género *Pinus* resinadas en Cuba. *Bol. Tec. Forest.* 92(2): 45-53.

- Álvarez-Brito, A., Suárez, J.T., Hechevarría, O. & Diago, I. 2001. *Pinus tropicalis* Morelet: características y situación de sus recursos genéticos. *Recursos Genéticos Forestales* 29: 11-14.
- Badik, K.J., Jahner, J.P. & Wilson, J.S. 2018. A biogeographic perspective on the evolution of fire syndromes in pine trees *Pinus: Pinaceae*. *R. Soc. Open Sci.* 53: 172412. <https://doi.org/10.1098/rsos.172412>
- Bakkali, N.E. & Amraoui, M.B. 2018. The length, number, and endodermis area of needles discriminate two genetically distinct populations of *Cedrus atlantica* Manetti in the Moroccan Middle Atlas. *Acta Soc. Bot. Pol.* 872: 3591. <https://doi.org/10.5586/asbp.3591>
- Boratyńska, K., Sękiewicz, K., Jasińska, A.K., Tomaszewski, D., Iszkuto, G., Ok, T., Dagher-Kharrat, M.B. & Boratyński, A. 2015a. Effect of geographic range discontinuity on taxonomic differentiation of *Abies cilicica*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 844: 419-480. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0810-5>
- Boratyńska, K., Jasińska, A.K. & Boratyński, A. 2015b. Taxonomic and geographic differentiation of *Pinus mugo* complex on the needle characteristics. *System. Biodiver.* 136: 581-595. <https://doi.org/10.1080/14772000.2015.1058300>
- Brodribb, T.J., Feild, T.S. & Sack, L. 2010. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Funct. Plant Biol.* 37(6): 488. <https://doi.org/10.1071/FP10010>
- Cabrera-Bermúdez, J. 2002. Introducción al catastro ingeniero-geológico y geoambiental de la provincia de Pinar del Río, aplicando tecnología SIG. Tesis de Doctorado. Universidad de Pinar del Río, Cuba.
- Canny, M.J. 1993. Transfusion tissue of pine needles as a site of retrieval of solutes from the transpiration stream. *N. Phytol.* 123: 227-232. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03730.x>
- Cobiella-Reguera, J.L., Gil-González, S., Hernández-Escobar, A. & Díaz-Díaz, N. 2000. Estratigrafía y tectónica de la Sierra del Rosario, Cordillera de Guaniguanico, Cuba occidental. *Revista Minería y Geología* 17(1): 5-15.
- Cobiella-Reguera, J.L. 2008. Reconstrucción palinospástica del paleomargen mesozoico de América del Norte en Cuba occidental y el sudeste del Golfo de México. Implicaciones para la evolución del SE del Golfo de México. *Rev. Mex. Cien. Geol.* 253: 382-401.
- Conover, W.J. 1999. Practical Nonparametric statistics. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA.
- Čortan, D., Vilotić, D., Šijačić-Nikolić, M. & Miljković, D. 2017. Leaf stomatal traits variation within and among black poplar native populations in Serbia. *Bosque* 38(2): 337-345. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000200011>
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. 2015. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Donnelly, K., Cavers, S., Cottrell, J.E. & Ennos, R.A. 2016. Genetic variation for needle traits in Scots pine *Pinus sylvestris* L. *Tree Genet. & Genomes* 123: 40-50. <https://doi.org/10.1007/s11295-016-1000-4>
- Dörken, V.M. & Stützel, T. 2012. Morphology, anatomy and vasculature of leaves in *Pinus (Pinaceae)* and its evolutionary meaning. *Flora* 207: 57-62. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.10.004>
- Endara, M.J. & Coley, P.D. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Funct. Ecol.* 25: 389-398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>
- Esteban, L.G., Martín, J.A., de Palacios, P., Fernandez, F.G. & Lopez, R. 2010. Adaptive anatomy of *Pinus halepensis* trees from different Mediterranean environments in Spain. *Trees* 24: 19-30. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0375-3>
- Eriksson, G., Ekberg, I. & Clapham, D. 2013. Genetics applied to forestry: An introduction. Genetic Center, Department of Plant Biology and Forest Genetics, SLU. http://vaxt2.vbbsg.slu.se/forgen/Forestry_Genetics.pdf.
- Farjon, A. 2013. *Pinus tropicalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42425A2979234>.
- Farrell, B.D., Dussourd, D.E. & Mitter, C. 1991. Escalation of plant defense: Do latex and resin canals spur plant diversification? *Am. Nat.* 138(4): 881-900. <https://doi.org/10.1086/285258>
- Figueroa-Sierra, C. 2002. Ecología y conservación de *Pinus tropicalis* en bosques naturales de las alturas de pizarras. Tesis de Doctorado. Universidad de Alicante, España. <https://rua.ua.es/dspace/handle/10045/3505>
- Galdina, T. & Khazova, E. 2019. Adaptability of *Pinus sylvestris* L. to various environmental conditions. *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* 316: 012002. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/316/1/012002>
- Gambles, R.L. & Dengler, R.E. 1982. The anatomy of the leaf of red pine *Pinus resinosa*. I. Nonvascular tissues. *Canad. J. Bot.* 60(12): 2788-2803. <https://doi.org/10.1139/b82-341>
- García-Quintana, Y., Geadá-López, G., Escarré-Estévez, A., Castillo-Martínez, I. & Medina-Malagón, M. 2009. Relación entre atributos ecofisiológicos y características ambientales de 8 localidades de la especie vulnerable *Pinus caribaea* Morelet var. *caribaea* en Pinar del Río. *Interciencia* 34(5): 344-349.
- Geadá-López, G., Karmiya, K. & Harada, K. 2004. Phylogeny of *Diploxylon* pines subgenus *Pinus*. *For. Genet.* 11(3-4): 213-221.
- Geadá-López, G., Miranda-Sierra, C.A. & Sotolongo-Sospedra, R. 2018. Posibles implicaciones del cambio climático sobre la distribución de *P. caribaea* M. var. *caribaea* B. & G. y de *P. tropicalis* M. en el occidente de Cuba. Pp. 195-227. En: Impactos y adaptación al cambio climático en el sector forestal cubano: Sexta aproximación. Instituto de Investigaciones AgroForestales. La Habana, Cuba, <https://rc.upr.edu.cu/jspui/handle/DICT/2876>
- Geadá-López, G., Sotolongo-Sospedra, R., Pérez del Valle, L. & Ramírez-Hernández, R. 2021. Diferenciación anatómica foliar en poblaciones naturales de *Pinus caribaea* var. *caribaea* (*Pinaceae*) en Pinar del Río y Artemisa. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 42: 175-188.
- Gernandt, D.S., Geadá-López, G., Ortiz, S. & Liston, A. 2005. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* 54(1): 29-42. <https://doi.org/10.2307/25065300>
- Ghimire, B., Kim, M., Lee, J.H. & Heo, K. 2014. Leaf anatomy of *Pinus thunbergii* Parl. (*Pinaceae*) collected from different regions of Korea. *Korean J. Pl. Taxon* 442: 91-99. <https://doi.org/10.11110/kjpt.2014.44.2.91>
- González-Torres, L.R., Palmarola, A., González-Oliva, L., Bécquer, E.R., Testé, E., Castañeira-Colomé, M.A., Barrios, D., Gómez-Hechevarría, J.L., García-Beltrán, J.A., Granada, L., Rodríguez-Cala, D., Berazaín, R. & Regalado, L. (Comp.) 2016. Lista Roja de la flora de Cuba. *Bisbea* 10 (número especial 1): 33-283.
- Granado, L., Nuñez-Bazan, R., Martínez-Basulto, D., Delfín de León, S., Falcón-Hidalgo, B., Pérez-Hernández, V. & González-Torres,

- L.R. 2016. Estructura poblacional de *Tabebuia lepidophylla* (Bignoniaceae) en el bosque de pinos sobre arenas cuarcíticas de la Reserva Ecológica Los Pretiles, Pinar del Río, Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 37: 29-37.
- Grill, D., Tausz, M., Pöllinger, U.t.e., Jiménez, M.S. & Morales, D. 2004. Effects of drought on needle anatomy of *Pinus canariensis*. *Flora* 199(2): 85-89. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00137>
- He, T., Pausas, J.G., Belcher, C.M., Schwilk, D.W. & Lamont, B.B. 2012. Fire adapted traits of *Pinus* arose in the fiery Cretaceous. *New Phytol.* 194: 751-759. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04079.x>
- Hodžić, M.M., Hajrudinović-Bogunić, A., Bogunić, F., Marku, V. & Ballian, D. 2020. Geographic variation of *Pinus heldreichii* Christ from the Western Balkans based on cone and seed morphology. *Dendrobiology* 84: 81-93. <https://doi.org/10.12657/denbio.084.007>
- Huang, Y., Mao, J., Chen, Z., Meng, J., Xu, Y., Duan, A. & Li, Y. 2016. Genetic structure of needle morphological and anatomical traits of *Pinus yunnanensis*. *J. For. Res.* 27(1): 13-25. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0133-x>
- IGP [Instituto de Geología y Paleontología]. 2013. Léxico Estratigráfico de Cuba. Instituto de Geología y Paleontología, Centro Nacional de Información Geológica. La Habana, Cuba.
- Jankowski, A., Wyka, T.P., Żytkowiak, R., Nihlgård, B., Reich, P.B. & Oleksyn, J. 2017. Cold adaptation drives variability in needle structure and anatomy in *Pinus sylvestris* L. along a 1,900 km temperate–boreal transect. *Funct. Ecol.* 31(12): 2212-2223. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12946>
- Jankowski, A., Wyka, T.P., Żytkowiak, R., Danusevičius, D. & Oleksyn, J. 2019. Does climate-related *in situ* variability of Scots pine *Pinus sylvestris* L. needles have a genetic basis? Evidence from common garden experiments. *Tree Physiology* 39(4): 573-589. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy145>
- Jentys-Szaferowa, J. 1959. A graphical method of comparing the shapes of plants. *Rev. Pol. Acad. Sci.* 4(1): 9-38.
- Keeley, J.E. 2012. Ecology and evolution of pine life histories. *Ann. For. Sci.* 69(4): 445-453. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0201-8>
- Köbölkuti, Z.A., Tóth, E.G., Ladányi, M. & Höhn, M. 2017. Morphological and anatomical differentiation in peripheral *Pinus sylvestris* L. populations from the Carpathian region. *Dendrobiology* 77: 105-117. <https://doi.org/10.12657/denbio.077.009>
- Krokene, P. & Nagy, N.E. 2012. Pine Resin: Biology, Chemistry and Applications. Pp. 67-86. En: Fett-Neto, A.G. & Rodrigues-Corrêa, K.C.S. Anatomical aspects of resin-based defenses in pine. Research Signpost, Kerala.
- Kuusk, V., Niinemets, Ü. & Valladares, F. 2017. A major trade-off between structural and photosynthetic investments operative across plant and needle ages in three Mediterranean pines. *Tree Physiol.* 38(4): 543-557. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx139>
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology*. 4th Ed. Springer. Berlin & Heidelberg, Germany.
- Liesche, J., Martens, H.J. & Schulz, A. 2011. Symplasmic transport and phloem loading in gymnosperm leaves. *Protoplasma* 248: 181-190. <https://doi.org/10.1007/s00709-010-0239-0>
- Liu, C., Li, Y., Xu, L., Chen, Zh. & He, N. 2019. Variation in leaf morphological, stomatal, and anatomical traits and their relationships in temperate and subtropical forests. *Sci. Rep.* 9(1): 5803. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42335-2>
- López, R., Zehavi, A., Climent, J. & Gil, L. 2007. Contrasting ecotypic differentiation for growth and survival in *Pinus canariensis*. *Austral. J. Bot.* 55(7): 759-769. <https://doi.org/10.1071/BT07016>
- López, R., Climent, J. & Gil, L. 2008. From desert to cloud forest: The non-trivial phenotypic variation of Canary Island pine needles. *Trees* 22(6): 843-849. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0245-4>
- López, R., Climent, J. & Gil, L. 2010. Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine. *Trees* 24(2):343-350. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0404-2>
- López-Almirall, A. 1982. Variabilidad del género *Pinus* (Coniferales: Pinaceae) en Cuba. *Acta Bot. Cub.* 12: 1-32.
- López-Rodríguez, R. 2009. Diferenciación adaptativa entre poblaciones de *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC. Tesis en Doctorado Universidad Politécnica de Madrid. <https://oa.upm.es/3305/>
- Magaz-García, A.R., Hernández-Santana, J.R., Díaz-Díaz, J.L. & Hernández-Guerrero, I. 2006. Formación y consolidación de las morfoestructuras septentrionales de la región central del archipiélago cubano y su geodinámica reciente. *Invest. Geog.* 61: 7-23.
- Martínez-Castro, D., Vichot-Llano, A., Bezanilla-Morlot, A., Centella-Artola, A., Campbell, J., Giorgi, F. y Vilorio-Holguín, C.C. 2018. The performance of RegCM4 over the Central America and Caribbean region using different cumulus parameterizations. *Clim. Dyn.* 50(11-12): 4103-4126. <https://doi.org/10.1007/s00382-017-3863-y>
- Meng, J., Chen, X., Huang, Y., Wang, L., Xing, F. & Li, Y. 2018. Environmental contribution to needle variation among natural populations of *Pinus tabulaeformis*. *J. For. Res.* 30(4): 1311-1322. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0722-6>
- Mercadet-Portillo, A., Marquetti, J.R., Álvarez-Brito, A., Pérez, M., Echevarría, P., Hidalgo, E., Ortiz, O., Rodríguez, E., Romeu, P., Ávila, B., Parada, D., Yero, L., Sotolongo, P., Martínez, E., Maresma, H., González, A., Hechavarría, O., Hernández, O. & Paredes, L. 2001. Introducción de especies y procedencias en Cuba: resultados de la investigación y proyecciones. *Recursos Genéticos Forestales* 29: 15-18. <https://www.fao.org/3/y2316s/y2316s05.htm#fn11>
- Moreira, X., Zas, R., Solla, A. & Sampedro, L. 2015. Differentiation of persistent anatomical defensive structures is costly and determined by nutrient availability and genetic growth-defence constraints. *Tree Physiol.* 35(2): 112-123. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu106>
- Nikolić, B., Bojović, S. & Marin, P.D. 2014. Morpho-anatomical properties of *Pinus heldreichii* needles from natural populations in Montenegro and Serbia. *Plant Biosystems* 150(2): 254-263. <https://doi.org/10.1080/011263504.2014.984008>
- Nikolić, B., Mitic, Z., Bojovic, S., Matevski, V., Krivosej, Z. & Marin, P. 2019. Variability of needle morpho-anatomy of natural *Pinus heldreichii* populations from Scardo-Pindic mountains. *Genetika* 51(3): 1175-1184. <https://doi.org/10.2298/GENSR1903175N>
- Parks, M., Cronn, R. & Liston, A. 2012. Separating the wheat from the chaff: mitigating the effects of noise in a plastome phylogenomic data set from *Pinus* L. (Pinaceae). *BMC Evol. Biol.* 12: 100. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-100>
- Pawlaczyk, E.M., Baczkiewicz, A., Wawrzyniak, P., Czolpinska, M., Gonera, P. & Buczkowska-Chmielewska, K. 2017. Population differences in morphological and anatomical traits of *Pinus mugo* Turra needles from the Polish part of the Tatra Mountains. *For. Res. Papers* 78(1): 67-76. <https://doi.org/10.1515/frp-2017-0007>

- Pérez-del Valle, L., Geadá-López, G. & Sotolongo-Sospedra, R. 2019. Diferencias anatómicas en acículas de *Pinus tropicalis* Morelet en edótopos extremos de pizarras y arenas blancas en Pinar del Río. *CFORES* 7(2): 225-239.
- Pérez-del Valle, L., Geadá-López, G. & Sotolongo-Sospedra, R. 2020. Anatomía foliar comparada de *Pinus caribaea* var. *caribaea* y *P. tropicalis* Pinaceae en asociación simpátrica. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 41: 163-174.
- Pszczolkowski, A. 1978. Geosynclinal sequences of the Cordillera de Guaniguanico in western Cuba; their lithostratigraphy, facies development, and paleogeography. *Acta Geologica Polonica* 28(1): 1-96.
- Russo, G., De Angelis, P., Mickle, J. & Barone-Lumaga, M.R. 2015. Stomata morphological traits in two different genotypes of *Populus nigra* L. *iForest* 8: 547-551. <https://doi.org/10.3832/ifor1104-007>
- Samek, V. 1967. Elementos de la silvicultura de los pinares. La Habana. Editorial Academia. La Habana, Cuba.
- Samek, V. & Del Risco-Rodríguez, E. 1989. *Los pinares de la provincia de Pinar del Río, Cuba. Estudio sinecológico*. La Habana. Academia. Cuba.
- Sampedro, L., Moreira, X. & Zas, R. 2011. Costs of constitutive and herbivore-induced chemical defences in pine trees emerge only under low nutrient availability. *J. Ecol.* 99: 818-827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01814.x>
- Tiwari, S. P., Kumar, P., Yadav, D. & Chauhan, D. K. 2013. Comparative morphological, epidermal, and anatomical studies of *Pinus roxburghii* needles at different altitudes in the North-West Indian Himalayas. *Turk. J. Bot.* 37: 65-73. <https://doi.org/10.3906/bot-1110-1>
- Vázquez-González, C., Sampedro, L., Rozas, V. & Zas, R. 2020. Climate drives intraspecific differentiation in the expression of growth-defence trade-offs in a long-lived pine species. *Sci. Rep.* 10: 10584. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67158-4>
- White, L.T., Adams, T.W. & Neale, D. 2007. *Forest Genetics*. (Edit.) CAB International, UK. <https://doi.org/10.1079/9781845932855.0000>
- Wu, G., Liu, H., Hua, L., Luo, Q., Lin, Y., He, P., Feng, S., Liu, J. & Ye, Q. 2018. Differential responses of stomata and photosynthesis to elevated temperature in two co-occurring subtropical forest tree species. *Front. Plant. Sci.* 9: 467. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00467>
- Xing, F., Mao, J., Meng, J., Dai, J., Zhao, W., Liu, H., Xing, Z., Zhang, H., Wang, X. & Li, Y. 2014. Needle morphological evidence of the homoploid hybrid origin of *Pinus densata* based on analysis of artificial hybrids and the putative parents, *Pinus tabuliformis* and *Pinus yunnanensis*. *Ecol. Evol.* 4(10): 1890-1902. <https://doi.org/10.1002/ece3.1062>
- Zhang, L., Niu, H., Wang, S., Zhu, X., Luo, C., Li, Y. & Zhao, X. 2012. Gene or environment? Species-specific control of stomatal density and length. *Ecol. Evol.* 2(5): 1065-1070. <https://doi.org/10.1002/ece3.233>
- Zhang, M., Meng, J. -X., Zhang, Z. -J., Zhu, S. -L. & Li, Y. 2017. Genetic analysis of needle morphological and anatomical traits among nature populations of *Pinus tabuliformis*. *J. Plant Stud.* 6(1): 62-75. <https://doi.org/10.5539/jps.v6n1p62>