



Sobre la distribución del género *Dendrophthora* EICHLER*

Ángela Leiva Sánchez, Jardín Botánico Nacional. Universidad de La Habana

RESUMEN

A partir del análisis de la distribución geográfica y altitudinal actual de las sesenta y tres especies conocidas del género *Dendrophthora* EICHLER, así como teniendo en cuenta las relaciones florísticas, la ocurrencia de la afilia y los patrones de seriación floral en las áreas geográficas que este abarca, la autora propone una hipótesis acerca de las causas de tal distribución, basada en las consideraciones paleo y fitogeográficas de otros autores.

ABSTRACT

From the analysis of actual geographic and altitudinal distribution of the sixty three known species of *Dendrophthora* EICHLER, and taking into account the floristic relationships, occurrence of aphyllly and patterns of flower seriation in relation to geographical distribution, the author postulates a hypothesis on the causes of such distribution, based on the paleo-and phytogeographical considerations of other authors.

INTRODUCCIÓN

El género *Dendrophthora* (Viscaceae) presenta una distribución exclusivamente neotropical, siendo sus especies hemiparasíticas sobre árboles y arbustos dicotiledóneos, y gimnospermas (en menor grado). Atendiendo a la tipología de la inflorescencia, Kuijt (1961) planteó la existencia de dos subgéneros, en los que se evidencia la tendencia a la reducción del número

* Presentado en el IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Medellín, Colombia, (1986).

de series de flores sobre cada bráctea fértil (tres series en *Paraden-drophthora*; una serie en *Dendrophthora*. Aunque no constituye el objetivo del presente trabajo discutir la validez de la división infragenérica propuesta por este autor, será tomada en cuenta sólo en el sentido evolutivo que encierra, a los efectos de comparar su distribución geográfica, aclarando que de forma totalmente provisional se han ubicado en uno u otro subgénero a las especies que Kuijt consideró como *incertae sedis* que en nuestra opinión son casos extremos o derivados de uno u otro patrón de seriación floral; con la excepción de *D. ambigua* de los Andes Ecuatorianos-Colombianos y Costa Rica, que combina en la misma espiga ambos patrones.

En los últimos años, la biogeografía del Caribe y Centroamérica ha adquirido enfoques novedosos a partir de las teorías geológicas de la tectónica de placas, las que han permitido hacer reconstrucciones paleogeográficas de la configuración cambiante del área en el Mesozoico-Cenozoico, y con las cuales pueden compararse las evidencias biogeográficas.

A pesar de que Kuijt en su monografía del género *Dendrophthora* ofreció detalles de la distribución geográfica de cada especie e incluyó índices geográficos recíprocos, no se detuvo en esbozar conclusiones generales acerca del interesante contorno del área que abarca en el Neotrópico este género, tema que constituye el objetivo fundamental del presente trabajo.

MATERIALES Y MÉTODOS

La revisión minuciosa de la excelente monografía del género realizada por Kuijt (1961, 1963) constituyó la base fundamental para el análisis pormenorizado de los patrones de distribución de este interesante género. Se tomaron en cuenta, además, las novedades taxonómicas publicadas con posterioridad (Kuijt 1978, 1980; Proctor, 1982; Toledo Rizzini, 1976), así como la experiencia personal de la autora en cuanto a la distribución del género en Cuba.

De cada especie, se buscaron los datos de distribución geográfica y altitudinal citados en la literatura para cada espécimen revisado. Se confeccionó un mapa a escala 1:45,000,000 que ilustra la distribución general aproximada del género en el Neotrópico (figura 1).

Para la distribución altitudinal, se organizaron los datos en cuatro clases, y se confeccionó un gráfico circular con los valores porcentuales de cada clase altitudinal. (Tabla 1)

Se confeccionaron, además, otras tablas que ilustran la distribución territorial de las especies, afilia, endemismo, etcétera (tablas 2 al 5).

Se incluye un listado de las sesenta y tres especies del género, teniendo en cuenta su distribución geográfica (continentales, ístmicas e insulares). (Tabla 6)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

a. Aspectos generales de la distribución geográfica

En la figura 1 se muestra la distribución de las 63 especies del género *Dendrophthora*. Se observa la existencia de tres áreas diferenciadas; la continental, con 25 especies; la ístmica con 7 especies; (dos comunes con el Continente: *D. squamigera* y *D. ambigua*) y la insular, con 33 especies propias.

El análisis de las tablas 1 y 2 pone de manifiesto el carácter eminentemente montícola del género, encontrándose un 73,33 % de sus especies en altitudes por encima de los 500 m s.n.m. Esta tendencia es mucho mayor en las especies continentales e ístmicas de las cuales un 89 % habita en montañas; en las especies insulares, se observa una tendencia relativa a

las bajas altitudes, y se encuentran varias especies con una amplia distribución altitudinal (sólo un 57,5 % de las especies habitan por encima de los 500 m s.n.m.).

En la tabla 3 se analiza la frecuencia de especies áfilas o foliosas en las áreas de distribución. Se evidencia la alta tendencia a la afilia de las especies insulares (42,4 %) en comparación con las ístmicas y continentales (6,6 %).

Al relacionar la frecuencia de especies de uno y otro subgénero en las tres áreas de distribución, se pone de manifiesto que la gran mayoría de las especies insulares pertenecen al subgénero *Dendrophthora* (70 %) no siendo así en las áreas continental e ístmica, donde se observa una distribución más balanceada (Tabla 4).

El endemismo se manifiesta con particular fuerza en el área insular. De la misma manera, en las áreas continental e ístmica, pocas especies (*D. elíptica*, *D. squamigera*, *D. ambigua*) presentan una amplia distribución, siendo la tendencia generalizada la localización restringida en territorios montañosos más o menos aislados (zonas Centro y Nor-Andina, Venezuela-Guyana, este de Brasil etcétera).

Dentro del área insular (tabla 5) se destacan Cuba y La Española por su riqueza en especies (a su vez con alto endemismo), las que agrupan un total de 30 especies. Cuba sobresale por el alto número de especies con el 50 % de endémicas. Este número decae rápidamente al pasar a Jamaica, Puerto Rico y Antillas Menores.

b. Consideraciones fito y paleogeográficas

El género *Dendrophthora* es simpátrico con su más próximo y primitivo pariente *Phoradendron*. Este último es el más grande de la Familia *Viscaceae*, con una distribución que excede por amplio margen las latitudes neotropicales. Según Barlow (1983), este género comprende unas 170 especies mal delimitadas, confinadas al Nuevo Mundo con su mayor centro de desarrollo en Suramérica.

La Familia *Viscaceae* tiene su mayor diversidad en el Viejo Mundo, ya que cuatro de sus siete géneros están restringidos a esa región: el origen de cinco géneros se localiza en Asia Oriental tropical y templada (Barlow, 1983).

Este mismo autor postuló para *Phoradendron* y *Dendrophthora* el siguiente origen: los progenitores de esta alianza llegaron a América por la vía del estrecho de Bering, produciéndose seguidamente una irradiación de especies. La migración pudo haber ocurrido a principios del Terciario. (Barlow, 1983)

Por otra parte, analizando el desarrollo paleogeográfico del escenario neotropical donde tuvo lugar la evolución del Género *Dendrophthora*, en opinión de Coney (1982) desde época tan temprana como el Cretáceo inferior un arco volcánico submarino garantizó la comunicación a través de islas volcánicas dispersas (las Proto-Antillas Mayores) entre el Sur de México y Colombia-Venezuela. Partes de ese arco pudieron moverse hacia el NE, dando lugar a las Grandes Antillas y produjeron una discontinuidad entre las masas continentales del Norte y Sur, hasta que en el Plioceno se restableció el puente terrestre de Panamá. Las Antillas Menores estuvieron más próximas a América del Sur durante su desarrollo que comenzó al final del Eoceno o principios del Oligoceno. Este mismo autor ha postulado que ninguna forma de vida terrestre en las Grandes Antillas pudo ser anterior al Jurásico superior-Cretáceo inferior, y que su supervivencia debió depender de la habilidad de adaptarse a biotopos consistentes en islas separadas y cambiantes. En tal sentido, Iturralde-Vinent (1982) ha establecido que ningún biotopo terrestre entre los límites del actual territorio de Cuba es anterior al Eoceno Superior, aunque existe asimismo la probabilidad de que algún biotopo surgido en esa época persista hasta el presente.

Según Rosen (1985), el archipiélago Proto-Antillano conectó las tierras del Norte y el Sur hace 65 millones de años, moviéndose posteriormente hacia el Este; se produjo según este autor, en las tierras caribeñas, una serie de eventos de fragmentación e hibridización que cambiaron la configuración de las islas proto-antillanas en varias oportunidades en las que las diferentes biota pudieron fundirse y fraccionarse alternadamente entre sí. De la misma forma, Coney (1982) planteó que en etapas post-Eocénicas existió una considerable fragmentación de las ancestrales Antillas Mayores, debido al fallamiento que tuvo lugar entre las placas caríbea y de Norte América.

Al analizar la diversidad florística neotropical, Gentry (1982) consideró que la composición dicotómica de la flora antillana, con fuertes afinidades con el Norte y el Sur, fuera el resultado de la localización original de una región proto-Antillana entre Norte y Sur-América; esta dicotomía debió ser mayor a principios del Terciario, cuando las proto-Antillas comenzaron su desplazamiento hacia el nordeste y quedó interrumpida la comunicación entre el Norte y el Sur hasta la formación del istmo panameño en el Plioceno.

El análisis de la distribución actual de las especies de este género en Cuba y las demás Antillas Mayores conduce a las siguientes consideraciones:

- La mayor relación florística de Cuba se mantiene con La Española (11 especies comunes). Le sigue Puerto Rico (dos especies comunes), mientras que con Jamaica sólo una especie es común.
- La más amplia distribución geográfica se manifiesta en especies propias de territorios llanos y colinosos en toda Cuba, La Española y Puerto Rico: *D. flagelliformis* y *D. domingensis*.
- En Cuba, el 67 % de las especies endémicas se encuentra en montañas, y de estas, más de la mitad en montañas de Cuba Oriental.
- Tres especies montícolas son comunes a Cuba Oriental y La Española (*D. cupressoides*, *D. remotiflora* y *D. tetrastachya*); de ellas una sólo se encuentra en Jamaica (*D. cupressoides*), y ninguna en Puerto Rico.

Tal situación es congruente con la idea expresada por Borhidi (1985) en relación con los centros de evolución y rutas migratorias de los elementos de las pluvisilvas montanas en los que las montañas del macizo Sagua-Baracoa (en especial el área Moa-Toa), recibieron los elementos montanos desde La Española, y actuaron como centros secundarios para migraciones ulteriores hacia las sierras de Cristal, Nipe, Purial, Imías, y en particular a la Sierra Mestra.

CONCLUSIONES

Del análisis de todo lo anterior, se postula la siguiente hipótesis acerca de las causas de la distribución actual del género *Dendrophthora*:

1. El género *Dendrophthora* evolucionó en el contexto del continente Suramericano (después de su separación de África en el Cretáceo Superior) a partir de antecesores vinculados a *Phoradendron*. Las especies más primitivas tuvieron su centro de origen en el territorio continental nor-andino tal vez a finales del Paleoceno-principios del Eoceno.
2. El crecimiento del margen continental nor-occidental y la orogenia de fines del Cretáceo, favorecieron la distribución ulterior de las especies del género hacia Venezuela-Guyana, y de allí al este de Brasil, con la consiguiente especiación.
3. El gran desarrollo de las aves como grupo zoológico desde el Cretáceo, condicionó la migración entre islas (o montañas) próximas, al ser la ornitocoría la forma natural de diseminación de estas plantas.

4. Representantes de ambos subgéneros migraron hacia el Norte alcanzando parte del arco de las Proto-Antillas Mayores, que constituían un puente entre las masas continentales de Norte y Suramérica, y en las que parte de las tierras que hoy integran a La Española, pudieron ocupar el límite sur del arco protoantillano.
 5. Las Proto-Antillas Mayores se separaron durante el Eoceno, desplazándose hacia el Nordeste hasta alcanzar, en el Eoceno Superior, su posición actual aproximada. Favoreció a la especiación el aislamiento cada vez más acentuado con relación al continente, y entre islas. Los eventos de fragmentación e hibridización por su parte, permitieron el contacto y diferenciación entre las biotas y su migración a cortas distancias. No había ocurrido todavía la irradiación del género hacia el Norte de Centro-América más allá del arco proto-antillano.
 6. Durante el Terciario (Eoceno-Oligoceno) las conexiones entre las tierras de Cuba Oriental y La Española Central fueron amplias, así como entre esta última y Puerto Rico; y mucho menores con Jamaica, cuyas conexiones con el área Centroamericana fueron más prolongadas.
 7. La formación del istmo Panameño en el Plioceno, medió la irradiación ulterior de especies continentales hacia el Norte. Así la especiación que tuvo lugar en los territorios ístmico y continental, sin conexión con el insular, explica la ausencia de especies comunes, y la presencia de dos comunes en Centroamérica y el Norte de Suramérica. La última orogénesis andina favoreció, a su vez, la especiación en el continente.
 8. Entre el Plioceno y el Pleistoceno, y bajo la influencia de los cambios climáticos que acaecieron, tuvo lugar la mayor especiación del género y su migración hasta el Sur de México (una sola especie, lo cual constituye el límite Norte del areal actual). Los territorios llanos y colinosos probablemente se nutrieron de especies a partir de las montañas en los períodos húmedos y la especiación tuvo lugar fundamentalmente en los períodos secos, al quedar aislados los biotopos con condiciones de supervivencia.
- Este proceso fue mucho más acentuado en el territorio insular macroantillano (en las tierras que conformaron a Cuba y La Española principalmente), lo cual se infiere de la riqueza en especies del mismo, y se explica por la mayor probabilidad de existencia de refugios.
9. La afilia (tan marcada en representantes antillanos) pudiera interpretarse como una tendencia xeromorfa de la evolución más reciente del género causada fundamentalmente por la sucesión de períodos secos y húmedos en el Pleistoceno, a partir de ecotipos resistentes a la sequía.
 10. La irradiación hacia las Antillas Menores ocurrió más recientemente, a partir de las Grandes Antillas. Ello se infiere de la similitud de *D. martinicensis*, único representante micro-antillano, con otra especie presente en Cuba, La Española y Puerto Rico, *D. flagelliformis*, común para las tres islas y de amplia distribución en llanuras.

A pesar de la carencia de registros fósiles, la autora ha pretendido presentar un conjunto coherente de ideas basadas en la distribución actual de este género, y en hipótesis paleogeográficas y fitogeográficas congruentes con la misma.

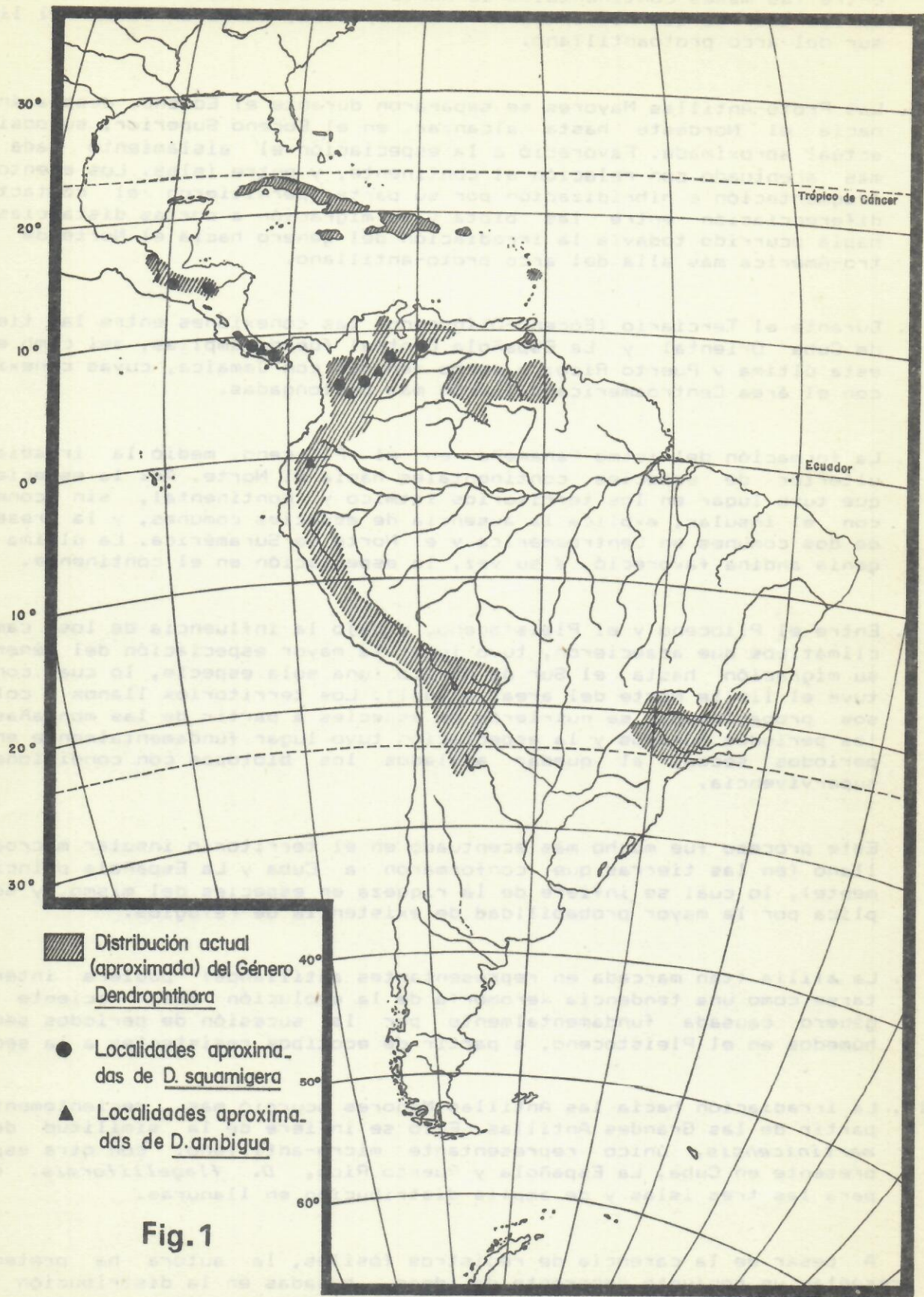
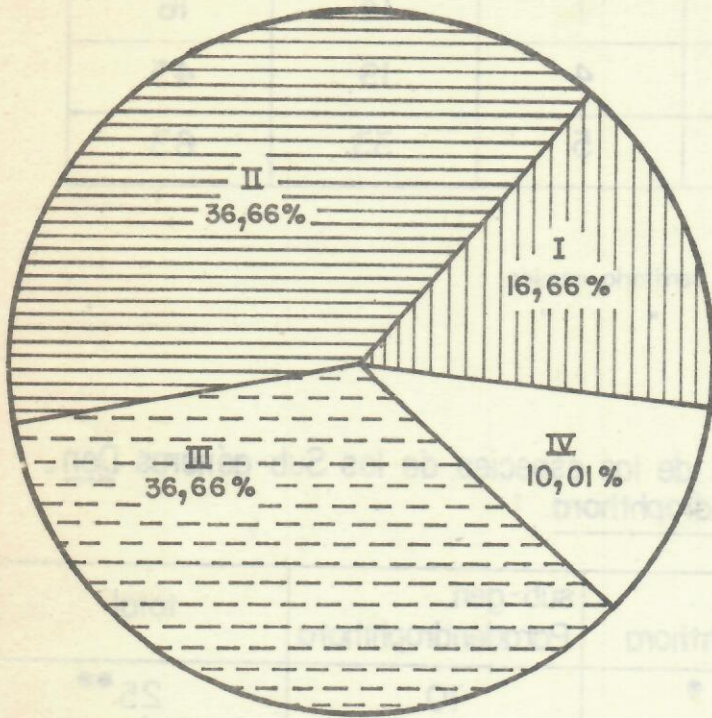


Fig. 1

Esc. 1: 45 000 000
 0 500 1000 1500 2000 3000 Km.

TABLA I:- Distribución altitudinal de las especies del gen. Dendrophthora (expresada en % del total de especies).



- I 0 hasta 500 m.s.n.m.
- II \geq 500 hasta 2000 m.s.n.m.
- III \geq 2000 m.s.n.m.
- IV amplia distribución.

Tabla 2. Distribución territorial de las especies en cada clase altitudinal.

	continentales	ístmicas	insulares
I	1	1	9
II	3	2	18
III	20	2	1
IV	1	0	5
	25	5	33

Tabla 3. Distribución de las especies áfilas y foliosas del género Dendrophthora.

	continentales	ístmicas	insulares	total
áfilas	1*	1	14	16
foliosas	24**	4	19	45
total	25	5	33	63

* *D. squamigera*, común con el territorio istmico.

** *D. ambigua*, " " " " " "

Tabla 4. Distribución territorial de las especies de los Sub-géneros Den-
drophthora y Paradendrophthora.

# especies territorio	sub-gen. Dendrophthora	sub-gen. Paradendrophthora	total
continentales	14 [●]	10	25 ^{●●}
ístmicas	4	2	7 ^{●●}
insulares	23	10	33

● Incluye *D. squamigera*, común con el territorio istmico

●● Incluye *D. ambigua*, considerada como "insertae sedis"

Tabla 5. Distribución y Endemismo de espe-
cies de Dendrophthora en las Anti-
llas

	# especies	# endémicas
Cuba	22	11
La Española	19	9
Jamaica	3	2
Puerto Rico	2	0
Antillas Menores (Martinica y Sta Lucía)	1	1

TABLA 6

Especies de *Dendrophthora* tenidas en cuenta para el estudio

a/ Insulares

- 1-*Dendrophthora albescens* Urb. et Ekm.
- 2-D. *arcuata* Sauvalle
- 3-D. *brachylepis* Urban
- 4-D. *brachystachya* Urban
- 5-D. *buxifolia* (Lam.) Eichl.
- 6-D. *bonaniae* (Griseb.) Eichl.
- 7-D. *carnosa* Urb. et Ekm.
- 8-D. *confertiflora* Krug et Urb.
- 9-D. *constricta* (Wright ex Griseb.) Eichl.
- 10-D. *cubensis* Eichl.
- 11-D. *cupressoides* (Griseb.) Eichl.
- 12-D. *cupulata* (D.C.) Eichl.
- 13-D. *dittae* Urb. et Ekm.
- 14-D. *domingensis* (Spreng.) Eichl.
- 15-D. *epiviscum* (Griseb.) Eichl.
- 16-D. *excisa* Urb.
- 17-D. *flagelliformis* (Lam.) Krug et Urb.
- 18-D. *glauca* (Griseb.) Eichl.
- 19-D. *grandifolia* Eichl.
- 20-D. *hians* Urban
- 21-D. *lanceifolia* Urban
- 22-D. *laxiflora* Urban
- 23-D. *mancinellae* (Griseb.) Eichl.
- 24-D. *marmeladensis* Urban
- 25-D. *martinicensis* Kuijt
- 26-D. *mornicola* Urban
- 27-D. *nuda* Proctor
- 28-D. *opuntioides* (L.) Eichl.
- 29-D. *remotiflora* Urban
- 30-D. *serpyllifolia* (Griseb.) Krug et Urb.
- 31-D. *sessifolia* (Griseb.) Krug et Urb.
- 32-D. *ternata* Urban
- 33-D. *tetrastachya* (Wright ex Griseb.)

b/ Ístmicas

- 1-*Dendrophthora ambigua* Kuijt
- 2-D. *costaricensis* Urb.
- 3-D. *guatemalensis* Standley.
- 4-D. *mexicana* Kuijt
- 5-D. *panamensis* Kuijt
- 6-D. *squamigera* (Benth.) Kunt
- 7-D. *terminalis* Kuijt

c/ Continentales

- 1-*Dendrophthora ambigua* Kuijt
- 2-D. *basiandra* Kuijt
- 3-D. *capitellata* Rizzini
- 4-D. *chrysostachya* (Presl.) Urban
- 5-D. *clavata* (Benth.) Urban
- 6-D. *dodsonii* Kuijt
- 7-D. *elliptica* (Gardn.) Krug et Urb.
- 8-D. *eichleriana* Urb.
- 9-D. *ferruginea* Patschovsky
- 10-D. *hexasticha* Van Tiegh.
- 11-D. *hylaeana* Rizzini
- 12-D. *jauana* Rizzini

TABLA 6 (Cont.)

c/ Continentales

- 13-*Dendrophthora lindeniana* Van Tiegh.
 14-D. *longependunculata* Rizzini
 15-D. *mesembryanthemifolia* Griseb. ex Urb.
 16-D. *parvispicata* Rizzini
 17-D. *paucifolia* (Rusby) Kuijt
 18-D. *peruviana* Kuijt
 19-D. *pluriserialis* Rizzini
 20-D. *roraimae* (Oliv.) Ule
 21-D. *squamigera* (Benth.) Kuntze
 22-D. *stricta* Rusby
 23-D. *subtrinervis* Urban
 24-D. *urbaniana* Patschovsky
 25-D. *virgata* (Trel.) Kuijt

BIBLIOGRAFÍA

- Borhidi, A
 Phytogeographic Survey of Cuba. I. The Phytogeographic characteristics and Evolution of The Flora of Cuba. Acta Bot. Hungarica 31 (1-4): 33-34, 1985.
- Calder, M. P. Bernhard (Eds.)
 The Biology of Mistletoes. Biogeography of *Loranthaceae* and *Viscaceae*. B. A. Barlow. Academic Press. 1983.
- Coney, P. J.
 Plate tectonic constraints on the biogeography of middle America and the Caribbean Region. Ann. Missouri Bot. Gard. 69 (3): 433-443, 1982.
- Gentry, A. H.
 Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America. Pleistocen Climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny? Ann. Missouri Bot. Gard. 69 (3): 557-593, 1982.
- Iturralde-Vinent, M. A.
 Aspectos geológicos de la biogeografía de Cuba. Ciencias de la Tierra y el Espacio 5: 85-100, 1982.
- Kuijt, J.
 A revision of *Dendrophthora* (*Loranthaceae* Wentia 6: 1-145, 1961.
-
- Dendrophthora*: additions and Changes Acta Bot. Neerlandica 12:521-524., 1963.
-
- Commentary on the Mistletoes of Panamá. Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 736-763, 1978.
-
- Miscellaneous Mistletoe notes, 1-9, Brittonia, 32 (4): 518-529, 1980.
- Proctor, G. R.
 More additions to the Flora of Jamaica Journal of the Arnold Arboretum 63: 22-27, 1982.
- Rosen, D. E.
 Geological Hierarchies and Biogeographic congruence in The Caribbean. Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 636-659, 1985.

Toledo-Rizzini, C.

Loranthaceae Austro Americanae novae. *Rodriguesia* 41: 7-35, 1976.

Recibido: 20 de septiembre de 1986.