

Revista Cubana de
Ciencias Forestales

CFORES

Volumen 10, número 2; 2022

Artículo original

Respuesta diferencial en la anatomía acicular de *Pinus caribaea* var. *caribaea* y *Pinus tropicalis* (Pinaceae) en simpatria

Differential response in the acicular anatomy of *Pinus caribaea* var. *Caribaea* and *Pinus tropicalis* (Pinaceae) in sympatry

Resposta diferencial na anatomia acicular de *Pinus caribaea* var. *caribaea* e *Pinus tropicalis* (Pinaceae) em simpatria

Gretel Geada López^{1*}  <https://orcid.org/0000-0002-8421-0624>

Luitmila Pérez-del Valle¹  <https://orcid.org/0000-0002-1838-4482>

Rogelio Sotolongo-Sospedra¹  <https://orcid.org/0000-0003-0116-4157>

¹Universidad de Pinar del Río "Hermandos Saíz Montes de Oca". Pinar del Río, Cuba.

*Autor para la correspondencia: gabriel@upr.edu.cu

Recibido: 13/06/2022.

Aprobado: 09/07/2022

RESUMEN

Pinus caribaea var. *caribaea* y *Pinus tropicalis* son las dos especies del género *Pinus* que forman los pinares del occidente de Cuba ya sea en masas puras o en simpatria. El objetivo de este trabajo es evaluar la respuesta diferencial en anatomía foliar de ambas especies en iguales ecótopos. Se realizaron cortes transversales de las acículas y se midieron 12 variables anatómicas. Los análisis estadísticos empleados permitieron diferenciar claramente las dos especies, cada una presenta variaciones propias para adaptarse a un mismo ambiente. La prueba de Mann-Whitney mostró que existen diferencias en nueve de las 12 variables anatómicas entre las dos especies en cada ecótopo y solo aquellas variables relacionadas con la fotosíntesis y el transporte fueron similares entre especies. El análisis de discriminantes mostró que cada población de la



Palabras-chave: Variación anatómica foliar; Respuesta diferencial; *Pinus tropicalis*, Simpatría.

INTRODUCCIÓN

Los pinos en Cuba se distribuyen fundamentalmente en condiciones edáficas extremas, ya sea por las desfavorables características físico-químicas del sustrato o por aspectos orográficos (Samek y Del Risco-Rodríguez 1989; Farjon y Filter 2013). Estos hábitats de suelos muy pobres en nutrientes se acompañan, en muchos casos, con la baja disponibilidad de agua y regímenes de fuegos recurrentes, lo que implica una baja competencia con las angiospermas (Keeley 2012; Badik *et al.*, 2018) y la formación de masas continuas donde constituyen la especie dominante (Samek y Del Risco-Rodríguez 1989).

En el occidente de Cuba, esta formación ocupa cerca del 50 % de la superficie forestal, concentrada en Pinar del Río e Isla de la Juventud y representada por *Pinus tropicalis* Morelet (pino hembra) y *Pinus caribaea* Morelet var. *caribaea* Barret y Golfari (pino macho).

P. tropicalis es un endemismo cubano del subg. *Pinus* subsect. *Pinus* en América (Geada-López *et al.*, 2004; Gernandt *et al.*, 2005), forma pinares continuos monotípicos en Pinar del Río y el centro de la Isla de la Juventud sobre sustratos oligotróficos de pizarra, arenisca y arenas cuarcíticas (Samek y Del Risco-Rodríguez 1989). *P. caribaea* var. *caribaea* por su parte, puede ocupar áreas simpátricamente con *P. tropicalis* y solo forma naturalmente masas puras en sustratos derivados de serpentina y rocas ultrabásicas en la meseta de Cajalbana (López-Almirall 1982; Samek y Del Risco-Rodríguez 1989; Farjon y Filter 2013). Desde el punto de vista evolutivo es una especie reciente y sus variedades se diferencian tanto desde el punto de vista morfológico como genético (Rebolledo-Camacho *et al.*, 2018).

Variaciones en la morfología y la estructura anatómica de la acícula entre individuos y poblaciones obedece a diferencias en las condiciones del edátopo y los regímenes de humedad del hábitat donde crecen (Tiwari *et al.*, 2013; Ghimire *et al.*, 2014; Meng *et al.*, 2018) y pueden ser usadas como un método rápido para explorar la variabilidad morfoanatómica entre poblaciones (Boratyńska *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2017). Cambios en las dimensiones de los tejidos de la acícula han sido documentados para especies con rangos de distribución continental (Boratyńska *et al.*, 2015; Jankowski *et al.* 2017; 2019, Köbölkuti *et al.*, 2017) y ambientes contrastados (Boratyńska *et al.*, 2015; Hodžia *et al.*, 2020). Sin embargo, estudios como estos en especies insulares con distribución pequeña y condiciones climáticas aparentemente homogéneas son escasos.

Por otro lado, cabría esperar en especies filogenéticamente cercanas, dentro del subgénero *Pinus* y habitando en simpatria, un comportamiento similar en sus tejidos foliares como respuesta a las condiciones del ecótopo durante su adaptación. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar la respuesta anatómica de ambas especies en poblaciones naturales y en simpatria, ya que, para el éxito en los programas de manejo, principalmente en el diseño de estrategias de conservación, se debe partir del conocimiento de la variabilidad genética, la plasticidad fenotípica y las diferencias genéticas de la plasticidad de las especies forestales en caracteres adaptativos, entre y dentro de sus poblaciones.



MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Las muestras fueron tomadas en pinares naturales donde se desarrollan *Pinus caribaea* var. *caribaea* (esta especie será tratada en lo adelante como *Pinus caribaea*) y *Pinus tropicalis*, en localidades de la provincia de Pinar del Río y Artemisa, Cuba donde habitan en simpatria (Figura 1). Estas localidades representan la mayoría de los hábitats en que están presentes estos taxones y se caracterizaron por su formación y litología, el piso altitudinal y la pendiente de acuerdo a [Geada-López et al. \(2021\)](#). La combinación de estas tres características es la base para identificar los ecótopos (Tabla 1), las localidades de Marbajita y San Ubaldo representan sitios donde se encuentran masas puras de *Pinus caribaea* y *P. tropicalis*, respectivamente.

Tabla 1. - Georeferenciación y características de los ecótopos

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
Cayo La Mula Galalón	22°40'25,62"	83°34'04,76"	San Cayetano- Areniscas grises	Alturas medias	Fuertemente inclinado	AG-ALM- Tfi
	22°40'49,70"	83°25'23,41"				
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
Marbajita	22°47'30,9"	83°28'10,44"	Serpentina- Roca	Alturas medias	Fuertemente inclinado	R-AM-Tfi
San Ubaldo	22°03'52"	84°01'02"	Siguanea- Arenas cuarcíticas silíceas	Llanuras bajas	Llano	AcS-LLB- TII



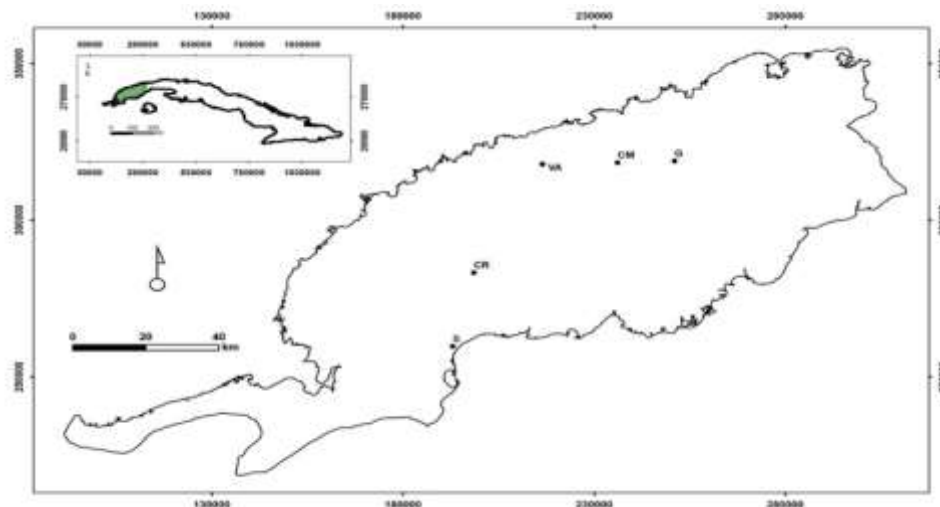


Figura 1- Distribución geográfica de localidades estudiadas
B: Sabanalamar, CR: Cayo Ratonés, CM: Cayo la Mula, G: Galalón, VA: Valle Ancón

Mediciones de rasgos en las acículas

En cada localidad se recolectaron acículas de los $\frac{2}{3}$ inferiores de la copa de 30 individuos seleccionados al azar en estado adulto. Para el estudio anatómico se eligieron diez acículas al azar de cada individuo muestreado en cada localidad. Se realizaron cortes transversales en la parte media de la acícula para las observaciones y mediciones con un microscopio óptico NLCD-307B. Todos los cortes fueron realizados a mano en tejido fresco y en preparaciones temporales.

Las variables anatómicas medidas, con un aumento de 400× fueron: el grosor de la cutícula (GC), el grosor de la epidermis (GEp), el grosor de la hipodermis (GH) y contadas el número de capas de células de la hipodermis (CH). Con un aumento de 100× fueron medidas el grosor del tejido de transfusión (PT), el grosor del parénquima clorofílico (PC), el ancho del canal resinífero izquierdo (DCi), el ancho del canal resinífero derecho (DCd), la alto del haz vascular (HHv) y el ancho del haz vascular (AHv) y contadas, con esta lente el número de estomas (NoE), el número de canales (NC). Todas las variables se definieron de acuerdo a Pérez-del Valle *et al.* (2020).

Análisis estadístico

Para este análisis se consideraron solamente los ecótopos de las localidades donde las especies habitan en simpatria. La comparación del comportamiento de las variables anatómicas entre especie se realizó mediante la prueba de inferencia basada en dos muestras de Mann-Whitney (U) ($p < 0,05$). Para la comparación entre especies en cada ecótopo donde habitan en simpatria (AC-LLB-TII en Sabanalamar, AG-ALM-Tfi en Cayo La Mula y Galalón, AG-LLM-Tfi en Valle Ancón y AG-SM-Tfi en Cayo Ratonés) se empleó la misma prueba.



Se confeccionó un diagrama según la metodología de Jentys-Szaferowa (1959) para distinguir la variación en la anatomía entre los ecótopos estudiados y de estos con respecto a la línea patrón para la especie, que se asume como los promedios de cada variable, representada en el diagrama por una línea a lo largo del valor de uno.

Con el objetivo de maximizar las diferencias entre las dos especies y distinguir la o las variables que más contribuyen a diferenciarlas se realizó un análisis de discriminante, como grupos *a priori* se consideraron las observaciones de las variables anatómicas por las combinaciones especie-ecótopo. En este análisis se incluyó las localidades donde ambas especies forman masas puras. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Infostat ver. 15 (Di Rienzo *et al.*, 2015).

RESULTADOS

De acuerdo a los resultados de la Prueba Mann-Whitney, *P. caribaea* y *P. tropicalis* difieren significativamente en la mayoría de las variables anatómicas analizadas, en especial las mayores diferencias se observan en el número de canales (NC), el grosor del tejido de transfusión (PT) y el grosor de la cutícula (GC) mientras que las variables grosor del parénquima clorofílico (PC) y alto y ancho del tejido de conducción (HHv y AHv) no difieren significativamente (Tabla 2 y Figura 2).

Tabla 2. - Valores medios y desviación estándar de las variables anatómicas evaluadas de *Pinus caribaea* y *Pinus tropicalis* y los estadísticos de la prueba Mann-Whitney (U) ($\alpha=0,05$)

Variabes	<i>P. caribaea</i>	<i>P. tropicalis</i>	U	p
Número de estomas	16,79 ± 2,91	13,94 ± 2,21	9817,0	0,000
Número de canales	2,99 ± 1,03	6,91 ± 1,39	20682,5	0,000
Grosor de la cutícula	1,73 ± 0,53	2,44 ± 0,87	17338,0	0,000
Grosor de la epidermis	13,15 ± 2,74	15,54 ± 3,21	16886,5	0,000
Grosor de la hipodermis	44,49 ± 10,79	37,55 ± 7,23	10875,5	0,000
Número capas de células de la hipodermis	2,76 ± 0,52	2,05 ± 0,26	9150,5	0,000
Grosor del parénquima clorofílico	134,36 ± 21,64	136,71 ± 19,5	14481,5	0,240
Grosor del tejido de transfusión	112,03 ± 19,26	159,71 ± 23,92	20160,0	0,000
Diámetro del canal izquierdo	80,77 ± 19,99	102,93 ± 24,04	17571,5	0,000
Diámetro del canal derecho	83,6 ± 20,95	100,78 ± 22,8	16921,5	0,000
Altura del tejido de conducción	311,99 ± 50,91	314,86 ± 38,9	13678,5	0,730
Ancho del tejido de conducción	480,41 ± 86,53	490,75 ± 67,73	14277,5	0,430



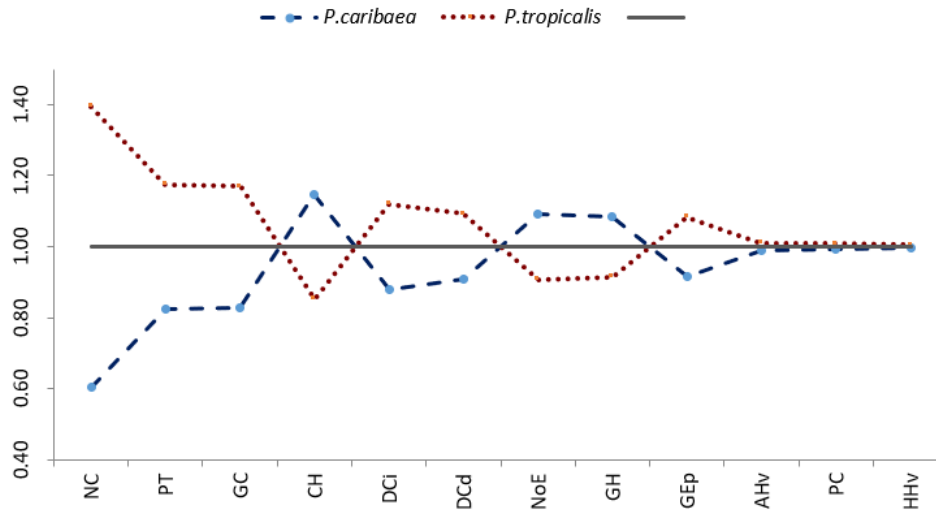


Figura 2. - Diagrama de Jentys-Szaferowa (1959) de la variabilidad anatómica de las acículas de *P. caribaea* y *P. tropicalis*

GC: Grosor de la cutícula, GEP: Grosor de la epidermis, GH: Grosor de la hipodermis, CH: Número de capas de células de la hipodermis, NoE: 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 tejido de conducción, AHv: Ancho del tejido de conducción Tabla 3. Valores medios y desviación estándar de las variables anatómicas de *P. caribaea* y *P. tropicalis* en los ecótopos en simpatria y los estadísticos de la prueba Mann-Whitney (U) ($\alpha = 0,05$).



Tabla 3. - Valores medios y desviación estándar de las variables anatómicas de *P. caribaea* y *P. tropicalis* en los ecótopos en simpatria y los estadísticos de la prueba Mann-Whitney (U) ($\alpha = 0,05$)

Variables	<i>P. caribaea</i>				<i>P. tropicalis</i>			
	AC-LLB-TII	U	p	AG-LLM-Tfi	U	p		
Número de estomas	16,43 ± 2,94	13,43 ± 2,11	1183	0,00	18,13 ± 2,85	14,85 ± 2,85	494,5	0,00
Número de canales	3,13 ± 0,94	7,43 ± 1,36	472	0,00	3,27 ± 1,05	7,38 ± 1,05	1121	0,00
Grosor de la cutícula	2,06 ± 0,48	2,9 ± 0,34	541,5	0,00	1,47 ± 0,51	2,67 ± 0,51	1060	0,00
Grosor de la epidermis	10,73 ± 1,41	13,73 ± 2,32	577,5	0,00	13,26 ± 1,73	15,67 ± 1,73	917	0,00
Grosor de la hipodermis	40,61 ± 7	31,72 ± 4,74	1208,5	0,00	45,4 ± 11,75	43,32 ± 11,75	678,5	0,30
Número de capas de célula de la hipodermis	3,03 ± 0,49	2,03 ± 0,18	1307	0,00	2,8 ± 0,41	2,23 ± 0,41	519	0,00
Grosor del parénquima clorofílico	114,95 ± 10,8	132,16 ± 15,63	641,5	0,00	144,76 ± 22,6	141,3 ± 22,6	707	0,58
Grosor del tejido de transfusión	124,23 ± 12,86	158,05 ± 17,1	515	0,00	115,97 ± 20,49	159,86 ± 20,49	1056,5	0,00
Diámetro del canal izquierdo	74,49 ± 17,06	104,34 ± 24,64	615,5	0,00	89,56 ± 23,96	115,32 ± 23,96	987	0,00
Diámetro del canal derecho	68,9 ± 12,11	104,03 ± 23,29	540,5	0,00	94,51 ± 22,96	105,28 ± 22,96	857	0,06
Altura del tejido de conducción	320,95 ± 32,48	317,34 ± 44,52	976	0,37	328,4 ± 61,88	300,42 ± 61,88	578	0,01
Ancho del tejido de conducción	500,33 ± 55,45	494,1 ± 59,49	925,5	0,88	503,01 ± 128,35	490,68 ± 128,35	675	0,28
	AG-SM-Tfi				AG-ALM-Tfi			
Número de estomas	17,37 ± 2,17	13,87 ± 1,63	1280	0,00	15,31 ± 2,9	13,73 ± 2,49	772	0,01
Número de canales	3,17 ± 1,05	6,63 ± 1,43	484,5	0,00	2,44 ± 0,91	6,27 ± 1,39	1406	0,00
Grosor de la cutícula	2,07 ± 0,25	2,95 ± 0,58	542	0,00	1,35 ± 0,39	1,26 ± 0,35	846,5	0,15
Grosor de la epidermis	12,48 ± 2,17	14,98 ± 2,66	682	0,00	15,96 ± 2,43	17,81 ± 3,34	1108	0,02
Grosor de la hipodermis	42,5 ± 9,8	37,97 ± 6,4	1040	0,06	49,13 ± 12,18	37,97 ± 5,8	647	0,00
Número de capas de célula de la hipodermis	2,37 ± 0,49	1,97 ± 0,18	1089,5	0,00	2,84 ± 0,45	2 ± 0	555	0,00
Grosor del parénquima clorofílico	140,98 ± 18,3	136,33 ± 22,49	971,5	0,40	136,61 ± 20,25	137,65 ± 18,89	977,5	0,65
Grosor del tejido de transfusión	110 ± 15,97	159,95 ± 20,09	492	0,00	98,8 ± 17,85	161 ± 30,35	1396	0,00
Diámetro del canal izquierdo	81,4 ± 16,38	99,82 ± 19,44	674	0,00	77,83 ± 19,43	93,89 ± 26,78	1111,5	0,02
Diámetro del canal derecho	87,85 ± 18,93	103,22 ± 23,61	742	0,01	83,16 ± 20,15	91,18 ± 21,19	1048,5	0,14
Altura del tejido de conducción	313,37 ± 48,67	308,36 ± 30,35	974	0,38	286,92 ± 48,41	331,4 ± 42,08	1169,5	0,00
Ancho del tejido de conducción	474,89 ± 69,95	469,33 ± 68,04	949	0,62	445,73 ± 64,91	508,89 ± 77,84	1169	0,00

AC-LLB-Tfi: Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, AG-LLM-Tfi: Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-SM-Tfi: Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, AG-ALM-Tfi: Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados.

Existe una respuesta diferencial en la anatomía foliar de cada especie para un mismo ecótopo (Tabla 3 y Figura 3), fundamentalmente en variables como el número de estomas (NoE), el número de canales (NC), el grosor de la epidermis (GEp), el número de capas de células de la hipodermis (CH), el grosor del tejido de transfusión (PT), todas estas relacionadas con la regulación hídrica. Este análisis muestra que varias de estas características anatómicas y las diferencias entre las dos especies son independientes de las condiciones ambientales. No obstante, hay variables que tienen respuestas asociadas a las características del ecótopo, como es el caso del grosor del parénquima clorofílico (PC) que no difiere estadísticamente en los ecótopos cuya litología son las areniscas grises (Figura 3).



Los diagramas de Jentys-Szaferowa (1959) confirman claramente la variabilidad de las dos especies en los cuatro ecótopos y sus diferencias aún en simpatria.

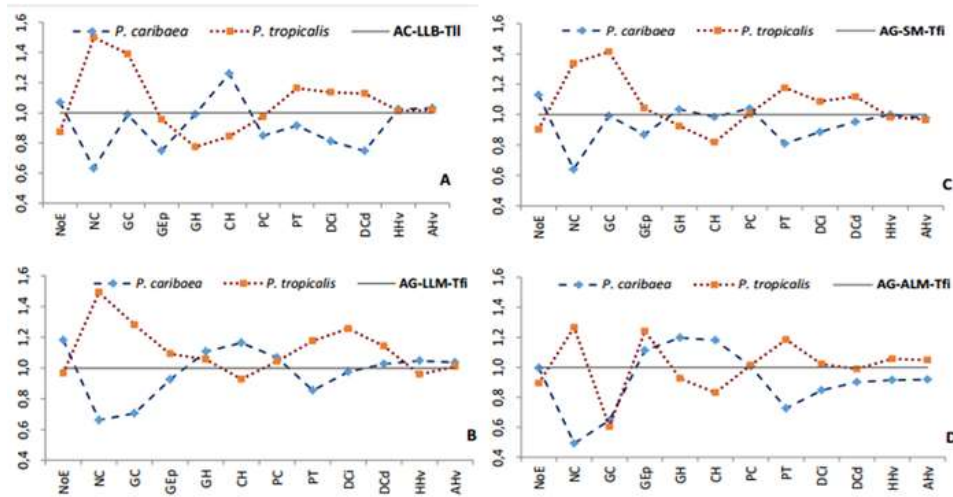


Figura 3. - Diagrama de Jentys-Szaferowa de la variabilidad anatómica de *Pinus caribaea* var. *caribaea* y *Pinus tropicalis* en ecótopos en simpatria. **A:** Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, **B:** Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, **C:** Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, **D:** Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados

GC: Grosor de la cutícula, GEp: Grosor de la epidermis, GH: Grosor de la hipodermis, CH: Número de capas de células de la hipodermis, NoE: 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 tejido de conducción, AHv: Ancho del tejido de conducción.

Análisis de discriminante

En la Tabla 4, se presentan los resultados del análisis de discriminantes, las dos primeras funciones explican el 88,15 % de las variaciones entre especies por ecótopo. De acuerdo a los coeficientes estandarizados las variables más importantes en la discriminación en la primera función son número de estomas y canales y el grosor de la cutícula y la epidermis en la segunda.



Tabla 4. - Resultados del análisis de discriminante, coeficientes estandarizados de cada variable y centroides de los ecótopos en simpatria en las dos funciones discriminantes

		Función	
		1	2
Autovalores		8,42	1,76
% variación		72,91	15,25
% variación acumulada		72,91	88,15
Variables	Coeficientes estandarizados de las funciones discriminantes		
Número de estomas	0,66	0,16	
Número de canales	-0,77	-0,05	
Grosor de la cutícula	-0,17	0,82	
Grosor de la epidermis	-0,10	-0,52	
Grosor de la hipodermis	-0,08	-0,20	
Número de capas de células de la hipodermis	0,32	0,29	
Grosor del parénquima clorofílico	0,16	0,01	
Grosor del tejido de transfusión	-0,54	-0,19	
Diámetro del canal izquierdo	-0,16	0,14	
Diámetro del canal derecho	0, 00	-0,02	
Ancho del tejido de conducción	-0,07	0,04	
Altura del tejido de conducción	-0,01	-0,09	
Ecótopos	Centroides		
P. caribaea	Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos	2,36	1,38
	Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados	3,21	-1,09
	Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados	2,94	-0,23
	Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados	2,47	0,70
P. tropicalis	Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos	-3,45	1,1
	Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados	-2,21	-2,81
	Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados	-2,99	0,30
	Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados	-2,95	0,76



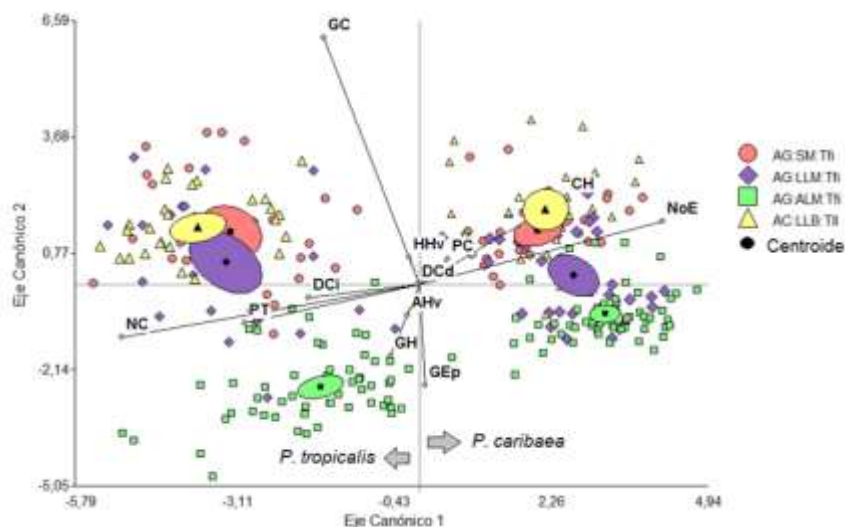


Figura 4 - Ordenación de las especies *P. caribaea* y *P. tropicalis* en los ecótopos que habitan en simpatria de acuerdo a dos primeras funciones discriminantes y basado en variables anatómicas de las acículas

GC: Grosor de la cutícula, GEp: Grosor de la epidermis, GH: Grosor de la hipodermis, CH: Número de capas de células de la hipodermis, NoE: 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 tejido de conducción, AHv: Ancho del tejido de conducción.

Ecótopos: AC-LLB-Tfi: Arenas cuarcíticas-llanuras bajas-terrenos llanos, AG-LLM-Tfi: Areniscas grises-llanuras medias-terrenos fuertemente inclinados, AG-SM-Tfi: Areniscas grises-submontañas-terrenos fuertemente inclinados, AG-ATM-Tfi: Areniscas grises-alturas medias-terrenos fuertemente inclinados.

De acuerdo a los valores de los centroides, (Tabla 4) la primera función maximiza las diferencias entre las dos especies, hacia el extremo negativo del eje canónico 1 se ubica *P. tropicalis* y hacia el extremo positivo *P. caribaea* en ambos casos independientemente del ecótopo (Figura 4). De acuerdo a las dos variables de mayor peso en esta función y el signo, mayor número de estomas (NE) en *P. caribaea* y mayor número de canales (NC) en *P. tropicalis* son las variables que más discriminan ambas especies.

La segunda función sugiere un gradiente en la ubicación de las especies de acuerdo a las características del ecótopo, las variables grosor de la cutícula y de la epidermis oponen en el caso de *P. tropicalis* el ecótopo de AG-ALM-Tfi, ubicado hacia la parte negativa del eje, a los otros tres dispuestos en la parte positiva, y en el caso de *P. caribaea* los ecótopos AG-ALM-Tfi y AG-LLM-Tfi se ubican hacia la parte negativa del eje y AC-LLB-Tfi y AG-SM-Tfi hacia la positiva de este (Figura 4 y 5).

De igual manera, cuando se incluye en el análisis las dos localidades donde se hayan en masas puras. Cada especie se ubica en el plano de la función discriminante de manera opuesta y en posiciones similares a los ecótopos donde habitan en simpatria (Figura 5). Por lo tanto, el comportamiento de la variación anatómica es una característica de la especie.



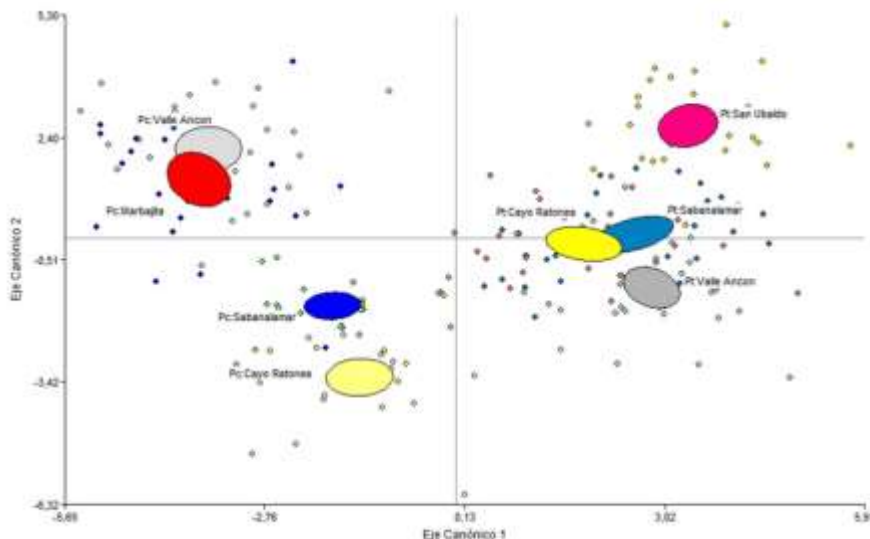


Figura 5. - Ordenación de las especies *P. caribaea* y *P. tropicalis* en los ecótopos que habitan en simpatria y en masas puras de acuerdo a dos primeras funciones discriminantes y basado en variables anatómicas de las acículas

DISCUSIÓN

El estudio muestra claramente las diferencias anatómicas entre las dos especies bajo un mismo ambiente (Tabla 2, 3, Figura 2 y 3), es decir cada especie ha desarrollado sus propios mecanismos anatómicos y funcionales para contrarrestar iguales condiciones. Estructuras con reforzamiento en los tejidos epidérmicos e hipodérmicos, tanto de cutículas gruesas como la presencia de elementos del tejido de sostén (esclereidas) en la hipodermis se reportan como adaptaciones del género a ambientes extremos (Dörken y Stützel 2012; Grill *et al.*, 2004). Estas características son comunes para ambas especies. La diferencia entre ambas especies radica que en *P. caribaea* desarrolla mayor número de capas y grosor de la hipodermis (tipo multiforme) como adaptación a iguales condiciones. Por otro lado, *P. tropicalis* desarrolla la cutícula algo más gruesa acompañada de mayor cantidad de esclereidas. Es comportamiento en la estructura de *P. tropicalis* fue primeramente reportado para la especie por Pérez-del Valle *et al.*, (2020) y es similar a lo documentado en especies de la subsect. *Pinus* como: *P. tabuliformis* (Zhang *et al.*, 2017), *P. thunbergii* (Ghimire *et al.* 2014), *P. roxburghii* (Tiwari *et al.*, 2013), o especies de su sección que habitan ambientes muy secos: *P. canariensis* (Grill *et al.*, 2004), *P. heldreichii* (Nicholiæ *et al.*, 2016).

La presencia de tejido mecánico (esclerénquima) en la hipodermis y de este entre los haces vasculares en *Pinus tropicalis*, contribuye a aumentar la resistencia a la sequía edáfica y a conferir rigidez a las largas acículas en la especie. Similares adaptaciones y disminución en el número de estomas, fueron reportadas en *P. canariensis* (Grill *et al.*, 2004, López *et al.*, 2010), *P. tabuliformis* (Meng *et al.*, 2018) y *P. sylvestris* (Köbölkuti *et al.*, 2017) para enfrentar ambientes muy secos. Este elemento que parece estar relacionado con la economía hídrica en especies asiáticas, en particular la disminución del número de estomas y su densidad en comparación con especies de *Pinus* subsect.



Trifoliae como es el caso *P. caribaea* (Tiwari *et al.*, 2013; Donnelly *et al.*, 2016; Galdina y Khazova 2019).

Los resultados de amplios y numerosos canales resiníferos de *P. tropicalis* sobre *P. caribaea* en cualquier ecótopo confirma la productividad de la primera sobre la segunda especie (Tabla 3). Estas características en los canales de *P. tropicalis* en comparación con *P. caribaea* aunque fue documentada por López-Almirall y Albert-Puente (1982) en un estudio anatómico foliar para detectar diferencias entre las cuatro especies cubanas y más tarde reconocida por Pérez-del Valle *et al.* (2020) en un estudio anatómico comparativo, pero no fue posible llegar a conclusiones precisas debido a la naturaleza del estudio y limitaciones en el muestreo.

López-Almirall (1982) reconoció la gran variabilidad en las características morfológicas, reproductivas entre rodales naturales puros de *Pinus caribaea* y la existencia de discretas diferencias entre las poblaciones en *P. tropicalis*. Posteriormente, Pérez-del Valle *et al.*, (2020) documentó las diferencias entre ambas especies cuando habitaban en dos ecótopos simpátricamente, pero por la finalidad descriptiva del estudio no permitió profundizar en la magnitud del efecto del ecótopo. En presente estudio son más notables las diferencias entre los ecótopos (Figuras 4 y 5, Tabla 3), lo que demuestra su gran plasticidad fenotípica, buena capacidad competitiva con relación a *P. tropicalis*.

Además, este resultado concuerda con la idea propuesta por Pérez-del Valle *et al.* (2020) y Geada-López *et al.*, (2021) acerca del origen de las diferencias entre procedencias dentro del ensayo de estas para la especie *P. caribaea* (García-Quintana *et al.* 2007) con relación iguales ensayos en *P. tropicalis* (Mercadet-Portillo *et al.*, 2001). Todo esto, además se relaciona con las grandes diferencias en la estructura anatómica foliar en función del sustrato que son más pronunciadas en *P. caribaea* (Figura 4 y 5).

Tanto el análisis de comparación de medias como el de clasificación (Tabla 2, 4, Figuras 4 y 5) demuestran que el sustrato tiene una marcada influencia en la anatomía de las acículas al diferenciarse cada ecótopo dentro de cada especie. Así, por ejemplo, la litología de arenas cuarcíticas que representan uno de los ecótopos más extremos desde el punto de vista hídrico por su alta infiltración y muy baja retención de humedad, determinan un comportamiento más singular en la anatomía.

Por otro lado, en ambas especies dentro de sus ecótopo y en particular para *Pinus tropicalis*, la estabilidad en las características anatómicas sugiere la existencia de una adaptación a más largo plazo en la especie (López-Almirall 1982; Geada-López 2003). Si bien este marcado efecto del ecótopo sobre la anatomía foliar en el género es reconocido, este aparece documentado para especies con amplios rangos de distribución (Zhang *et al.*, 2017; Jankowski *et al.*, 2017; Köbölkuti *et al.*, 2017; Tyukavina *et al.*, 2019). Sin embargo, en especies una reducida área de distribución y sin grandes contrastes en clima y vegetación pudieran no estar sujetas a tanta variabilidad foliar. Los resultados obtenidos reflejan que, en especies insulares, en especial las cubanas, las condiciones del sitio o su origen geológico hace que desplieguen una variación fenotípica, que determina su adaptación a ecótopos diferentes (Pérez-del Valle *et al.*, 2020; Geada-López *et al.*, 2021; 2022).



Resumiendo, bajo el mismo ecótopo cada taxón tiene una respuesta diferencial adaptativa opuesta en todas sus variables anatómicas. Además, existe variación en la anatomía dentro de ambas especies en función del sustrato.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BADIK, K., JAHNER, J. y WILSON, J., 2018. A biogeographic perspective on the evolution of fire syndromes in pine trees (*Pinus*: Pinaceae). *Royal Society Open Science* [en línea], vol. 5, no. 3, pp. 172412. DOI 10.1098/rsos.172412. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/323909032_A_biogeographic_perspective_on_the_evolution_of_fire_syndromes_in_pine_trees_Pinus_Pinaceae.
- BORATYŃSKA, K., SÊKIEWICZ, K., JASIŃSKA, A., TOMASZEWSKI, D., ISZKUEO, G., OK, T., BOU DAGHER KHARRAT, M. y BORATYŃSKI, A., 2015. Effect of geographic range discontinuity on taxonomic differentiation of *Abies cilicica*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* [en línea], vol. 84, no. 4, pp. 419-430. DOI 10.5586/asbp.2015.037. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/288888569_Effect_of_geographic_range_discontinuity_on_taxonomic_differentiation_of_Abies_cilicica.
- DONNELLY, K., CAVERS, S., COTTRELL, J. y ENNOS, R., 2016. Genetic variation for needle traits in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Tree Genetics & Genomes* [en línea], vol. 12, no. 3, pp. 40-50. DOI 10.1007/s11295-016-1000-4. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/301252411_Genetic_variation_for_needle_traits_in_Scots_pine_Pinus_sylvestris_L.
- DÖRKEN, V. y STÜTZEL, T., 2012. Morphology, anatomy and vasculature of leaves in *Pinus* (Pinaceae) and its evolutionary meaning. *Fuel and Energy Abstracts* [en línea], vol. 207, no. 1, pp. 57-62. DOI 10.1016/j.flora.2011.10.004. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/241094109_Morphology_anatomy_and_vasculature_of_leaves_in_Pinus_Pinaceae_and_its_evolutionary_meaning.
- FARJON, A. y FILER, D., 2013. *An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status* [en línea]. Leiden, Países Bajos: BRILL. ISBN 978-90-04-21181-0. Disponible en: https://books.google.com/cu/books/about/An_Atlas_of_the_World_s_Conifers.html?id=uUNWAgAAQBAJ&redir_esc=y.
- GALDINA, T. y KHAZOVA, E., 2019. Adaptability of *Pinus sylvestris* L. to various environmental conditions. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* [en línea], vol. 316, no. 1, pp. 012002. DOI 10.1088/1755-1315/316/1/012002. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/336007121_Adaptability_of_Pinus_sylvestris_L_to_various_environmental_conditions.



- GARCÍA QUINTANA, Y., ÁLVAREZ BRITO, A.F. y GUÍZAR NOLAZCO, E., 2007. Ensayo de procedencias de *Pinus caribaea* var. *caribaea* en Alturas de Pizarras, Viñales, Pinar del Río, Cuba. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* [en línea], vol. 13, no. 2, pp. 125-129. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/322369196_Ensayo_de_procedencias_de_Pinus_caribaea_var_caribaea_en_Alturas_de_Pizarras_Vinales_Pinar_del_Rio_Cuba.
- GEADA LÓPEZ, G., 2004. Phylogeny of *Diploxylon* pines (subgenus *Pinus*). *Forest Genetics* [en línea], vol. 11, no. 3-4, pp. 213-221. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/270902683_PHYLOGENY_OF_DIPLOXYLON_PINES_SUBGENUS_PINUS.
- GEADA LÓPEZ, G., SOTOLONGO SOSPEDRA, R., PÉREZ DEL VALLE, L. y RAMÍREZ HERNÁNDEZ, R., 2021. Diferenciación anatómica foliar en poblaciones naturales de *Pinus caribaea* var. *caribaea* (Pinaceae) en Pinar del Río y Artemisa, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* [en línea], vol. 42, pp. 175-188. [Consulta: 8 julio 2022]. ISSN 2410-5546. Disponible en: <http://www.rjbn.uh.cu/index.php/RJBN/article/view/552>.
- GEADA LÓPEZ, G., SOTOLONGO SOSPEDRA, R., PÉREZ DEL VALLE, L. 2022. Variación anatómica foliar en poblaciones naturales de *Pinus tropicalis* en Pinar del Río. *Revista Jardín Botánico Nacional Universidad de la Habana*, 43: en Imprenta.
- GERNANDT, D., GEADA LÓPEZ, G., GARCÍA, S. y LISTON, A., 2005. Phylogeny and Classification of *Pinus*. *Taxon* [en línea], vol. 54, no. 1, pp. 29. DOI 10.2307/25065300. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/271407044_Phylogeny_and_Classification_of_Pinus.
- GHIMIRE, B., KIM, M., LEE, J.-H. y HEO, K., 2014. Leaf anatomy of *Pinus thunbergii* Parl. (Pinaceae) collected from different regions of Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy* [en línea], vol. 44, no. 2, pp. 91-99. DOI 10.11110/kjpt.2014.44.2.91. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/274974550_Leaf_anatomy_of_Pinus_thunbergii_Parl_Pinaceae_collected_from_different_regions_of_Korea.
- GRILL, D., TAUSZ, M., PÖLLINGER, U., JIMENEZ, M. y MORALES, D., 2004. Effects of drought on needle anatomy of *Pinus canariensis*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* [en línea], vol. 199, no. 2, pp. 85-89. DOI 10.1078/0367-2530-00137. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/242355832_Effects_of_drought_on_needle_anatomy_of_Pinus_canariensis.
- HODŽIÆ, M.M., HAJRUDINOVIÆ, A., BOGUNIÆ, F., MARKU, V., BALLIAN, Dalibor, HODŽIÆ, M., HAJRUDINOVIÆ-BOGUNIÆ, A., BOGUNIÆ, F. y BALLIAN, D., 2020. Geographic variation of *Pinus heldreichii* Christ from the Western Balkans based on cone and seed morphology. *Dendrobiology* [en línea], vol. 84, pp. 81-93. DOI 10.12657/denbio.084.007. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/347467389_Geographic_variation_of_Pinus_heldreichii_Christ_from_the_Western_Balkans_based_on_cone_and_seed_morphology.



- JANKOWSKI, A., WYKA, T., ŹYTKOWIAK, R., DANUSEVIČIUS, D. y 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* [en línea], vol. 39, no. 4, pp. 573-589. DOI 10.1093/treephys/tpy145. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/334655400_Does_climate-related_in_situ_variability_of_Scots_pine_Pinus_sylvestris_L_needles_have_a_genetic_basis_Evidence_from_common_garden_experiments.
- JANKOWSKI, A., WYKA, T., ŹYTKOWIAK, R., NIHLGÅRD, B., REICH, P. y OLEKSYN, J., 2017. Cold adaptation drives variability in needle structure and anatomy in *Pinus sylvestris* L. along a 1900 km temperate boreal transect. *Functional Ecology* [en línea], vol. 31, no. 12. DOI 10.1111/1365-2435.12946. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/318727745_Cold_adaptation_drives_variability_in_needle_structure_and_anatomy_in_Pinus_sylvestris_L_along_a_1900_km_temperate_boreal_transect.
- JENTYS-SZAFEROWA, J., 1959. A graphical method of comparing the shapes of plants. *Review of the Polish Academy of Sciences* [en línea], vol. 4, no. 1, pp. 9-38. Disponible en: <https://www.worldcat.org/title/graphical-method-of-comparing-the-shapes-of-plants/oclc/717114482>.
- KEELEY, J., 2012. Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science* [en línea], vol. 69, no. 4. DOI 10.1007/s13595-012-0201-8. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/257805652_Ecology_and_evolution_of_pine_life_histories.
- KÖBÖLKUTI, A., TOTH, E.G., LADÁNYI, M. y HÖHN, M., 2017. Morphological and anatomical differentiation in peripheral *Pinus sylvestris* L. populations from the Carpathian region. *Dendrobiology* [en línea], vol. 77, pp. 105-117. DOI 10.12657/denbio.077.009. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/316056946_Morphological_and_anatomical_differentiation_in_peripheral_Pinus_sylvestris_L_populations_from_the_Carpathian_region.
- LÓPEZ ALMIRALL, A., 1982. Variabilidad del género *Pinus* (Coniferales: Pinaceae) en Cuba. En: Accepted: 2020-01-22T18:10:55Z, *Acta Botánica Cubana* [en línea], vol. 12, pp. 1-32. [Consulta: 9 julio 2022]. ISSN 0138-6824. Disponible en: <http://repositorio.geotech.cu/jspui/handle/1234/3935>.
- LÓPEZ, R., CLIMENT, J. y GIL, L., 2010. Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine. *Trees* [en línea], vol. 24, no. 2, pp. 343-350. DOI 10.1007/s00468-009-0404-2. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/225547576_Intraspecific_variation_and_plasticity_in_growth_and_foliar_morphology_along_a_climate_gradient_in_the_Canary_Island_pine.
- LÓPEZ-ALMIRALL, A. y ALBERT-PUENTE, D., 1982. Características anatómicas de las agujas en especies cubanas de *Pinus*. *Ciencias Biológicas (La Habana)* [en línea], no. 8, pp. 3-16. [Consulta: 9 julio 2022]. Disponible en: <https://biblat.unam.mx/pt/revista/ciencias-biologicas-la-habana/9>.



Conflicto de intereses:

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Contribución de los autores:

Los autores han participado en la redacción del trabajo y análisis de los documentos.



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial 4.0 Internacional.
Copyright (c) 2022 Gretel Geada López, Luitmila Pérez-del Valle, Rogelio Sotolongo-Sospedra

