

RELACIONES DE AFINIDAD FLORÍSTICA ENTRE CUBA Y OTRAS REGIONES TROPICALES SOBRE LA BASE DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES CUBANAS DE *ASPENIUM* L. (ASPLENIACEAE, PTERIDOPHYTA)

por

LEDIS REGALADO GABANCHO¹ & CARLOS SÁNCHEZ VILLAVERDE²

¹ Instituto de Ecología y Sistemática. Carretera de Varona, km 3,5. Capdevila, Boyeros.
Apartado 8029. C.P. 1800 Ciudad de La Habana (Cuba)

<ledisregalado@yahoo.com>

² Jardín Botánico Nacional. Carretera del Rocío, km 3,5. Calabazar, Boyeros.
Ciudad de La Habana (Cuba)

<sanchez_villaverde@yahoo.es>

Resumen

REGALADO GABANCHO, L. & C. SÁNCHEZ VILLAVERDE (2003). Relaciones de afinidad florística entre Cuba y otras regiones tropicales sobre la base de la distribución de las especies cubanas de *Asplenium* L. (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Anales Jard. Bot. Madrid* 60(2): 395-403.

A partir de la distribución mundial de las especies cubanas de *Asplenium* se confeccionó una matriz de presencia-ausencia de dichas especies en 17 áreas geográficas seleccionadas, sobre la cual se evaluó el índice de similitud de Sorensen y se realizó un Análisis de Parsimonia de Endemismos. Se presentan y discuten las relaciones de afinidad florística entre Cuba y el resto de las regiones tropicales, obteniendo agrupamientos similares a partir de los dos métodos antes mencionados. Se confirma la estrecha relación existente entre las Antillas Mayores, en cuanto a la composición florística de sus floras pteridológicas. Se corrobora el carácter continental de la pteridoflora de las Antillas Mayores.

Palabras claves: *Asplenium*, Aspleniaceae, Cuba, fitogeografía.

Abstract

REGALADO GABANCHO, L. & C. SÁNCHEZ VILLAVERDE (2003). On the floristic relationships between Cuba and other Tropical regions based on the distribution of Cuban *Asplenium* L. species (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Anales Jard. Bot. Madrid* 60(2): 395-403 (in Spanish).

Based on the world distribution of the species of *Asplenium* occurring in Cuba, a presence-absence matrix for 17 selected geographical areas was constructed. This matrix was separately evaluated with the Similarity Index of Sorensen and Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). The floristic relationships between Cuba and the rest of tropical regions are presented and discussed. Similar results were obtained using both methods. The closest relationships among the Greater Antilles islands were confirmed from the composition of their pteridological floras. The continental affinity of Greater Antilles flora was corroborated.

Key words: *Asplenium*, Aspleniaceae, Cuba, phytogeography.

INTRODUCCIÓN

América tropical, con 3000 especies de pteridófitos, constituye una de las regiones más ricas del mundo, y son reconocidas cinco áreas importantes en cuanto a número de especies. De acuerdo con TRYON (1972) y TRYON & TRYON (1982), dichas áreas son: las Antillas Mayores, con alrededor de 1200 especies (PROCTOR, inéd.), el S de México, con 900; Costa Rica, con alrededor de 700; la región andina, con 1500, y el SE de Brasil, con 600. En cada una de ellas el porcentaje de endemismos es de alrededor del 40%.

De estas regiones, el Caribe y en especial las Antillas han despertado el interés de los biogeógrafos durante tres décadas al comparar los patrones de distribución de distintos grupos de animales y plantas con la historia geológica de esta área (ROSEN, 1975; PAGE & LYDEARD, 1994).

Asplenium L. es un género cosmopolita, con más de 700 especies descritas (LOVIS, 1973; PROCTOR, 1985), y se encuentra representado en todos los continentes, la mayoría de las islas del Atlántico y en las islas del Pacífico hasta Hawai. En Cuba, el género *Asplenium* ocupa el segundo lugar dentro de los Pteridófitos en cuanto a número de especies con 37 (SÁNCHEZ & REGALADO, 2003), las cuales generalmente se distribuyen en zonas húmedas de montaña a lo largo de todo el país.

Este trabajo tiene como objetivo presentar y discutir las relaciones de afinidad florística entre Cuba y el resto de las regiones tropicales, comparando los resultados obtenidos al aplicar dos métodos de análisis, a partir de la distribución mundial de las especies cubanas de *Asplenium*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el estudio de las relaciones florísticas entre Cuba y otros territorios a escala mundial se tomaron en cuenta únicamente las especies cubanas de *Asplenium* (tabla 1) y se utilizó la información recogida en las floras de las Antillas Menores, Jamaica y Puerto Rico (PROC-

TABLA 1

TIPOS COROLÓGICOS DE LAS ESPECIES CUBANAS DEL GÉNERO *ASPENIUM* L.

[La numeración coincide con la que aparece en la matriz básica (tabla 2) de datos y en el cladograma (fig. 3)]

Especies	Tipo corológico
1. <i>A. abscissum</i> Willd.	Neotropical
2. <i>A. alatum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Neotropical
3. <i>A. auriculatum</i> Sw.	Neotropical
4. <i>A. auritum</i> Sw.	Pantropical
5. <i>A. corderoanum</i> Proctor	Macroantillano
6. <i>A. cristatum</i> Lam.	Neotropical
7. <i>A. cuneatum</i> Lam.	Neotropical
8. <i>A. delicatulum</i> C. Presl	Neotropical
9. <i>A. delitescens</i> (Maxon) L.D. Gómez	Neotropical
10. <i>A. dentatum</i> L.	Pancaribeo
11. <i>A. dimidiatum</i> Sw.	Surcaribeo
12. <i>A. diplosceuum</i> Hieron.	Macroantillano
13. <i>A. dissectum</i> Sw.	Neotropical
14. <i>A. erosum</i> L.	Macroantillano
15. <i>A. feei</i> Kunze ex Fée	Neotropical
16. <i>A. formosum</i> Willd.	Pantropical
17. <i>A. heterochroum</i> Kunze	Norcaribeo
18. <i>A. jenmanii</i> Proctor	Macroantillano
19. <i>A. juglandifolium</i> Lam.	Neotropical
20. <i>A. laetum</i> Sw.	Pantropical
21. <i>A. auritum</i> × <i>monodon</i>	Endemismo
22. <i>A. monodon</i> Liebm.	Norcaribeo
23. <i>A. mortonii</i> Dück	Endemismo
24. <i>A. myriophyllum</i> (Sw.) C. Presl	Neotropical
25. <i>A. praemorsum</i> Sw.	Pantropical
26. <i>A. pteropus</i> Kaulf.	Neotropical
27. <i>A. pumilum</i> Sw.	Pantropical
28. <i>A. radicans</i> L.	Neotropical
29. <i>A. rectangulare</i> Maxon	Macroantillano
30. <i>A. rhomboidale</i> Desvoux	Macroantillano
31. <i>A. salicifolium</i> L.	Neotropical
32. <i>A. serra</i> Langsd. & Fischer	Pantropical
33. <i>A. serratum</i> L.	Neotropical
34. <i>A. verecundum</i> Champ. ex Fourn.	Norcaribeo
35. <i>A. radicans</i> × <i>cuneatum</i>	Endemismo
36. <i>A. auriculatum</i> × <i>salicifolium</i>	Endemismo
37. <i>A. serra</i> × <i>erosum</i>	Endemismo

Los híbridos se han identificado sobre la base de caracteres macro- y micromorfológicos intermedios y la presencia de esporas marcadamente abortivas.

TOR, 1977, 1985, 1989, respectivamente), flora Mesoamericana (ADAMS, 1995), en las floras de Guatemala, Ecuador y Perú (STOLZE, 1981, 1986, y TRYON & STOLZE, 1993), así como en las floras de Venezuela (MORTON & LELLINGER, 1966), Chiapas (SMITH, 1981) y de Norteamérica (WAGNER & *al.*, 1993), y el trabajo sobre las relaciones florísticas de los pteridófitos entre el Neotrópico y África-Madagascar (MORAN & SMITH, 2001). Los tipos corológicos fueron definidos a partir de la clasificación de BORHIDI (1996) para Cuba y fueron utilizados 7 de los 12 tipos, los cuales se relacionan a continuación:

- Endemismos: Elementos presentes solo en Cuba.
- Macroantillanos: Elementos que se encuentran distribuidos en las Antillas Mayores: Cuba, Jamaica, La Española y Puerto Rico.
- Pancaribeos: Elementos que se encuentran distribuidos en el área del Caribe, desde Colombia y Venezuela, hasta México, Florida y las Antillas.
- Norcaribeos: Elementos que se encuentran distribuidos en América Central, México, Bahamas o Florida y en las Antillas, pero ausentes de Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela.
- Surcaribeos: Elementos que se encuentran distribuidos en las Antillas y el N de Sudamérica, pero ausentes de América Central, México y Florida.
- Neotropicales: Elementos que se encuentran distribuidos en las regiones de América Central, América del Sur y las Antillas.
- Pantropicales: Elementos que se encuentran en cualquiera de estas combinaciones: África-Neotrópico, Asia-Neotrópico o Pacífico-Neotrópico.

Para el análisis se tuvieron en cuenta 17 unidades geográficas operacionales: Florida, Bermudas, Bahamas, Cuba, Jamaica, La Española, Puerto Rico, Antillas Menores, Trinidad-Tobago, México, Centroamérica, N de América del Sur (Colombia, Venezuela, Las Guayanas, cuenca amazónica de Brasil, Perú y Ecuador), centro de América del Sur (franja

tropical más austral: el resto del territorio de Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay y el NW de Argentina, según DE LA SOTA, 1973), África Tropical, Madagascar, India y Ceilán.

Con los datos de distribución de los táxones en dichas regiones se confeccionó una matriz de presencia-ausencia de las especies cubanas por área, donde 1 indica presencia, y 0, ausencia del taxon (tabla 2), a la cual se le aplicó el método Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) (ROSEN, 1988). Este método se basa en los principios de la Sistemática Filogenética y permite inferir las relaciones biogeográficas entre diferentes áreas a partir del reconocimiento de patrones de distribución de sus endemismos. No tiene en cuenta la filogenia particular de tales especies, sino que asume como atributos de las áreas la presencia de las especies en éstas. Además, se añadió un área hipotética RA para enraizar el árbol.

El análisis se llevó a cabo utilizando el programa WINCLADA versión 0.9.99i BETA (NIXON, 1999), aplicando métodos heurísticos de búsqueda implícitos en el programa, a partir de un algoritmo de simplicidad (FARRIS, 1970) que se basa en una búsqueda aleatoria de topologías y determinación de árboles con el menor número de cambios. La fiabilidad de los resultados se determinó mediante los índices de consistencia (CI) (KLUGE & FARRIS, 1969) y de retención (RI) (FARRIS, 1989), implícitos también en los cálculos del programa.

Para sintetizar las topologías obtenidas a partir del PAE, se construyeron árboles de consenso estricto, en los que se mantienen los clados más consistentes en cuanto a sus relaciones florísticas. Este tipo de análisis se utiliza en aquellos casos en los que se obtiene un gran número de árboles con igual cantidad de pasos, lo cual es frecuente en los grupos con una amplia distribución.

Los resultados obtenidos a partir del WINCLADA fueron comparados con los originados al calcular el índice de similitud de SORENSON (1948), a la matriz inicial de datos. Con dicho índice se construye una matriz de similitud, cuya expresión gráfica es un dendrograma. Para ello se utilizó el paquete de programas estadísticos para el análisis de clusters de COYULA (1991).

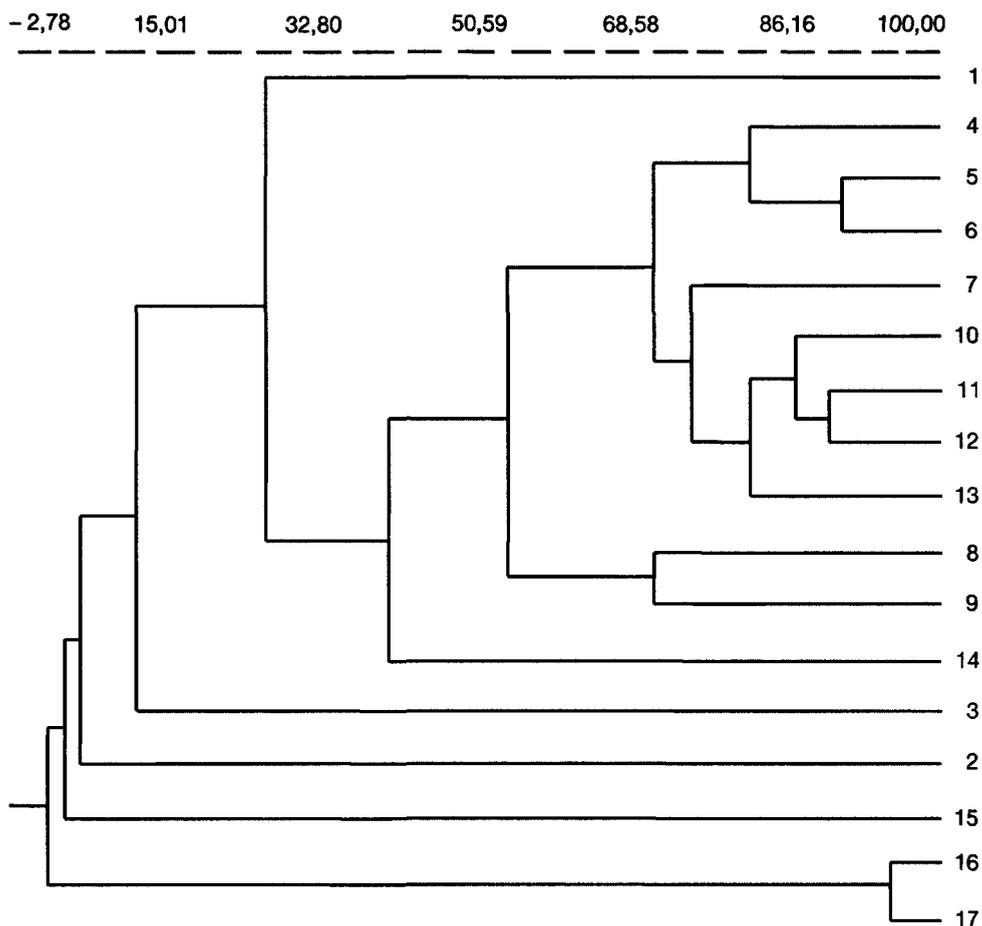


Fig. 2.—Dendrograma obtenido al aplicar el índice de Sorensen a la matriz de presencia/ausencia de las especies. 1, Florida; 2, Bermudas; 3, Bahamas; 4, Cuba; 5, Jamaica; 6, La Española; 7, Puerto Rico; 8, Antillas Menores; 9, Trinidad-Tobago; 10, México; 11, Centroamérica; 12, N de América del Sur; 13, C de América del Sur; 14, África Tropical; 15, Madagascar; 16, India; 17, Ceilán.

RI = 81. La topología de consenso estricto, que resume las ocho topologías anteriores, puede verse en la figura 3.

Al observar la figura 2 se distingue la formación de tres grupos coherentes: el primero, formado por Cuba, Jamaica y La Española; el segundo, constituido por los territorios continentales, México y Puerto Rico, y el tercero, integrado por Antillas Menores y Trinidad-Tobago. Los tres grupos se relacionan con África Tropical, con la Florida y, más débilmente, con Bahamas, Bermudas, Madagascar, India y Ceilán.

Estos grupos pueden reconocerse al mismo tiempo en la figura 3, aunque las relaciones que se establecen entre las OGU no son las mismas. El primer grupo obtenido a partir del índice de Sorensen, que relaciona Cuba, Jamaica y La Española, aparece tal cual en el cladograma del PAE. Viene apoyado por la distribución de cuatro especies: *A. diplosceuum*, *A. erosum*, *A. jenmanii*, *A. monodon* y *A. rhomboidale*. El segundo y tercer grupos, obtenidos a partir del índice de Sorensen, formados por los territorios continentales y Puerto Rico, y por Antillas Menores y Trinidad-Tobago, respectivamente,

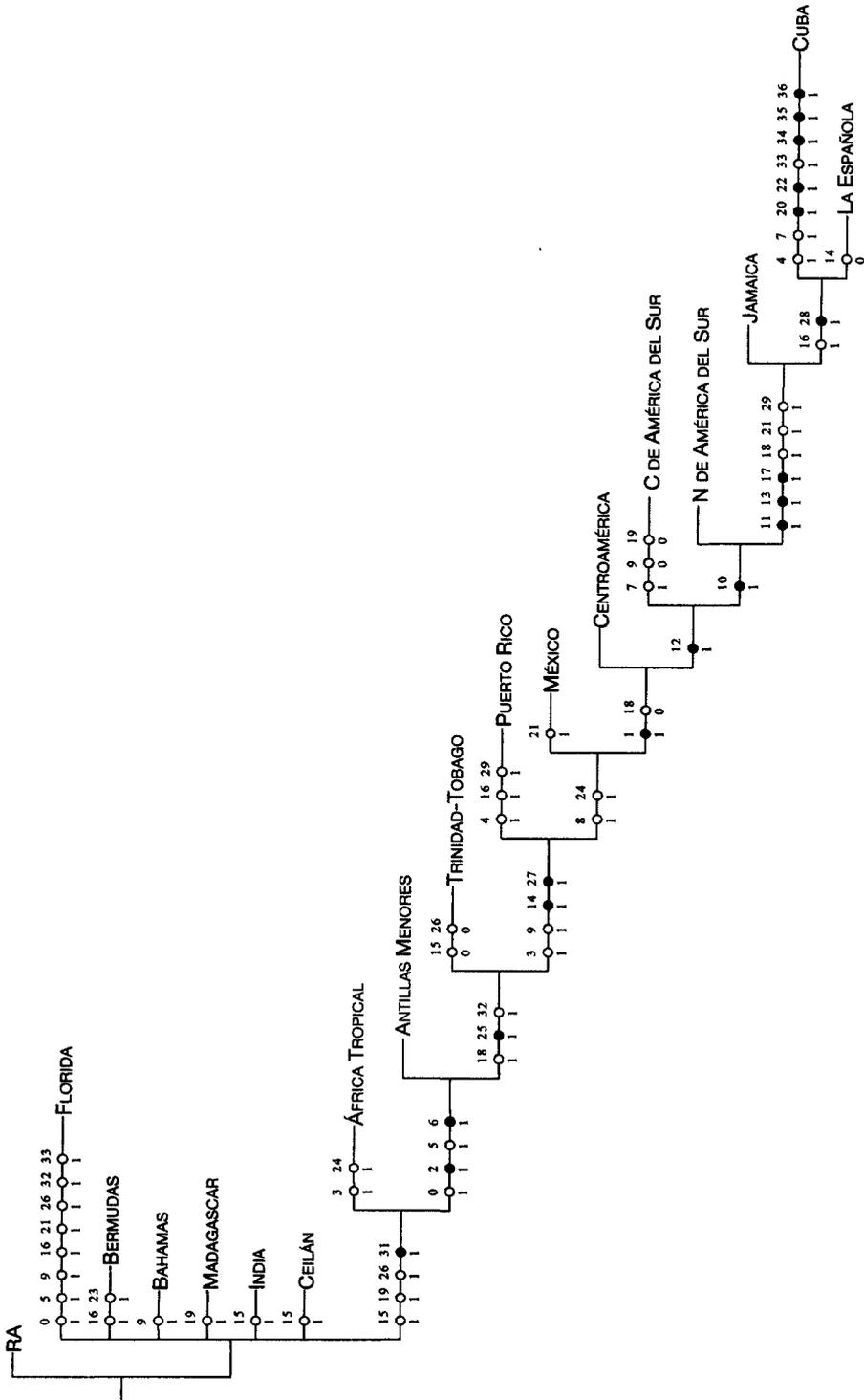


Fig. 3.—Relaciones de afinidad florística obtenidas a partir del Análisis de Parsimonia de Endemismos, consenso estricto, entre Cuba y otros territorios. Los números se corresponden con las especies listadas en la tabla 1.

se relacionan de manera escalonada con el grupo 1 (fig. 3), y es difícil la delimitación de las afinidades florísticas existentes entre ellos.

África Tropical se relaciona con los grupos anteriores por la presencia en su territorio de *A. formosum*, *A. laetum*, *A. pumilum* y *A. serra*. Bahamas, Bermudas, Madagascar, India-Ceilán y Florida se separan como grupos independientes.

El número de especies comunes entre Cuba y los territorios analizados, en orden decreciente, se relacionan a continuación: La Española, con 27; Jamaica, con 26; Puerto Rico, con 20; N de América del Sur, con 21; Centroamérica y centro de América del Sur, con 19, respectivamente; México, con 18; Antillas Menores y Trinidad-Tobago, con 9, respectivamente; Florida, con 8; África Tropical, con 6; Bermudas, con 2, y Bahamas, Madagascar, India y Ceilán, con una especie cada uno.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos corroboran las afirmaciones de TRYON (1979) y SÁNCHEZ (1996) de que la flora pteridológica de las Antillas Mayores presenta un carácter continental, ya que el 54% de las especies cubanas de *Asplenium* son neotropicales o pantropicales. Esto se debe a la cercanía de las islas entre sí y con las áreas continentales, por lo cual las distancias no representan barreras de aislamiento en relación con las floras pteridológicas continentales.

Sin embargo, la existencia de seis especies macroantillanas y cinco endemismos cubanos (30% del total) permite inferir que el grupo ha sido y sigue siendo objeto de un proceso de especiación, sobre todo si se tiene en cuenta la gran cantidad de individuos con esporas abortivas que aparecen en los estudios palinológicos realizados en ejemplares cubanos de *Asplenium*. De hecho, de las seis especies macroantillanas, *A. jenmanii*, que se distribuye en Cuba, Jamaica y La Española, ha resultado ser un híbrido estéril con esporas abortivas en el total de los ejemplares recolectados en Cuba Central y Oriental (SÁNCHEZ & REGALADO, 2003). Por ello, es muy probable que

los cuatro híbridos estériles conocidos solo de Cuba (*A. auritum* × *monodon*, *A. auriculatum* × *salicifolium*, *A. serra* × *erosum* y *A. radicans* × *cuneatum*) se encuentren también en Jamaica, La Española o en los territorios continentales donde coincidan sus posibles especies progenitoras.

Las mayores afinidades se establecen entre Cuba, Jamaica y La Española, pues las tres islas presentan regiones con grandes elevaciones (tabla 3), con una gran cantidad de sustratos y hábitat, dispuestos a manera de un mosaico ecológico, que ofrecen mayores posibilidades a este grupo de plantas. Puerto Rico, con menor afinidad florística, se separa del resto de las Antillas Mayores al poseer menores elevaciones y por ser mucho menos compleja geológicamente. A esto se debe que el grupo en estudio se encuentre menos representado en esta isla.

El número de especies de *Asplenium* en cada área está relacionado con la elevación de las islas y no con su extensión territorial, aumentando en la medida en que lo hace la altura sobre el nivel del mar (tabla 3). Esta conclusión se corresponde con la preferencia de este grupo de plantas por los bosques húmedos de montaña como zonas más favorables para su implantación.

Los territorios continentales presentan gran afinidad entre sí (fig. 2), lo cual se debe, de acuerdo con GÓMEZ (1982), a la migración de plantas que ocurrió una vez formado el istmo de Panamá, producto de la interacción de las placas Cocos y Caribeña, al S de Nicaragua y al N de Colombia. Los adversos cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno influyeron notablemente en las migraciones hacia zonas con mejores condiciones climáticas. En la región del istmo y en América Central en general, prevaleció un régimen de temperaturas más cálidas y grandes precipitaciones bien distribuidas.

Estos resultados corroboran la predicción de TREJO-TORRES & ACKERMAN (2001) hecha a partir de un análisis biogeográfico de las Antillas, basado en la distribución de especies de orquídeas. Estos autores postulan que cualquier grupo de plantas con diásporas tan pequeñas que puedan ser transportadas por el

TABLA 3

EXTENSIÓN TERRITORIAL Y ELEVACIÓN DE LAS ANTILLAS MAYORES EN RELACIÓN CON EL NÚMERO DE ESPECIES DE *ASPLENIUM* PRESENTES EN SUS TERRITORIOS

Territorio	Extensión territorial (km ²)	Elevación sobre el nivel del mar (m)	Número total de especies	Número de especies comunes con Cuba
CUBA	113950	1972	37 (SÁNCHEZ & REGALADO, 2003)	—
JAMAICA	10880	2250	39 (PROCTOR, 1985)	26
LA ESPAÑOLA	74000	3100	48 (PROCTOR, inéd.)	27
PUERTO RICO	8800	1350	24 (PROCTOR, 1989)	20

viento tendrán un patrón biogeográfico donde las afinidades florísticas estén determinadas por las características ecológicas de las islas más que por las barreras de dispersión existentes entre éstas.

Para explicar las afinidades florísticas del Neotrópico con regiones paleotropicales como África, Madagascar, India y Ceilán, se proponen dos hipótesis, deriva continental y dispersión a larga distancia (MORAN & SMITH, 2001). La primera solo tendría poder explicativo en aquellos grupos que se originaron antes de la separación de Gondwana, que ocurrió en el Cretáceo, hace 125-130 millones de años, con la última conexión terrestre directa hace 90 millones de años (RAVEN & AXELROD, 1974). De acuerdo con registros fósiles, los grupos de helechos leptosporangios con un anillo vertical interrumpido por el pedicelo, como es el caso de *Asplenium*, se originaron todos en el Paleoceno, hace 65 millones de años, o en épocas más recientes (COLLINSON, 1996). Es por ello que su distribución paleotropical podría explicarse por dispersión a larga distancia, favorecida por el bajo peso y la larga vida de las esporas, las cuales son trasladadas a grandes distancias por el viento, de acuerdo con SMITH (1972), TRYON (1970) y WAGNER (1972). La dirección de la migración entre África y América del Sur aún está en discusión, aunque en la zona tropical prevalecen los vientos del NE en el hemisferio Norte y del SE en el hemisferio Sur, lo cual sugiere que la

migración ocurrió de África a América del Sur. No obstante, teniendo en cuenta los drásticos cambios climáticos que afectaron el continente africano durante el Pleistoceno, y que condujeron a numerosas extinciones, es difícil aseverar dicha dirección de migración (MORAN & SMITH, 2001).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración de la MSc. Jacqueline Pérez Camacho en la utilización de los métodos de estudio biogeográficos; a la Arq. Yanet Pérez Mark, por la confección de los esquemas; a los dos revisores anónimos, por sus comentarios y sugerencias, y al Instituto Sueco (Svenska Institutet), por financiar parte de esta investigación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, C.D. (1995). *Asplenium*. In: G. Davidse, M. Sousa, S. Knapp. (eds.), *Flora Mesoamericana, Psilotaceae a Salviniaceae* 1: 234-290. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- BORHIDI, A. (1996). *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó. Budapest.
- COLLINSON, M.E. (1996). "What use are fossil ferns?" – 20 years on: with the review of the fossil history of extant pteridophyte families and genera. In: J.M. Camus, M. Gibby & R.J. Johns (eds.), *Pteridology in perspective*: 349-394. Royal Botanic Gardens, Kew.
- COYULA, R. (1991). *Cluster Analysis Program*. Facultad de Biología. Universidad de La Habana.
- DE LA SOTA, E. (1973). La distribución geográfica de las pteridófitas en el cono Sur de América Meridional. *Bol. Soc. Argentina Bot.* 15(1): 23-34.

- FARRIS, J.S. (1970). Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- FARRIS, J.S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5(4): 417-419.
- GÓMEZ, L.D. (1982). The origin of the pteridophyte flora of Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 548-556.
- KLUGE, A.G. & J.S. FARRIS (1969). Quantitative phylogenetics and the evolution of Anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- LOVIS, J.D. (1973). A biosystematic approach to phylogenetic problems and its applications to the Aspleniaceae. In: A.C. Jermy, J.A. Crabbe & B.A. Thomas (eds.), *The Phylogeny and Classification of Ferns*. *Bot. J. Linn. Soc.* 67, Supplement 1: 211-229.
- MORAN, R.C. & A.R. SMITH (2001). Phytogeographic relationships between Neotropical and African-Madagascan pteridophytes. *Brittonia* 53(2): 304-351.
- MORTON, C.V. & D.B. LELLINGER (1966). The Polypodiaceae subfamily Asplenoideae in Venezuela. *Mem. New York Bot. Gard.* 15: 1-49.
- NIXON, K.C. (1999). WINCLADA ver. 0.9.99 + (BETA). Preliminary Documentation.
- PAGE, R.D.M. & CH. LYDEARD (1994). Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10: 21-41.
- PROCTOR, G.R. (1977). Pteridophytes. In: R.A. Howard (ed.), *Flora of the Lesser Antilles*, vol. 2. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- PROCTOR, G.R. (1985). *Ferns of Jamaica*. British Museum of Natural History, London.
- PROCTOR, G.R. (1989). Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Mem. New York Bot. Gard.* 53: 1-389.
- RAVEN, P.H. & D. AXELROD (1974). Angiosperm biogeography and past continent movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- ROSEN, D.E. (1975). A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24: 431-464.
- ROSEN, B.R. (1988). From fossils to earth history: Applied historical biogeography. In: A. Myers & P. Gilmer (eds.), *Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distribution*: 437-481. Chapman & Hall, London.
- SÁNCHEZ, C. (1996). *La familia Hymenophyllaceae en Cuba*. Tesis en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Biológicas. Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana.
- SÁNCHEZ, C. & L. REGALADO (2003). Aspleniaceae. *Flora de la República de Cuba* 8: 1-65. Koeltz Scientific Books, Liechtenstein.
- SMITH, A.R. (1972). Comparison of fern and flowering plant distribution with some evolutionary interpretations for ferns. *Biotropica* 4: 4-9.
- SMITH, A.R. (1981). Pteridophytes. In: D.E. Breedlove (ed.), *Flora of Chiapas* 2: 35-55. California Academy of Sciences, San Francisco.
- SORENSEN, T. (1948). A method for establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr.* 5(4): 1-34.
- STOLZE, R.G. (1981). Ferns and fern allies of Guatemala. II. Polypodiaceae. *Fieldiana Bot. N.S.* 6: 59-95.
- STOLZE, R.G. (1986). Polypodiaceae – Asplenoideae. In: G. Harling & G. Sparre (eds.), *Flora de Ecuador* 23: 1-83. University of Göteborg.
- TREJO-TORRES, J.C. & J.D. ACKERMAN (2001). Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *J. Biogeography* 28: 775-794.
- TRYON, R.M. (1970). Development and evolution of ferns floras of oceanic islands. *Biotropica* 2: 76-84.
- TRYON, R.M. (1972). Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns. *Biotropica* 4: 121-131.
- TRYON, R.M. (1979). Biogeography of the Antillean Fern Flora. In: D. Bramwell (ed.), *Plant and Islands*: 55-68. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- TRYON, R.M. & G.R. STOLZE (1993). Pteridophyta of Peru. 18. Aspleniaceae-21. Polypodiaceae. Part V. *Fieldiana Bot.* 32: 1-49.
- TRYON, R.M. & A.F. TRYON, (1982). *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. Springer Verlag, New York.
- WAGNER W.H., Jr. (1972). Disjunctions in homosporous vascular plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 203-217.
- WAGNER W.H., Jr., F.S. WAGNER & C. TAYLOR (1993). Aspleniaceae. In: W.H. Wagner, Jr., F.S. Wagner & C. Taylor (eds.), *Flora of North America* 6: 228-245. Oxford University Press, New York.