

**SYSTEMATICS AND BIOGEOGRAPHY****BIOGEOGRAFÍA, SISTEMAS SEXUALES Y DIVERSIDAD GENÉTICA EN LOS CACTUS FOLIOSOS DEL CARIBE (*LEUENBERGERIA: CACTACEAE*): IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN****Yuley ENCARNACIÓN-PIÑEYRO<sup>1,2</sup>, Angela E. GUERRERO<sup>3</sup>, Monique ROMEIRO-BRITO<sup>4</sup>, Thomas H. MURPHY<sup>5</sup>, Fabian ROMERO<sup>2,4</sup>, Lucas C. MAJURE<sup>2,4</sup> y Gordon BURLEIGH<sup>2</sup>**<sup>1</sup> Marie Selby Botanical Gardens Herbarium (SEL), Sarasota, FL32236-7726, United States.<sup>2</sup> Department of Biology, University of Florida, Gainesville, FL 326113, United States.<sup>3</sup> Universidad Autónoma de Santo Domingo (UASD), Escuela de Biología e Instituto Geográfico Universitario, República Dominicana.<sup>4</sup> University of Florida Herbarium (FLAS), Florida Museum of Natural History, University of Florida, United States.<sup>5</sup> International Center for Tropical Botany at The Kampong, Miami, United States.**Correspondence**

Yuley Encarnación-Piñeyro

Email: [yuleyencarnacion.yep@gmail.com](mailto:yuleyencarnacion.yep@gmail.com)**Citation**Encarnación-Piñeyro, Y., Guerrero, A.E., Romeiro-Brito, M., Murphy, T.H., Romero, F., Majure, L.C. & Burleigh, G. 2026. Biogeografía, sistemas sexuales y diversidad genética en los cactus foliosos del Caribe (*Leuenergeria: Cactaceae*): implicaciones para la conservación. *Caribea* 2(1): 1-13. <https://doi.org/10.70925/caribea2.1-13>**Author Contributions**

YEP, AEG, LCM, GB: Conceptualization, methodology and investigation. YEP, AEG, MRB, THM, FR, LCM, GB: Data curation, validation and writing - review and editing. YEP, LCM, GB: Project administration and funding acquisition. YEP: Writing - original draft and visualization. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

**Conflicts of Interest**

The authors declare no conflict of interest.

**Resumen**

Este estudio examina la biogeografía, los sistemas sexuales y la diversidad genética de *Leuenergeria*, un linaje de cactus foliosos que incluye la flor nacional de la República Dominicana, *L. quisqueyana*. A partir de una filogenia nuclear calibrada en el tiempo, basada en 355 loci de copia única o baja, se estimaron los tiempos de divergencia y se reconstruyó la historia evolutiva del grupo. Los resultados indican un origen en el norte de Sudamérica durante el Oligoceno tardío–Mioceno temprano, con una diversificación interna que ocurrió principalmente durante el Mioceno. La colonización de las Antillas Mayores se produjo mediante un evento de dispersión hacia el este desde La Española en el Mioceno medio–tardío, seguido de una dispersión secundaria hacia Cuba. Las estimaciones de heterocigosidad individual fueron bajas y no mostraron una relación estadísticamente significativa con la insularidad, el sistema sexual ni la edad del linaje, lo que sugiere que la variación genética refleja principalmente procesos demográficos recientes. La combinación de endemismo, fragmentación poblacional y baja diversidad genética evidencia la vulnerabilidad de varias especies insulares, proporcionando un marco evolutivo y genético relevante para su conservación.

**Palabras clave:** Conservación, endemismo, evolución, genética poblacional, heterocigosidad**Abstract**

This study examines the biogeography, sexual systems, and genetic diversity of *Leuenergeria*, a lineage of leafy cacti, which includes the national flower of the Dominican Republic, *L. quisqueyana*. Based on a time-calibrated nuclear phylogeny using 355 single-copy or low-copy loci, divergence times were estimated, and the evolutionary history of the group was reconstructed. The results indicate an origin in northern South America during the late Oligocene–early Miocene, with internal diversification primarily occurring during the Miocene. Colonization of the Greater Antilles occurred through an eastward dispersal event from Hispaniola in the mid–late Miocene, followed by secondary dispersal to Cuba. Individual heterozygosity estimates were low and showed no statistically significant relationship with insularity, sexual system, or lineage age, suggesting that genetic variation primarily reflects recent demographic processes. The combination of endemism, population fragmentation, and low genetic diversity highlights the vulnerability of several island species and provides an evolutionary and genetic framework relevant to their conservation.

**Keywords:** Conservation, endemism, evolution, population genetics, heterozygosity

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution (CC BY) License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2026 The Author(s). *Caribea* - Caribbean Journal of Plant Conservation is published by Planta! - Plantlife Conservation Society for the Caribbean plant conservation community.

**Abstrè**

Etid sa a egzamine biogeografi, sistèm seksyèl, ak divèsite jenetik *Leuenergeria*, yon liyaj kaktis fèy, ki gen ladan flè nasyonal Repiblik Dominikèn nan, *L. quisqueyana*. Sèvi ak yon filogeni nùkleè kalibre nan tan, ki baze sou 355 loki kopi inik oswa ba, tan divè-jans yo te estime, epi istwa evolisyonè gwoup la te re-konstrui. Rezilta yo endike yon orijin nan nò Amerik di Sid pandan Oligosèn final–Miòsèn bonè, ak diversifikasyon entèn ki te fèt prensipalman pandan Miòsèn. Kolonizasyon Gran Antiy yo te fèt atravè yon evènman dispèsyon nan direksyon lès sòti nan La Española nan Miòsèn mwayen–tardif, ki te swiv pa yon dispèsyon segondè nan Kub. Estimasyon heterozigosite endividyèl yo te ba epi yo pa t'montre okenn relasyon estatistikman siyifikatif ak insularity, sistèm seksyèl oswa laj liyaj, sa ki sijere ke varyasyon jenetik la reflète prensipalman pwosesis demografik resan. Konbinezon endemism, fragmantasyon popilasyon ak ba divèsite jenetik montre vilnerabilite plizyè espès enèsel, e li bay yon kad evolisyonè ak jenetik ki enpòtan pou konsèvasyon yo.

**Mots-clés:** Konsèvasyon, endemis, evolisyon, jenetik popilasyon, heterozigosite

**INTRODUCCIÓN**

*Leuenergeria* Lodé es un género compuesto por ocho especies, segregado del antiguo *Pereskia* Mill. y comúnmente conocido como *Pereskia* del Norte (Edwards & al. 2005, Lodé 2012, Korotkova 2021). Recientes análisis filogenéticos indican que este género representa el grupo hermano del resto de las *Cactaceae*, aunque persiste una notable discordancia entre los árboles filogenéticos cerca del origen de la familia (Walker & al. 2018). La distribución de *Leuenergeria* abarca desde el sur de México y Centroamérica hasta el norte de Sudamérica, incluyendo también las Antillas Mayores (Leuenerger 1986). A excepción de *L. lychnidiflora* (DC.) Lodé (Fig. 1A), que presenta una distribución amplia desde México hasta Costa Rica, la mayoría de las especies tienen rangos geográficos muy restringidos. En particular, cuatro de las ocho especies descritas se encuentran en las Antillas Mayores, específicamente en Cuba y La Española, esta última con tres especies endémicas.

Desde un punto de vista ecológico, *Leuenergeria* se asocia principalmente al bioma del Bosque Tropical Seco Estacional (SDTF, por sus siglas en inglés; Pennington & al. 2000), caracterizado por bosques deciduos y semideciduos, vegetación xeromórfica, monte espinoso y matorrales secos. Evidencias fósiles y climáticas sugieren que este bioma es relativamente antiguo, con origen probable en el Eoceno (ca. 47.8-38 Ma) en América del Norte. Además, el SDTF parece estar fuertemente limitado por la dispersión de especies (Graham 1999), lo que ha favorecido la diferenciación de linajes monofiléticos y relativamente antiguos en regiones particulares (Trejo & Dirzo 2002, Pennington & al. 2009). Las especies de *Leuenergeria* se encuentran desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1 000 m de elevación, con preferencia por hábitats rocosos. Algunas presentan adaptaciones notables a microhábitats específicos: *L. marcanoi* (Areces) Lodé (Fig. 1B) ha sido registrada

en formaciones de cuevas a unos 630 m de altitud, *L. bleo* (Kunth) Lodé (Fig. 1D) crece en suelos arenosos en bosques siempreverdes de tierras bajas en Panamá y Colombia, y la población más extensa de *L. zinniflora* (DC.) Lodé (Fig. 1C) se desarrolla en sabanas estacionalmente inundables y suelos calcáreos en Cuba (Barrios & al. 2023). Esta heterogeneidad ecológica sugiere especialización microambiental y puede haber influido en la diversificación del grupo en un sistema históricamente fragmentado como el SDTF.

Estudios anteriores basados en morfología propusieron que *Pereskia* s.l. (incluyendo *Leuenergeria*) se originó en el noroeste de Sudamérica (Leuenerger 1986). Sin embargo, análisis moleculares recientes indican que este grupo no es monofilético (Edwards & al. 2005). En particular, las especies caribeñas de *Leuenergeria* forman un clado bien soportado, lo que sugiere un único evento de colonización insular (Butterworth & Wallace 2005, Edwards & al. 2005, Encarnación-Piñeyro 2024). No obstante, los detalles sobre el momento y los mecanismos de esta colonización, así como los procesos de diversificación local, especialmente en La Española, siguen siendo poco conocidos y requieren mayor investigación.

*Leuenergeria* incluye tanto taxones monoicos como dioicos. Las especies continentales de Sudamérica, como *L. aureiflora* (F. Ritter) Lodé, *L. bleo* y *L. guamacho* (F. A. C. Weber) Lodé, son monoicas, mientras que la especie centroamericana *L. lychnidiflora* y las insulares presentan dioecia, con flores masculinas y femeninas en plantas separadas (Liogier 1980, Areces 1984, 1992, Leuenerger 1986, Bunkenburg & Haurie 2025). Estas cuatro especies caribeñas representan uno de los ~32-40 casos de dioecia en *Cactaceae* (Lindsay & Dawson 1952, Bravo-Hollis 1978, Liogier 1980, Areces 1984, 1992, Leuenerger 1986, Del Castillo & Gonzalez-Espinosa 1988, Hoffman 1992, Fleming & al. 1994, Rebman 1998, Rebman & Pinkava 2001, Díaz & Cocucci 2003, Baker 2006, Sánchez & al. 2013, Baker & Cloud-Hughes 2014, Janczur & al. 2014, Hernández-Cruz & al. 2018, Ramadoss & al. 2022). Existe una relación documentada entre la dioecia y las especies insulares (Weller & al. 1990, Venkatasamy & al. 2007, Li & al. 2010, Le Pénchon & al. 2010), y aunque el cruzamiento promovido por este sistema reproductivo podría favorecer altos niveles de heterocigosidad, el endemismo restringido y el tamaño poblacional reducido de las especies de las Antillas Mayores también podría limitar la variación genética. Así, tanto la historia biogeográfica como la evolución del sistema sexual influyen en los desafíos de conservación de estas especies.

Comprender estos patrones históricos y actuales de distribución de las especies y los ecosistemas que habitan es clave para evaluar su vulnerabilidad a la extinción. Este estudio examina la biogeografía, la evolución del sistema sexual y la variación genética en *Leuenergeria*, y los resultados se discuten en el contexto de las amenazas actuales y sus implicaciones para la conservación. En particular, este trabajo aborda cinco preguntas principales: (1) ¿cuál es la antigüedad estimada del clado *Leuenergeria*?, (2) ¿cuáles fueron las áreas de distribución ancestral de las especies actuales de *Leuenergeria*?, (3) ¿se relacionan los eventos de especiación en *Leuenergeria* con cambios geológicos o climáticos del pasado? (4) ¿está el nivel de heterocigosidad individual más influenciado por procesos históri-



**Figura 1.** Representantes del género *Leuenergeria* (*Cactaceae*), mostrando el hábito folioso característico del grupo y detalles de la morfología floral en *L. lychnidiflora* (A), *L. marcanoii* (B), *L. zinniiiflora* (C), *L. bleo* (D), *L. guamacho* (E) y *L. portulacifolia* (F). Fotos: O. Oyuela-Andino (A), Y. Encarnación-Piñeyro (B y F), D. Barrios (C), L. Arvelo (D), A. León (E).

cos o contemporáneos?, y (5) ¿cuáles son los principales retos biogeográficos y de conservación que enfrentan las especies antillanas de *Leuenergeria*?

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Fechado Molecular y Análisis de Diversificación

Para nuestros análisis biogeográficos utilizamos una filogenia de máxima verosimilitud (ML) bien respaldada, generada a partir de 355 loci nucleares de copia única o baja (Encarnación-Piñeyro 2024). Esta filogenia incluye poblaciones representativas que abarcan las distribuciones de todos los miembros de *Leuenergeria* y *Pereskia*. El árbol fue enraizado con el grupo externo *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertn. (*Talinaceae*) y miembros de *Anacamperotaceae* y *Portulacaceae*, lo que es consistente con estudios filogenéticos previos en *Caryophyllales* (Arakaki & al. 2011, Hernández-Hernández & al. 2014).

Los métodos bayesianos empleados en la estimación de tiempos de divergencia a partir de datos a escala genómica presentan una demanda computacional prohibitiva (O'Reilly & al. 2015). Por lo tanto, utilizamos un método más manejable para calibrar el árbol filogenético de ML. Específicamente, empleamos treePL (Smith & O'Meara 2012), que implementa un método de reloj relajado para calibrar filogenias en el tiempo, mediante Verosimilitud Penalizada (PL). Este enfoque, originalmente implementado en r8s (Sanderson 2002), asume que las tasas de evolución molecular varían a lo largo del árbol y suavizamos las tasas para modelar el grado de variación entre linajes. Para restringir las fechas en el árbol, utilizamos los puntos de calibración estimados en análisis de fechado para *Cactaceae* como en Hernández-Hernández & al. (2014), con un límite superior de 32.11 (22.71-42.43) millones de años (Ma) para el tallo y un límite inferior de 26.88 (16.67-37.10) Ma para la edad del clado. Usamos un parámetro de suavización de 0.1, determinado a partir de un análisis de validación cruzada.

### Análisis Biogeográfico - Áreas Ancestrales

Se estimaron los rangos ancestrales de *Leuenergeria* y *Pereskia* a partir de la filogenia ML calibrada mediante el paquete BioGeoBEARS en R (Matzke 2013). BioGeoBEARS se ejecuta comúnmente utilizando un árbol en el que cada especie está representada por una única terminal. Por lo tanto, antes de nuestro análisis, podamos el árbol para que incluyera sólo una terminal por taxón, representando todas las áreas donde ese taxón ocurre. Sin embargo, existe incertidumbre taxonómica respecto a *Leuenergeria marcanoii*, por lo que para este taxón incluimos dos muestras de diferentes poblaciones (una de Haití y otra de República Dominicana), además de un posible nuevo taxón infragenerico, etiquetado como *L. cf. marcanoii*.

En BioGeoBEARS, probamos tres modelos: Dispersión-Extinción-Cladogénesis (DEC), Análisis de Dispersión y Vicarianza (DIVALIKE) y BAYESAREALIKE (inferencia biogeográfica bayesiana). Incluimos el parámetro +J para especiación por eventos fundadores (Matzke 2014). El parámetro J se refiere a la posibilidad de dispersión de salto o especiación por evento fundador, lo que ocurre cuando una especie coloniza una nueva área mediante un evento raro de dispersión a larga distancia. Aunque muchas de las especies actuales de *Leuenergeria* tienen una distribución muy limitada, sugiriendo microendemismos, todos estos modelos representan potenciales hipótesis biogeográficas para nuestro sistema. El mejor modelo de inferencia biogeográfica fue seleccionado según el Criterio de Información de Akaike (AIC) y los valores ponderados de AIC.

Se definieron ocho unidades geográficas para el análisis, tomando como referencia las ocurrencias y una versión modificada de las designaciones de ecorregiones para América del Norte y del Sur de la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos (EPA). Nuestra versión modificada de las unidades es la siguiente: (A) Cuba, (B) La Española, (C) Costa del Pacífico desde México hasta Costa Rica, (D) Andes del Norte (incluida la costa caribeña de Colombia y Venezuela), (E) Este de Brasil (Caatinga + Cerrado), (F)

Andes centrales, (G) Gran Chaco y (H) Patagonia. Establecimos un máximo de tres áreas ancestrales que podrían reconstruirse en cada nodo.

### Neo- y Paleo-Endemismo

La mayoría de las especies de *Leuenergeria* son endemismos restringidos, y muchas habitan en islas donde la mayoría de las poblaciones son extremadamente pequeñas, asociadas a una única localidad conocida y/o están gravemente fragmentadas, enfrentando amenazas asociadas a actividades humanas y al cambio climático. Evaluamos la antigüedad de estos taxones endémicos y las implicaciones que esto podría tener para potenciales estrategias de conservación.

Primero utilizamos CANAPE (Análisis Categórico de Neo- y Paleo-Endemismo) con nuestra filogenia calibrada en el tiempo basada en máxima verosimilitud (Fig. 2) para identificar áreas de paleo- y neo-endemismo significativo en *Leuenergeria* (Mishler & al. 2014). Consideramos paleoendémicas las líneas evolutivas que han estado en el Caribe por más de 5.3 Ma y neoendémicas aquellas con una edad del clado menor a 4 Ma. Este criterio se basa en la actividad tectónica y la disminución del nivel del mar reportadas tanto para La Española como para Cuba durante el Mioceno, Plioceno y Pleistoceno (Coates & Obando 1996, Iturralde-Vinent & MacPhee 1999). Además, se ha observado que estos períodos son significativos para las radiaciones de otros linajes de Cactaceae, tales como *Consolea* Lem., *Melocactus* L. y *Leptocereus* Britton & Rose en las Antillas Mayores (Majure & al. 2020, 2021a, 2022). Estas fechas también son similares a las utilizadas por Da Silva y Bates (2002) para clasificar neo- y paleo-endemismo en el Cerrado.

Para los análisis de CANAPE, se identificaron y georreferenciaron registros de ubicación geográfica de todos los taxones del clado caribeño de *Leuenergeria* a partir de los herbarios JBSD y NY. Los datos de ocurrencia de *L. zinniiflora* se obtuvieron principalmente de Barrios (2010). Se eliminaron todos los registros calculados al grado más cercano. Los registros espurios se eliminaron manualmente basados en la distribución conocida en la literatura, trabajos de campo y el conocimiento de los autores respecto a las áreas y las especies.

### Estimación de Heterocigosidad

La mayoría de los métodos para ensamblar datos de captura dirigida, generalmente de lecturas cortas de Illumina, generan secuencias de consenso, no copias individuales de secuencias que representan alelos, ni tampoco posibles parálogos u homólogos. En contraste, los métodos que infieren haplotipos a partir de datos del genotipo, buscan ensamblar cada secuencia individual a partir de estas lecturas crudas. Estas secuencias individuales nos permiten estimar el nivel de heterocigosidad en los loci faseados, proporcionando una medida de la variación genética existente dentro de la muestra.

Se asignaron los alelos a sus cromosomas correspondientes con las secuencias de datos de captura dirigida anteriormente generadas, utilizando el flujo de trabajo PATÉ (Tiley & al. 2024), especificando un máximo de dos copias por muestra por locus. Usamos las configuraciones predeterminadas de PATÉ. En resumen, PATÉ mapea las lecturas de secuenciación a una referencia de consenso para los loci ensamblados para cada muestra con BWA versión 0.7.17 (Li & Durbin 2009). Usamos las secuencias de consenso de las regiones objetivo (es decir, las regiones cubiertas por el conjunto de sondas GoFlag) generadas en el flujo de trabajo GoFlag (Breinholt & al. 2020, Encarnación-Piñeyro 2024) como secuencias de referencia.

Las regiones objetivo son exones relativamente conservados flanqueados por regiones no codificantes más variables. La cantidad de secuencias de las regiones flanqueantes generadas por la captura dirigida puede variar significativamente entre muestras, y las muestras con más secuencias de estas regiones pueden parecer tener más variación que aquellas con menos. Es por esto que, para hacer las estimaciones de heterocigosidad más comparables entre muestras, solo identificamos y utilizamos los haplotipos de las regiones objetivo. Además, estas regiones son relativamente cortas (~200 pb en promedio), y limitar el faseado a estas regiones asegura prácticamente que los loci serán faseados como un solo bloque en lugar de múltiples loci no superpuestos o parcialmente superpuestos.

PATÉ marca y elimina duplicados de PCR con Picard versión 2.9.2 (<http://broadinstitute.github.io/picard>) y llama SNPs con GATK versión 4.1.4.0 (McKenna & al. 2010). Finalmente, los SNPs bi-alelicos retenidos fueron faseados con H-PoPG versión 0.2.0 (Xie & al. 2016). PATÉ genera un resumen con la heterocigosidad promedio en los loci.

Después de calcular la heterocigosidad para cada muestra, examinamos varias hipótesis. Primero, utilizamos el índice K de Blomberg (Blomberg & al. 2003) en el paquete Phytools de R (Revell 2012) para estimar el grado de señal filogenética en la heterocigosidad, utilizando valores sin transformar y valores transformados logarítmicamente ( $\log_{10}$ ). Evaluamos la relevancia al permutar aleatoriamente los datos 1000 veces. Esta prueba buscaba identificar si la heterocigosidad individual podría estar impulsada por un factor biológico. Luego, utilizamos una prueba U de Mann-Whitney para comparar las distribuciones de heterocigosidad entre las muestras, probando la hipótesis nula específica de que la distribución de la heterocigosidad en las muestras de *Leuenergeria* es igual entre las muestras dioicas y no dioicas. Finalmente, implementamos una regresión lineal para probar si existía una asociación entre la antigüedad de las líneas endémicas (del análisis CANAPE) y la heterocigosidad promedio de los individuos muestreados de dicha línea.

## RESULTADOS

### Cronograma Evolutivo y Divergencia Temporal

El análisis de reloj molecular relajado con probabilidad penalizada implementado en treePL permitió estimar los tiempos de divergencia dentro de *Cactaceae* (Fig. 2). La edad troncal (*stem age*) de *Leuenergeria*, correspondiente a su divergencia respecto del resto de la familia, se estimó en 30.5 Ma (IC 95%: 21.5–40.3 Ma). La edad corona (*crown age*) del clado *Leuenergeria*, que marca el

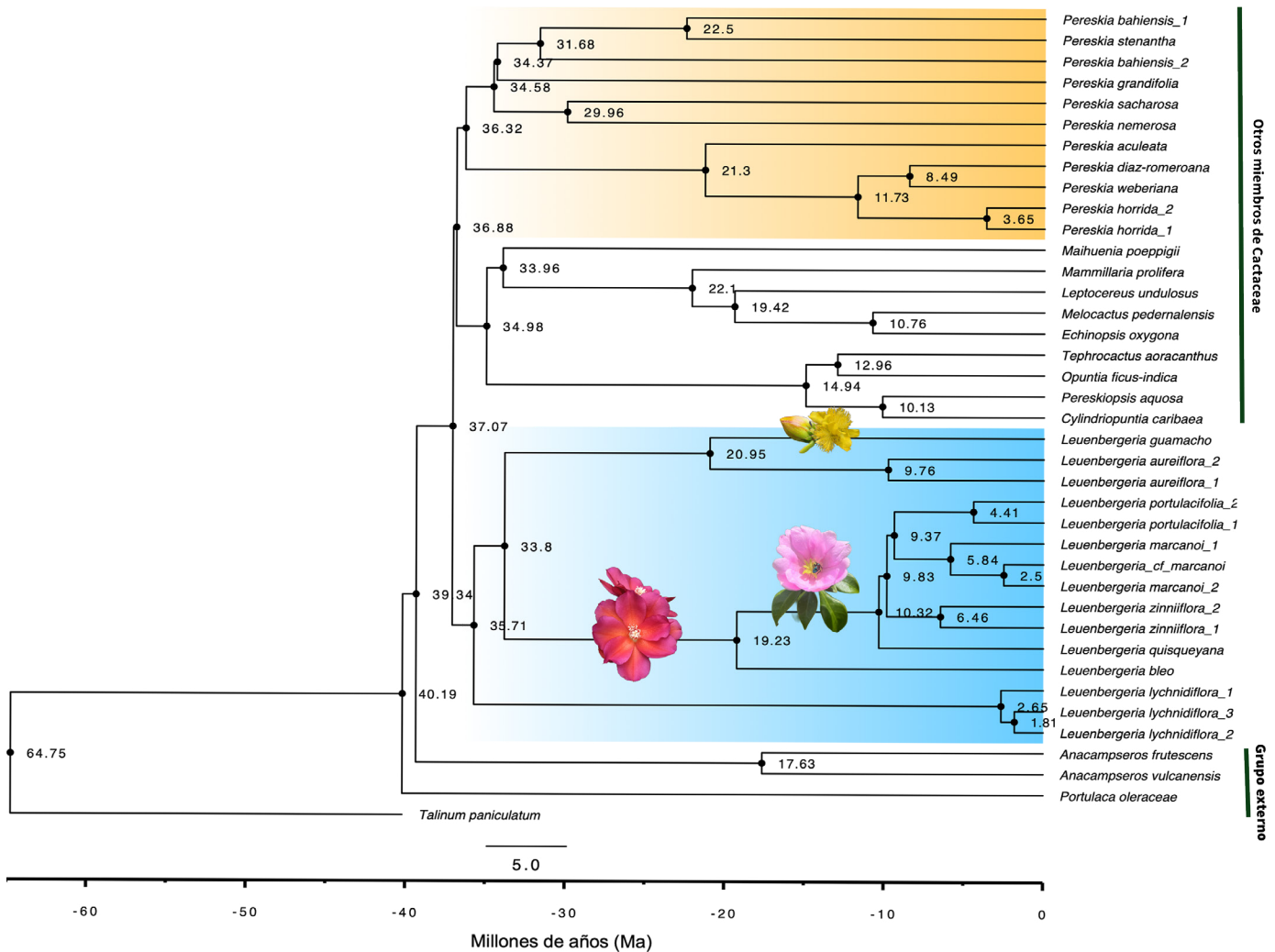
inicio de su diversificación interna, se estimó en 20.1 Ma (IC 95%: 12.1-27.8 Ma). A partir de este nodo, el clado se diversificó durante el Mioceno, generando los linajes actualmente reconocidos. Las divergencias internas más recientes dentro del clado ocurrieron principalmente entre ~10 y 2.5 Ma (Fig. 2).

### Biogeografía

La comparación de modelos biogeográficos indicó que DEC+J fue el modelo con mejor ajuste a los datos, de acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC; Tabla 1). La reconstrucción de áreas ancestrales sugiere que la distribución ancestral más probable de *Leuenergeria* se localizaba en los Andes del Norte (área D; Fig. 3). La colonización del Caribe se infiere como un evento independiente de dispersión desde el continente hacia las Antillas Mayores, con una llegada inicial a la porción oriental de La Española, seguida de una dispersión posterior hacia Cuba. Este evento se estimó en aproximadamente 10.5 Ma (IC 95%: 6.3-14.9 Ma), lo cual es congruente con los nodos correspondientes del cronograma (Fig. 2).

### Endemismos y Heterocigosidad en *Leuenergeria*

Los análisis basados en la filogenia calibrada en el tiempo y los criterios previamente establecidos, reveló que *Leuenergeria* incluye especies paleoendémicas y neoendémicas. Las especies paleoendémicas identificadas en el Caribe incluyen *L. quisqueyana* (Alain) Lodé y *L. zinniiflora*. Por otro lado, las muestras de *L. portulacifolia* (L.) Lodé y del complejo *L. marcanoi*, con edades de diversificación menores a 5.6 Ma, fueron clasificadas como neoendémicas (Fig. 2). Las estimaciones de heterocigosidad promedio fueron bajas en general, lo que probablemente refleja la naturaleza conservada de los exones utilizados en el análisis. Entre las muestras analizadas, *L. marcanoi\_1*, endémica de La Española, mostró el valor más alto de heterocigosidad promedio (0.008), significativamente mayor que otras especies de *Leuenergeria* muestreadas (Fig. 4). Por el contrario, el valor más bajo de heterocigosidad (0.003) se observó en una muestra de la especie continental, *L. lychnidiflora* (Fig. 4).

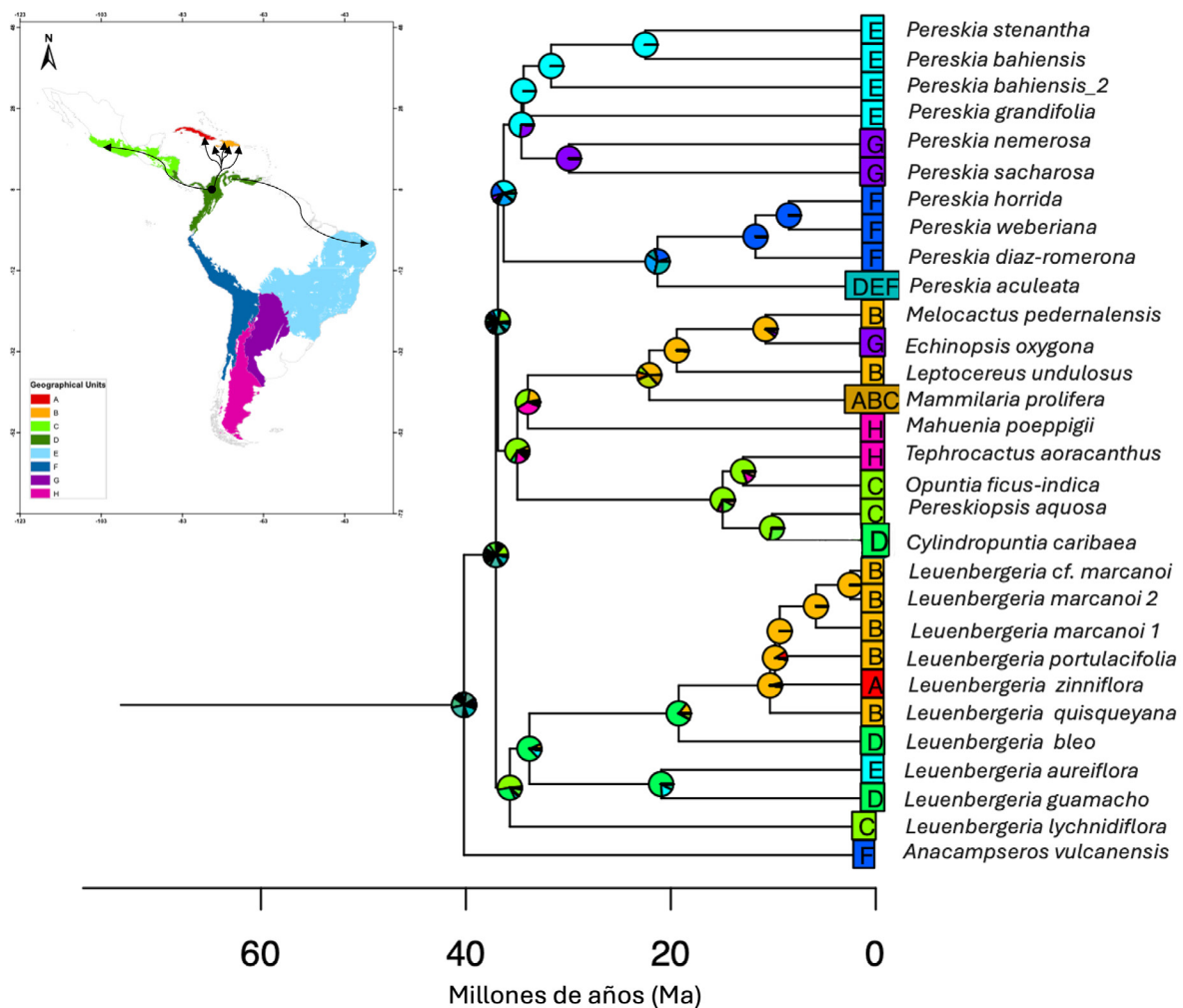


**Figura 2.** Cronograma fechado de *Cactaceae* con muestreo enfocado en *Leuenergeria* (en azul) y *Pereskia* (en anaranjado). Las edades estimadas de los eventos de cladogénesis (en Ma) se indican en los nodos. Los tiempos de divergencia fueron estimados mediante un modelo de reloj molecular relajado con probabilidad penalizada (treePL), aplicado a un árbol de máxima verosimilitud inferido a partir de un conjunto de datos de captura objetivo de 355 loci nucleares.

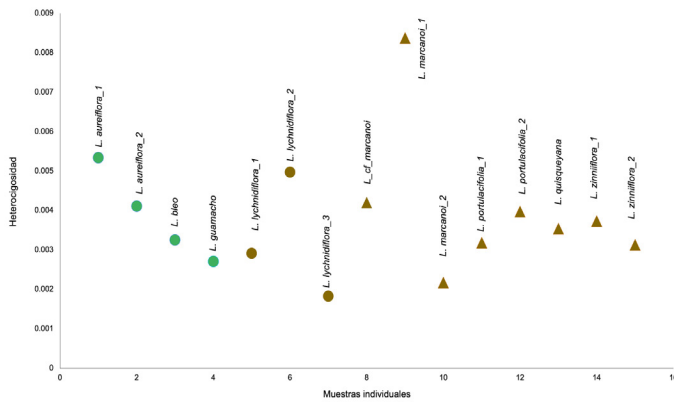
**Tabla 1. Comparación de ajuste de modelos de la reconstrucción del rango ancestral calculada por BioGeoBEARS**

El modelo de mejor ajuste (DEC+J) se resalta en negrita. AIC: Criterio de información de Akaike, d: tasa de dispersión de expansión del rango, e: tasa de 'extinción' (es decir, tasa de contracción del rango/extirpación local), LnL: log-verosimilitud, n: número de parámetros.

Modelo	LnL	n	d	e	j	AICc	AICc_wt
DEC	-74.61	2	0.0028	0.0002	0	153.7	7.60E-05
<b>DEC+J</b>	<b>-63.14</b>	<b>3</b>	<b>0.0015</b>	<b>1.00E-12</b>	<b>0.52</b>	<b>135.2</b>	<b>0.78</b>
DIVALIKE	-80.87	2	0.0043	1.00E-12	0	166.2	1.40E-07
DIVALIKE+J	-75.452	3	0.0017	1.00E-12	0.055	137.8	0.21
BAYAREALIKE	-84.4	2	0.0038	0.053	0	173.2	4.20E-09
BAYAREALIKE+J	-68.04	3	0.0014	1.00E-07	0.062	143	0.016



**Figura 3.** Reconstrucción del área ancestral de *Leuenbergeria* y *Pereskia* a partir de BioGeoBEARS derivada del árbol filogenético de máxima verosimilitud calibrado. Las áreas geográficas más probables se muestran como gráficos circulares en los nodos y las distribuciones actuales como cuadrados de colores en las puntas. (A) Cuba, (B) La Española, (C) Costa del Pacífico desde México hasta Costa Rica, (D) Andes del Norte (Panamá, Colombia y Venezuela), (E) Este de Brasil (Caatinga + Cerrado), (F) Andes centrales, (G) Gran Chaco y (H) Patagonia.



**Figura 4.** Niveles promedio estimados de heterocigosidad en muestras individuales de *Leuenergeria* en las regiones objetivo del conjunto de sondas GoFlag angiosperma 408. Los niveles de heterocigosidad se determinaron a partir de la fase de los datos utilizando PATÉ. Las especies insulares están representadas por triángulos y las continentales por círculos. El color marrón indica especies dioicas, mientras que el verde corresponde a especies descritas como monoicas.

No se encontró señal filogenética para los valores de heterocigosidad en el árbol datado. Los valores de K de Blomberg fueron bajos (0.243 para heterocigosidad y 0.306 para datos transformados logarítmicamente), indicando independencia filogenética de la variación con la heterocigosidad. Además, la prueba U de Mann-Whitney no detectó diferencias significativas en las distribuciones de heterocigosidad entre las muestras insulares dioicas y las continentales no dioicas ( $U = 30.5$ ,  $p = 0.82$ ). Finalmente, no se encontró una correlación significativa entre la edad de las especies endémicas (basada en los análisis de CANAPE) y los valores de heterocigosidad promedio ( $R^2 = 0.079$ ,  $p = 0.312$ ). Esto sugiere que otros factores, como restricciones ecológicas o eventos históricos de población, podrían ser más importantes en la determinación de los niveles de variación genética.

## DISCUSIÓN

Con todas las especies actualmente conocidas de *Leuenergeria* y *Pereskia* incluidas en el presente estudio, nuestra filogenia nuclear representa la hipótesis evolutiva más completa para los cactus con hojas. Las edades nodales en el tronco y la corona de *Pereskia*, en gran medida, son consistentes con los análisis de tiempos de divergencia de Hernández-Hernández & al. (2014), que solo incluyeron especies andinas y del sur de Sudamérica de *Pereskia*. Esto no es sorprendente, ya que utilizamos puntos de calibración secundarios de Hernández-Hernández & al. (2014) en los análisis con treePL. Sin embargo, nuestros resultados de datación difirieron de Thompson & al. (2024), quienes estimaron las edades de *Leuenergeria* en 19.6 Ma y de *Pereskia* en 34.94 Ma. Esta diferencia podría explicarse por el muestreo de taxones y las fuentes de datos moleculares (plastidiales vs. nucleares). Thompson & al. (2024) utilizaron una filogenia molecular basada en 15 loci de plastidiales y tres loci nucleares, que presentaron

soporte moderado a bajo, mientras que nosotros utilizamos una filogenia altamente respaldada inferida a partir de 355 loci nucleares de copia única o baja (Fig. 2, Encarnación-Piñeyro 2024). Los loci de plástidos tienen bajos niveles de variación dentro de los cactus con hojas, lo que ha resultado en topologías poco respaldadas y aparentemente anómalas (Edwards & al. 2005, Encarnación-Piñeyro 2024), resultados similares también observados en otros grupos de *Cactaceae* (Franco & al. 2017, Calvente & al. 2017, Ritz & al. 2017). Además, Thompson & al. (2024) utilizaron calibraciones secundarias de Ramírez-Barahona & al. (2020), basadas en una filogenia de supermatriz que incluyó sólo dos taxones de *Cactaceae*, mientras que en nuestro estudio utilizamos calibraciones secundarias de Hernández-Hernández & al. (2014), que incluyeron un muestreo taxonómico de 224 taxones en 108 géneros, representando aproximadamente el 85% de la diversidad genérica de la familia. Aun así, los análisis de fechado o calibración en el tiempo para *Cactaceae* están limitados por la falta de evidencia fósil, y es necesario ser cautelosos al interpretar cualquier estimación de datación que dependa de calibraciones secundarias.

## Orígenes geográficos de *Leuenergeria*

Los análisis biogeográficos realizados indican que la distribución ancestral más probable de *Leuenergeria* se localizaba en los Andes del Norte (área D: Panamá, Colombia y Venezuela) durante el Mioceno temprano (Fig. 3), en concordancia con la edad corona estimada para el clado. La presencia temprana de *Leuenergeria lychnidiflora* en México y América Central (área C) se explica mejor mediante un evento de dispersión temprana desde el norte de Sudamérica, seguido de aislamiento geográfico, más que por un origen mesoamericano del género. Durante el Oligoceno tardío y el Mioceno temprano, América Central constituía una extensión tropical de América del Norte y permanecía separada de Sudamérica por el Canal Centroamericano (CAS; Montes & al. 2015), lo que pudo favorecer episodios de dispersión seguidos de aislamiento.

Nuestros resultados sugieren que la historia biogeográfica de *Leuenergeria* estuvo marcada por una combinación de dispersión y fragmentación geográfica. Tras su divergencia del resto de *Cactaceae*, el ancestro del género habría ocupado inicialmente el norte de Sudamérica, con una expansión temprana hacia América Central representada actualmente por *L. lychnidiflora*. Posteriormente, durante el Mioceno, los linajes continentales del género habrían presentado una distribución amplia que abarcaba la costa caribeña de Sudamérica y el este de Brasil. En este contexto, la distribución disyunta de *L. aureiflora* y *L. guamacho*, caracterizadas por profundas edades de divergencia, es consistente con escenarios de aislamiento de poblaciones ancestrales asociados a la formación del sistema de Acre durante el Mioceno (Hoorn 2010), así como con la actividad tectónica vinculada al levantamiento de los Andes. En conjunto, estos resultados nos llevan a la hipótesis de que las distribuciones actuales de *Leuenergeria* no responden exclusivamente a eventos de dispersión a larga distancia, sino que reflejan también posibles procesos históricos de fragmentación y aislamiento geográfico.

### Diversificación en La Española y vías de dispersión

La diversificación de *Leuenergeria* en La Española parece haber ocurrido entre el Mioceno tardío y el Plioceno (ca. 11-2.5 Ma), un intervalo temporal congruente con los tiempos de divergencia estimados para los linajes antillanos (Fig. 2). El ancestro del clado de las Antillas Mayores probablemente alcanzó el sureste de La Española mediante eventos de dispersión a larga distancia desde Sudamérica, seguidos de especiación *in situ*, un patrón documentado en otros grupos neotropicales (Hedges 1996, Nieto-Blázquez & al. 2017, Guerrero & Ruiz-Vargas 2018, Crews & Esposito 2020). Las características de los frutos carnosos en *Leuenergeria* sugieren que la dispersión pudo haber sido mediada por vertebrados, particularmente aves, como se ha documentado en otros cactus (Valiente-Banuet & al. 2015). Asimismo, la presencia de frutos verdes con olor es compatible con un posible síndrome de dispersión por murciélagos (Fleming & al. 2009, Kalko & Condon 2016).

Un escenario alternativo para el origen de las especies antillanas de *Leuenergeria* es la hipótesis de la “balsa vikinga”, en la cual fragmentos de vegetación habrían sido transportados por corrientes oceánicas hacia las Antillas (Silva & al. 2007). Durante el Mioceno, La Española estaba constituida por múltiples paleoislas separadas por canales marinos (Iturralde-Vinent & MacPhee 1999), lo que pudo haber promovido la diferenciación alopatrica. En particular, la persistencia del Valle de Neiba como una barrera marina, que persistió inundado periódicamente hasta el Pleistoceno tardío, pudo haber influido en los patrones de diversificación observados (Iturralde-Vinent 2006, Judd 2007).

La filogenia utilizada (Fig. 2) indica que las muestras de *Leuenergeria* de la provincia Pedernales (*L. cf. marcanoii*) y de Haití (*L. marcanoii\_2*) se encuentran anidadas dentro del complejo *L. marcanoii*, lo que respalda su reconocimiento como una única especie. No obstante, no puede descartarse un escenario de especiación por aislamiento periférico, que deberá evaluarse mediante análisis morfológicos, ecológicos y otras líneas de evidencia independientes capaces de cuestionar la conspecificidad respaldada por la filogenia.

### Sistema sexual de *Leuenergeria* en el Caribe

Las islas a menudo se describen como laboratorios naturales para estudiar la evolución de las plantas y, especialmente, la evolución de sus sistemas sexuales (Wang 2021, Schrader & al. 2024). Aunque la dioecia es relativamente poco común en angiospermas (Renner 2014), parece haber emergido con frecuencia en islas oceánicas (Venkatasamy & al. 2007, Li & al. 2010, Le Pénchon & al. 2010), especialmente en plantas leñosas como *Leuenergeria*. Por ejemplo, se estima que la alta incidencia de dioecia en las floras de Hawái y Nueva Zelanda es el resultado tanto de colonizadores dimórficos como de la evolución del dimorfismo en esas áreas (Godley 1979, Sakai & al. 1995). Dentro del género *Erythroxyllum* L. (*Erythroxyllaceae*), la principal diferencia entre las secciones continentales e insulares es la sexualidad de las flores (Islam 2011), y ocho especies, la mayoría de ellas que ocurren en el Caribe, fueron ubicadas en la sección *Erythroxyllum* en función de la subdioecia (Schulz 1907a, Rury 1982), en la que algunas

plantas individuales tienen flores hermafroditas funcionales (Barrett 2002). Además, en *Simaroubaceae*, existen múltiples especies dioicas (Solomon 1985), algunas de ellas solo presentes en las islas del Caribe y asociadas con el STDF, como *Castela senticososa* Majure & Clase (Majure & al. 2020), *C. depressa* Turpin y *C. calcicola* (Britton & Small) Ekman ex Urb., que se encuentran en La Española y Cuba. Dentro de la familia de los cactus, *Consolea* Lem. incluye varias especies dioicas, todas endémicas de la región caribeña (Majure & al. 2021a).

Aunque la presencia de dioecia en las especies insulares de *Leuenergeria* parece coincidir con patrones más amplios de sistemas sexuales en las angiospermas, carecemos de poder estadístico para vincular la dioecia con los hábitats insulares en nuestro árbol filogenético. Aun así, la mini-radiación de especies dioicas en La Española y Cuba constituye un ejemplo notable de dioecia insular. En el futuro, sería interesante situar a *Leuenergeria* en un contexto filogenético más amplio de la flora del Caribe para explorar la asociación macroevolutiva de los sistemas sexuales con la colonización y diversificación de las especies insulares.

Aparte de las implicaciones evolutivas de la dioecia en los sistemas insulares, la dioecia tiene implicaciones críticas para la supervivencia continua de las especies de *Leuenergeria*. En general, dado que la dioecia obliga al cruzamiento, debería estar asociada con una mayor diversidad genética y heterocigosidad (Barrett y Hough 2013). Sin embargo, la falta de certeza reproductiva implícita en la dioecia podría disminuir las posibilidades de reproducción sexual, especialmente para las especies insulares con poblaciones pequeñas y aisladas (Heilbut 2000). Aun así, se han reportado ejemplos de cactus que pueden producir frutos con semillas por apomixis (Negron-Ortiz 2007).

*Arcoa gonavensis* Urb. (*Fabaceae*), *Cnidoscopus acrandrus* (Urb.) Pax & K.Hoffm. (*Euphorbiaceae*) y *Melicoccus jimenezii* (Alain) Acev.-Rodr. (*Sapindaceae*), tres especies dioicas endémicas de La Española, enfrentan diversas amenazas relacionadas con la pérdida de hábitat, incluyendo rareza demográfica, tamaños de población pequeños (< 500 adultos), mecanismos de dispersión escasos (o mal descritos) y bajas tasas de flujo genético. Por lo tanto, la dioecia puede verse como una estrategia riesgosa para la reproducción sexual en islas que experimentan pérdida de hábitat. Esto es quizás mejor demostrado por *Leuenergeria quisqueyana* (Fig. 5). Las poblaciones silvestres de *L. quisqueyana* están extremadamente reducidas debido a las actividades humanas y la tala en su hábitat (SDTF), y la población silvestre hoy en día cuenta con solo 22 adultos en total. Se conoce una sola planta femenina de esta población silvestre (Fig 5A-C), a aproximadamente 3 km del resto de los 21 adultos masculinos que están en la costa de Bayahibe (Fig 5D), provincia La Altagracia, República Dominicana.

### Heterocigosidad y conservación en La Española

La variación genética es un componente clave para la persistencia de poblaciones endémicas, al favorecer la aptitud genética, la capacidad evolutiva y la resiliencia frente a cambios ambientales



**Figura 5.** *Leuenergeria quisqueyana* (rosa de Bayahibe). A-C. Individuo hembra. D. Individuos machos en su hábitat natural, a menos de 3 m de la costa en un área altamente antropizada. Fotos: S. Feliz (A-C) y Y. Encarnación-Piñeyro (D).

(Stange & al. 2021, Shaw & al. 2025, Frankham & al. 2010). En este estudio, para obtener una medida de variación genética, se estimó la heterocigosidad individual a partir de datos filogenómicos de 300-400 exones conservados. Aunque estas estimaciones no reflejan la variación poblacional completa, proporcionan una aproximación útil para taxones poco muestreados. Los resultados indican que la heterocigosidad en *Leuenergeria* está determinada principalmente por factores locales contemporáneos, más que por procesos históricos de largo plazo. La ausencia de señal filogenética sugiere que la heterocigosidad no se asocia con características biológicas conservadas, como el sistema sexual, ni con factores históricos como la colonización insular o la antigüedad del linaje.

Entre las poblaciones de *Leuenergeria* en La Española, la rosa de Bánica (*L. marcanoi\_1*) presentó los niveles más altos de heterocigosidad. Esta población corresponde a la línea hermana de otras dos poblaciones establecidas en ambientes costeros de la paleo-isla sur a principios del Plioceno: Pedernales y Cayemite

(Haití). La elevada heterocigosidad en esta muestra de Banica-Elías Piña probablemente refleja su estructura poblacional actual: los individuos se encuentran en una formación kárstica de 600 m de elevación, en un área de menos de 5 km<sup>2</sup>, de difícil acceso y poco perturbada por actividades humanas, con más de 80 individuos adultos. En contraste, la rosa de Bayahibe (*L. quisqueyana*), se encuentra en el este del país, sobre unos 10 m de elevación, con un área de ocupación menor a 2 km<sup>2</sup>, donde los individuos se encuentran totalmente expuestos en una zona altamente antropizada (Fig. 5D), de alta demanda turística. Esta localidad es la única población silvestre conocida, donde se han registrado menos de 20 individuos adultos. Las demás muestras de la Rosa de Bánica de las localidades de Pedernales (*L. marcanoi\_2*) y Haití (*L. cf. marcanoi*) indican heterocigosidad más baja, probablemente reflejando la fragmentación y tamaño poblacional de estas subpoblaciones. De manera similar, la muestra más baja de heterocigosidad está fuera del Caribe insular (*L. lychnidiflora\_3*, Guanacaste, Costa Rica) corresponde a una población muy pequeña en bosque seco, con registros confirmados únicamente cerca de Puerto Soley (Hammel & al. 2020).

En adición a lo señalado, la clasificación de las especies como paleo- o neotendémicas en este estudio se utiliza para aportar información complementaria sobre su historia evolutiva y generar hipótesis respecto a su vulnerabilidad. Los datos presentados sugieren que La Española alberga un mosaico de neo- y paleoendemismo en *Leuenergeria*, con todas las implicaciones que ello conlleva. Se destaca la flor nacional de la República Dominicana (*L. quisqueyana*), por la antigüedad de su linaje en comparación con las edades estimadas para otras cactáceas endémicas del Caribe insular (Barrios & al. 2020, Majure & al. 2021a, 2021b, Majure et al. 2022). Esta condición constituye una razón adicional para reforzar las acciones de conservación y protección de los remanentes de sus poblaciones silvestres, así como para el diseño de políticas orientadas a la protección de su hábitat y área de distribución natural. Si bien se han implementado acciones de conservación desde hace más de una década en todo el territorio nacional, estas se han centrado principalmente en estrategias ex situ y en campañas de sensibilización. No obstante, los esfuerzos dirigidos a la reproducción y recuperación in situ han sido evidentemente limitados, todo esto pese a la continua y creciente perturbación y expansión turística en las zonas circundantes a su hábitat natural.

En conclusión, estos hallazgos enfatizan la importancia de comprender la historia natural de las especies, a través de la integración de información filogenética, historia biogeográfica y genética poblacional, con el fin de orientar estrategias de conservación efectivas. Aunque los análisis evolutivos proporcionan un marco histórico valioso y destacan la singularidad de los taxones, no reemplazan la comprensión detallada de las poblaciones contemporáneas, sus hábitats y las presiones actuales que enfrentan. En este estudio, la combinación de estos enfoques resulta esencial para garantizar la persistencia de las especies de cactus foliosos en el Caribe y para implementar estrategias dirigidas a minimizar los impactos sobre sus dinámicas poblacionales y genéticas.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo financiero brindado por la Fundación del Consorcio Minero Dominicano (CORMIDOM) y una beca de viaje otorgada por la Louis C. and Jane Gapenski Endowed Fellowship del Florida Museum of Natural History en el otoño de 2021, para el trabajo de campo en la República Dominicana. A colegas botánicos en Haití, Willian Cinea y Marie Huguena, por proveer información respecto a las poblaciones de *Leuengeria* en el occidente de la Hispaniola. La secuenciación de este estudio fue financiada por la National Science Foundation de los Estados Unidos (DEB-1541506), en el marco de la subvención GoFlag. Agradecemos a Pamela Soltis, Emilio Bruna, Lázaro Viñola, Duniel Barrios, Thomas Murphy y Andre Naranjo por sus comentarios sobre el manuscrito. Al Departamento de Botánica del Jardín Botánico Nacional Dr. Rafael M. Moscoso, especialmente a Teodoro Clase, Elizabeth Séptimo y Luigi Arvelo (Yirbo) por su ayuda en el procesamiento de los especímenes de herbario, ayuda con mantenimiento de colecciones vivas y por siempre brindar el apoyo necesario en el JBSD. A Santa Feliz del herbario de la Universidad Nacional Pedro Henríquez Ureña (UNPHU), por su colaboración en viajes de campo y seguimientos logísticos de especies en vivero. A los herbarios de JBSD, NY, MO y US por los préstamos de especímenes para examinar/muestrear sus colecciones y a FLAS por toda la asistencia con los procedimientos correspondientes.

## RERERENCIAS

- Acevedo-Rodríguez, P. & Strong, M.T. 2008.** Floristic richness and affinities in the West Indies. *Bot. Rev.* 74(1): 5-36. <https://doi.org/10.1007/s12229-008-9000-1>
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C. & Sanmartín, I. 2009.** Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106(24): 9749-9754. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>
- Areces, A.E. 1984.** Un raro caso de diclinia en *Rhodocactus cubensis*. *Rev. Jard. Bot. Nac. Univ. Hab.* 5(2): 151-171.
- Areces, A.E. 1992.** *Pereskia marcanoi*, a new species of *Pereskia* from Hispaniola. *Brittonia* 44: 423-428. <https://doi.org/10.2307/2807192>
- Baker, H.G. & Cox, P.A. 1984.** Further thoughts on dioecism and islands. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71(1): 244-253. <https://doi.org/10.2307/2399068>
- Baker, M. 2006.** A new florally dimorphic hexaploid, *Echinocereus yavapaiensis* sp. nov. (section *Triglochidiatus*, *Cactaceae*) from central Arizona. *Plant Syst. Evol.* 258: 63-83. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0390-9>
- Baker, M.A. & Cloud-Hughes, M.A. 2014.** *Cylindropuntia chuckwallensis* (*Cactaceae*), a new species from Riverside and Imperial counties, California. *Madroño* 61: 231-243. <https://doi.org/10.3120/0024-9637-61.2.231>
- Barrett, S.C.H. & Hough, J. 2013.** Sexual dimorphism in flowering plants. *J. Exp. Bot.* 64(1): 67-82. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers308>
- Barrett, S.C.H. 2002.** The evolution of plant sexual diversity. *Nat. Rev. Genet.* 3(4): 274-284. <https://doi.org/10.1038/nrg776>
- Barrios, D., González-Torres, L.R. & Palmarola, A. 2010.** Se descubre *Pereskia zinniiflora* (*Cactaceae*) en el occidente de Cuba. *Bissea* 4 (número especial 1): 4.
- Barrios, D., Arias, S., González-Torres, L.R. & Majure, L.C. 2020.** Phylogeny and taxonomy of the genus *Leptocereus* (*Cactaceae*) inferred from chloroplast markers and morphoanatomical evidence. *Plant Syst. Evol.* 306: 1-15. <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01693-5>
- Barrios, D., Arias, S., González-Torres, L.R. & Majure, L.C. 2023.** Lista anotada de cactus nativos y naturalizados de Cuba. *Bot. Sci.* 101(4): 1249-1300. <https://doi.org/10.17129/botsci.3324>
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. 2003.** Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Bond, J. 1978.** Derivations of the Antillean avifauna. Pp. 49-64. En: Keast, A. & Morton, E.S. (ed.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.
- Brace, S., Barnes, I., Powell, A., Pearson, R., Woolaver, L.G., Thomas, M.G. & Turvey, S.T. 2012.** Population history of the Hispaniolan hutia *Plagiodontia aedium* (Rodentia: Capromyidae). *Molecular Ecology* 21(9): 2239-2253. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05514.x>
- Bravo-Hollis, H. 1978.** Las Cactáceas de México, Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Breinholt, J.W., Carey, S.B., Tiley, G.P., Davis, E.C., Endara, L., McDaniel, S.F., Neves, L.G. & al. 2021.** A target enrichment probe set for resolving the flagellate land plant tree of life. *Appl. Plant Sci.* 9: e11406. <https://doi.org/10.1002/aps3.11406>
- Bunkenburg, A. & Haurie, L. 2025.** The discovery of dioecious *Leuengeria lychnidiflora* (DC.) Lodé (*Cactaceae*) in Guatemala. *Bradleya* 43: 54-60. <https://doi.org/10.25223/brad.n43.2025.a7>
- Calais, E. & Mercier de Lépinay, B. 1995.** Geophysical and geological evidence of active deformation in the Windward Passage between Cuba and Hispaniola. *Tectonophysics* 251(1): 61-73.
- Coates, A.G. & Obando, J.A. 1996.** The geology of the Caribbean.
- Da Silva, J.M. & Bates, J.M. 2002.** Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado. *BioScience* 52: 225-234. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2)
- Degnan, J.H. & Rosenberg, N.A. 2006.** Discordance of species trees with their most likely gene trees. *PLoS Genet.* 2: e68. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020068>
- Del Castillo, R. & González-Espinoza, M. 1988.** Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (*Cactaceae*). *Agrociencia* 71: 185-196.
- Delgadillo, M.C. 2000.** Mosses and the Caribbean connection between North and South America. *Bryologist* 103(1): 82-86. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2000\)103\[0082:MATCCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2000)103[0082:MATCCB]2.0.CO;2)
- Díaz, L. & Cocucci, A. 2003.** Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (*Cactaceae*). *Plant Biology* 5: 531-539. <https://doi.org/10.1007/s10265-003-0000-0>

- org/10.1055/s-2003-44783
- Edwards, E.J., Nyffeler, R. & Donoghue, M.J. 2005.** Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* paraphyly. *Am. J. Bot.* 92(7): 1177-1188. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.7.1177>
- Encarnación-Piñeyro, Y. 2024.** Systematic studies in “*Pereskia* s.l.” (*Cactaceae*) and a treatment for the cactus family in Hispaniola. PhD. Thesis. Universidad de Florida.
- Fleming, T.H., Buchmann, S.L. & Tuttle, M.D. 1994.** Reproductive biology and relative fitness in *Pachycereus pringlei*. *Am. J. Bot.* 79: 1382-1388.
- Fleming, T.H., Geiselman, C. & Kress, W.J. 2009.** The evolution of bat pollination. *Ann. Bot.* 104: 1017-1043. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp197>
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2010.** Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511809002>
- Gentry, A.H. 1982.** Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8_1)
- Gentry, A.H. 1995.** Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146-194. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (ed.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.007>
- González, M.E., Bisonó, F. & Sosa, J. 2010.** Ecosistemas de la República Dominicana. Universidad Autónoma de Santo Domingo.
- Graham, A. & Dilcher, D. 1995.** The Cenozoic record of tropical dry forest. Pp. 124-145. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (ed.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.006>
- Graham, A. 1999.** The Tertiary history of Central American lowland vegetation. Pp. 1-95. En: Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments. Missouri Botanical Garden Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195113426.001.0001>
- Guerrero, Á. & Ruiz-Vargas, N. 2018.** Biogeografía de la sección *Cymbostemon* (*Illicium*, *Schisandraceae*) en el Nuevo Mundo. *Ciencia, Ambiente y Clima* 1(1): 61-69.
- Hammel, B.E. 2020.** *Pereskia lychnidiflora*. En: Hammel, B.E. & al. (ed.). Manual de Plantas de Costa Rica, Vol. IV, Parte 2. Missouri Botanical Garden Press.
- Hedges, S.B. 1996.** The origin of West Indian amphibians and reptiles. *Caribbean J. Sci.* 32(3): 237-255.
- Hedges, S.B. 2001.** Biogeography of the West Indies: An overview. Pp. 15-33. En: Woods, C.A. & Sergile, F.E. (ed.). Biogeography of the West Indies: Patterns and perspectives. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420039481.ch2>
- Hedrick, P.W. & Kalinowski, S.T. 2000.** Inbreeding depression in conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 139-162. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.139>
- Heilbuth, J.C. 2000.** Lower species richness in dioecious clades. *Am. Nat.* 156(3): 221-241. <https://doi.org/10.1086/303393>
- Hernández-Cruz, R., Barrón-Pacheco, F., Sánchez, D., Arias, S. & Vázquez-Santana, S. 2018.** Functional dioecy in *Echinocereus*: Ontogenetic patterns, programmed cell death and evolutionary significance. *Int. J. Plant Sci.* 179(4): 257-274. <https://doi.org/10.1086/697072>
- Hernández-Hernández, T., Brown, J.W., Schlumpberger, B.O., Eguiarte, L.E. & Magallón, S. 2014.** Beyond aridification: Multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytol.* 202: 1382-1397. <https://doi.org/10.1111/nph.12752>
- Hernández-Hernández, T., Hernández, H.M., De Nova, J.A., Puente, R., Eguiarte, L.E. & Magallón, S. 2011.** Phylogenetic relationships and evolution of growth form in *Cactaceae*. *Am. J. Bot.* 98: 44-61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000129>
- Hoffman, M.T. 1992.** Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (*Cactaceae*): Breeding system, sex ratios, and geographic range of floral dimorphism. *Am. J. Bot.* 79: 1382-1388. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb13748.x>
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J. & al. 2010.** Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330(6006): 927-931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Islam, M. 2011.** Tracing the evolutionary history of coca (*Erythroxylum*). PhD. Thesis. University of Colorado.
- Iturralde-Vinent, M.A. & MacPhee, R.D.E. 1999.** Dinosaur eggs and the origin of Cuba. *Geol. Soc. Am. Bull.* 111(6): 868-878.
- Iturralde-Vinent, M.A. & MacPhee, R.D.E. 1999.** Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 238: 1-95.
- Janczur, M.K., León, S.H.J., Solache, R.L.T., Mendoza, R.C.H., Oro, C.M., del C., Mariezcurrena, B.M.D., Rivas, M.I.V., Manjarrez, J.J.L., Villareal, B. & Czarnoleskie, M. 2014.** Chemical and physical defense traits in two sexual forms of *Opuntia robusta* in Central Eastern Mexico. *PLoS ONE* 9(3): e89535. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089535>
- Judd, W.S. 2007.** Relationships among the flowering plants of the Neotropics: An overview based on morphology, molecular data, and biogeography. Pp. 45-72. En: The flora of the Greater Antilles and Neotropics. Cambridge University Press.
- Kalko, E.K.V. & Condon, M.A. 2016.** Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world. En: Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world. Springer.
- Korotkova, N., Aquino, D., Arias, S., Egli, U., Franck, A., Gómez-Hinostrosa, C., Guerrero, P.C., Hernández, H.M., Kohlbecker, A., Köhler, M., Luther, K., Majure, L.C., Müller, A., Metzger, D., Nyffeler, R., Sánchez, D., Schlumpberger, B. & Berendsohn, W.G. 2021.** *Cactaceae* at Caryophyllales.org - A dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia* 51: 251-270. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>
- Le Péchon, T., Dubuisson, J.-Y., Haevermans, T., Cruaud, C., Couloux, A. & Gigord, L.D.B. 2010.** Multiple colonizations from Madagascar and converged acquisition of dioecy in the Mascarene *Dombeyoideae* (*Malvaceae*). *Ann. Bot.* 106: 343-

357. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq116>
- Leuenberger, B.E. 1986.** *Pereskia (Cactaceae)*. Mem. N. Y. Bot. Gard. 41: 1-129.
- Li, A.-M., Wu, X.-Q., Zhang, D.-X. & Barrett, S.C.H. 2010.** Cryptic dioecy in *Mussaenda pubescens (Rubiaceae)*: A species with stigma-height dimorphism. Ann. Bot. 106: 521-531. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq146>
- Li, H. & Durbin, R. 2009.** Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. Bioinformatics 25: 1754-1760. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp324>
- Lodé, J. 2012.** *Leuenergeria*, un nouveau genre de cactées. Cactus-Aventures International 97: 27.
- Losos, J.B. & Ricklefs, R.E. 2009.** Adaptation and diversification on islands. Nature 457(7231): 830-836. <https://doi.org/10.1038/nature07893>
- Majure, L.C., Barrios, D., Díaz, E., Bacci, L.F. & Encarnación, Y. 2022.** Phylogenomics of the Caribbean Melocacti: Cryptic species and multiple invasions. Taxon 71: 993-1012. <https://doi.org/10.1002/tax.12791>
- Majure, L.C., Barrios, D., Díaz, E., Zumwalde, B., Testo, W. & Negrón-Ortiz, V. 2021a.** Pleistocene drying underlies the evolutionary history of the Caribbean endemic, insular giant, *Consolea (Opuntioideae)*. Am. J. Bot. 108(1): 1-16. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1798>
- Majure, L.C., Clase, T., Encarnación, Y., Peguero, B. & al. 2021b.** Phylogenetics of *Leptocereus (Cactaceae)* on Hispaniola: Clarifying species limits in the *L. weingartianus* complex and a new species from the Sierra de Bahoruco. PhytoKeys 172: 17-37. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.172.59497>
- Majure, L.C., Pham, K. & Clase, T. 2020.** *Castela senticosa (Simaroubaceae: Sapindales)*, a new species from the Caribbean clade endemic to seasonally dry tropical forest on Hispaniola. Syst. Bot. 46(4): 1033-1041. <https://doi.org/10.1600/036364421X16370109698560>
- Mann, P., Calais, E., Ruegg, J.C., DeMets, C., Jansma, P.E. & Mattioli, G.S. 2002.** Oblique collision in the northeastern Caribbean from GPS measurements and geological observations. Tectonics 21(6): e-1057 [1-7]. <https://doi.org/10.1029/2001TC001304>
- Mann, P., Draper, G. & Lewis, J.F. 1991.** An overview of the geologic and tectonic development of Hispaniola. In: Mann, P. (ed.), Caribbean Basins. Geological Society of America, pp. 3-51. <https://doi.org/10.1130/SPE262-p1>
- McKenna, A., Hanna, M., Banks, E., Sivachenko, A., Cibulskis, K., Kernytsky, A., Garimella, K. & al. 2010.** The genome analysis toolkit: A MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. Genome Res. 20: 1297-1303. <https://doi.org/10.1101/gr.107524.110>
- McVaugh, R. 1945.** The genus *Castela (Simaroubaceae)*. Bull. Torrey Bot. Club 72(3): 241-256. <https://doi.org/10.2307/2481660>
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J.C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L.C., Rodríguez-Parra, L.A., Ramirez, V. & Niño, H. 2015.** Middle Miocene closure of the Central American Seaway. Science 348: 226-229. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2815>
- O'Reilly, J.E., dos Reis, M. & Donoghue, P.C.J. 2015.** Dating tips for divergence-time estimation. Trends Genet. 31(11): 676-685. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2015.08.001>
- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. 2000.** Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. J. Biogeogr. 27(2): 261-273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pérez-Morales, A. & Hunink, J.E. 2021.** Hydrological impacts of hurricanes and tropical storms in the Caribbean: A case study of Hispaniola Island. Nat. Hazards Earth Syst. Sci. 21: 1235-1252.
- Pindell, J. & Kennan, L. 2009.** Tectonic evolution of the Caribbean and northern South America: The Paleogene to present. GSA Spec. Pap. 428: 1-55.
- Ramírez-Barahona, S., Sauquet, H. & Magallón, S. 2020.** The delayed and geographically heterogeneous diversification of flowering plant families. Nat. Ecol. Evol. 4: 1232-1238. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1241-3>
- Revell, L.J. 2012.** phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). Methods Ecol. Evol. 3: 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Ricklefs, R.E. & Bermingham, E. 2008.** The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. Phil. Trans. R. Soc. B 363(1502): 2393-2413. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2068>
- Rodríguez-Zurrunero, A. & al. 2020.** Evolution of the Windward Passage: The interaction of the Septentrional-Oriente Fault and sedimentary processes. Mar. Geol. 419: e-106068.
- Sakai, A.K., Wagner, W.L., Ferguson, D.M. & Herbst, D.R. 1995.** Adaptive radiation of the endemic Hawaiian genus *Schiedea (Caryophyllaceae)*. Evolution 49(5): 897-909.
- Sanderson, M.J. 2002.** Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: A penalized likelihood approach. Mol. Biol. Evol. 19: 101-109. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003974>
- Santiago-Valentín, E. & Olmstead, R.G. 2004.** Historical biogeography of Caribbean plants: Introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. Taxon 53: 299-319. <https://doi.org/10.2307/4135610>
- Schrader, J., Weigelt, P., Cai, L., Westoby, M., Fernández-Palacios, J.M., Cabezas, F.J., Plunkett, G.M., Ranker, T.A., Triantis, K.A., Trigas, P., Kubota, Y. & Kreft, H. 2023.** Islands are key to the conservation of global plant diversity. Nature 613(7942): 141-147.
- Shaw, R.E., Farquharson, K.A., Bruford, M.W. & al. 2025.** Global meta-analysis shows action is needed to halt genetic diversity loss. Nature 638: 704-710. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08458-x>
- Silva, G., Suárez, W. & Díaz, S. 2007.** Compendio de los mamíferos terrestres autóctonos de Cuba vivientes y extinguidos. Ediciones Boloña.
- Smith, S.A. & O'Meara, B.C. 2012.** TreePL: Divergence time estimation using penalized likelihood for large phylogenies. Bioinformatics 28: 2689-2690. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts492>
- Solomon, J.C. 1985.** Reproductive biology and dioecy in *Simaroubaceae*. Ann. Missouri Bot. Gard. 72(2): 236-245.
- Stange, M., Barrett, R.D.H. & Hendry, A.P. 2021.** The importance

- of genomic variation for biodiversity, ecosystems and people. *Nat. Rev. Genet.* 22: 89-105. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-00288-7>
- Thompson, J.B., Hernández-Hernández, T., Keeling, G. & al. 2024.** Identifying the multiple drivers of cactus diversification. *Nat. Commun.* 15: 7282. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-51666-2>
- Tiley, G.P., Crowl, A.A., Manos, P.S., Sessa, E.B., Solís-Lemus, C., Yoder, A.D. & Burleigh, J.G. 2024.** Benefits and limits of phasing alleles for network inference of allopolyploid complexes. *Syst. Biol.* 73(4): 666-682. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syae024>
- Turvey, S.T., Hansford, J., Kennerley, R.J., Nuñez-Miño, J.M., Brocca, J.L. & Young, R.P. 2015.** A new subspecies of hutia (*Plagiodontia*, Capromyidae, Rodentia) from southern Hispaniola. *Zootaxa* 3957(2): 201-214. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3957.2.4>
- Turvey, S.T., Peters, S., Brace, S., Young, R.P., Crumpton, N., Hansford, J., Nuñez-Miño, J.M., King, G., Tsalikidis, K., Ottenwalder, J.A. & Timpson, A. 2016.** Independent evolutionary histories in allopatric populations of a threatened Caribbean land mammal. *Divers. Distrib.* 22(5): 589-602. <https://doi.org/10.1111/ddi.12420>
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A. & Domínguez-Canseco, L. 2015.** Ecological interactions between cacti and vertebrate frugivores in the Neotropics. *J. Arid Environ.* 113: 145-156.
- Vallejos-Garrido, P., Pino, K., Espinoza-Aravena, N. & al. 2023.** The importance of the Andes in the evolutionary radiation of Sigmodontinae. *Sci. Rep.* 13: 2207. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-28497-0>
- Venkatasamy, S., Khitoo, G. & Keeley, S. 2007.** Leaky dioecy in *Diospyros* (*Ebenaceae*) endemic to the Island of Mauritius. *Plant Ecol.* 189: 139-146. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9171-y>
- Wang, A.W. 2021.** 'Natural laboratories' in perspective: A review of literature on theories of island biogeography. *Routes* 2(1): 15-22.
- Werneck, F.P. & al. 2011.** Climatic stability in the Brazilian Cerrado: Implications for the evolution of species in seasonally dry tropical forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108(42): 17217-17222.
- Whittaker, R.J. & Fernández-Palacios, J.M. 2007.** *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation.* Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198566113.001.0001>
- Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., Matthews, T.J., Borregaard, M.K. & Triantis, K.A. 2017.** Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories. *Science* 357(6354): eaam8326. <https://doi.org/10.1126/science.aam8326>