
Circunscripción morfológica, diversidad, patrones de distribución y catálogo de la familia neotropical Marcgraviaceae (Ericales)

Morphological circumscription, diversity, distribution patterns, and checklist of the Neotropical family Marcgraviaceae (Ericales)

Diego Giraldo-Cañas

Resumen

La familia Marcgraviaceae posee una distribución neotropical (Caribe, centro-sur de México hasta Bolivia y sudeste de Brasil). En este trabajo se presenta un análisis de la circunscripción morfológica, la distribución y el catálogo de la familia, con el fin de contribuir al conocimiento de la flora neotropical. Se propone un nuevo sinónimo para *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell. Los países con el mayor número de especies son Colombia (56), Brasil (39), Ecuador (36), Perú (30), Costa Rica (29), Panamá (24) y Venezuela (24), mientras que los países con el mayor número de especies endémicas son Brasil (15), Colombia (11), Costa Rica (6) y Ecuador (6). Se destacan nuevos o inadvertidos registros para las floras de Brasil, Colombia y Perú. Asimismo, se excluyen varias especies de algunos países (Brasil, Colombia, Costa Rica, Guyana y Panamá). La familia se encuentra más diversificada en las tierras bajas y medias (0-1500 metros de altitud) ($y = -0,034x + 105,5$; $R^2 = 0,937$), con su principal centro de diversidad localizado en el noroeste de Sudamérica (Colombia, Ecuador y Perú) y un segundo en Brasil. Así, la familia queda reconocida actualmente por 8 géneros y 136 especies.

Palabras clave. Catálogos de plantas neotropicales. Flora neotropical. Inventarios de flora. Patrones de distribución de plantas. Regla de Rapoport.

Abstract

The family Marcgraviaceae has a Neotropical distribution (Caribbean, central and southern Mexico to Bolivia and southeastern Brazil). An analysis of morphological circumscription, distribution, and a checklist of this family are presented in this study in order to contribute to existing knowledge about Neotropical flora. A new synonym for *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell is proposed. The countries that present the greatest number of species for this plant family are Colombia (56 species), Brazil (39), Ecuador (36), Peru (30), Costa Rica (29), Panama (24) and Venezuela (24). In terms of endemic species, Brazil (15), Colombia (11), Costa Rica (6) and Ecuador (6) show the highest levels of endemism. Some new or unnoticed records for the floras of Brazil, Colombia and Peru are given; whereas some species are excluded from the lists of Brazil, Colombia, Costa Rica, Guyana and Panama. It was found that the Marcgraviaceae are more diversified in low and middle lands (0-1500 meters above sea level) ($y = -0,034x + 105,5$; $R^2 = 0,937$), and their major focus of diversity is located in northwestern South America (Colombia, Ecuador and Peru), with a second focus in Brazil. Thus, the family is currently recognized to have 8 genera and 136 species.

Keywords. Checklists of Neotropical plants. Neotropical flora. Plant distribution patterns. Plant inventories. Rapoport's rule.

Introducción

La familia Marcgraviaceae Bercht. y J. Presl es de distribución neotropical y consta de ocho géneros (Giraldo-Cañas, 2007). Su distribución más septentrional la constituyen los estados de Campeche, Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Puebla, Tabasco y Veracruz en México, mientras que la más austral corresponde a los estados de Paraná, Rio Grande do Sul y Santa Catarina en Brasil. Los miembros de esta familia están representados por lianas epífitas o terrestres, o por arbustos epífitos y hemiepífitos, y generalmente estos están restringidos a los bosques húmedos a pluviales, entre el nivel del mar y los 3000 metros de altitud.

Las Marcgraviaceae son monofiléticas (Ward y Price, 2002), aunque están pobremente conocidas. Actualmente, la familia está ubicada en el orden Ericales y, principalmente relacionada con las Tetrameristaceae y las Balsaminaceae (Schönenberger *et al.*, 2005; Reveal y Chase, 2011; von Balthazar y Schönenberger, 2013; Christenhusz *et al.*, 2017). Estas familias comparten la presencia de rafidios de oxalato de calcio, de estructuras glandulares en hojas, pecíolos, sépalos o pétalos, poseen flores hipoginas, estilo simplificado, estambres con filamentos aplanados dorsiventralmente, frutos apiculados con estilo y estigma persistentes, semillas sin endospermo, entre otras características morfológicas y anatómicas (Ward y Price, 2002; Schönenberger *et al.*, 2005; Giraldo Cañas, 2011; von Balthazar y Schönenberger, 2013).

Esta familia se caracteriza principalmente por presentar dos tipos de nectarios, los cuales según la terminología de Schmid (1988), corresponden a nectarios extra-reproductivos laminales [glándulas laminales abaxiales = "*glandulae hypophyllae*" o "*hypophyllous glands*" en el sentido de Weber (1956) y Ward y Price (2002), respectivamente] y nectarios reproductivos, los cuales corresponden a brácteas nectaríferas que pueden estar presentes en los pedicelos, en la base de estos, en el raquis o

en la base de la flor, cuya posición, unida a la forma de la inflorescencia, entre otras características, define los límites genéricos (Figura 1).

Las glándulas laminales se hallan exclusivamente en la superficie abaxial de las hojas; estas son circulares a elípticas, algunas veces se encuentran levemente elevadas con relación a la lámina, distanciadas entre sí y están distribuidas generalmente en filas submarginales a ambos extremos de la cara abaxial o muy raramente en forma aleatoria; su número varía enormemente por lámina y ocasionalmente, pueden estar ausentes (Giraldo-Cañas, 2011). Dichas glándulas podrían servir en la secreción de resinas o azúcares (véanse las referencias en Giraldo-Cañas, 2011), aunque su verdadera función es desconocida (Metcalf y Chalk, 1950; Rudall, 2007). Dressler (2004a) y Rudall (2007), consideran que el exudado de azúcares de las glándulas laminales podría atraer hormigas durante el desarrollo temprano de la hoja, y estas protegerían a la hoja de insectos fitófagos, ya que en su estado juvenil, las mismas carecen de esclereidas. Al respecto, Gilg y Werdermann (1925) clasificaron a estas glándulas como hidatodos, mientras que Stevens (2001) como domacios.

Por su parte, los nectarios reproductivos corresponden a los nectarios nupciales extra-florales (*sensu* Schmid, 1988; Weberling, 1992) o recipientes nectaríferos ascidiiformes (*sensu* Font Quer, 1964), y son los que más llaman la atención por su gran tamaño, color, variedad de formas y principalmente, por su posición en la inflorescencia (Figuras 1-10). Estos pueden ser sacciformes, tubulares, cimbiformes, ciatiformes, cocleariformes, galeados, cuculados o urceolados y de tamaño muy variable entre las especies. Además, los nectarios reproductivos son de gran importancia taxonómica en las Marcgraviaceae, toda vez que estos podrían servir como marcadores filogenéticos (Giraldo-Cañas, 2011).

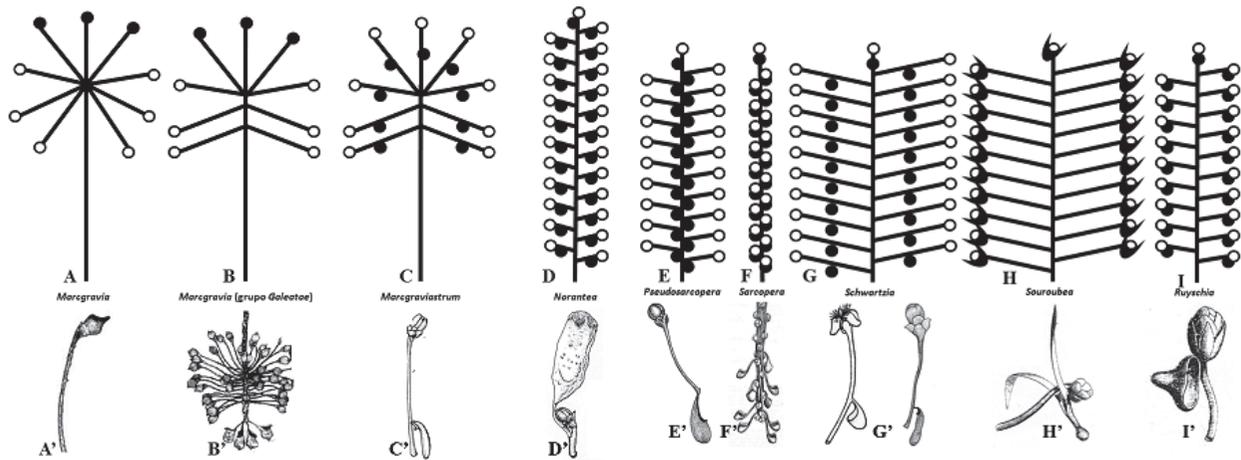


Figura 1. Esquemas de las inflorescencias para los géneros reconocidos de las Marcgraviaceae. Cada círculo negro equivale a un nectario reproductivo; cada círculo blanco corresponde a una flor fértil. En A) la inflorescencia corresponde a una umbela, donde cada nectario reproductivo se ubica en un pedicelo independiente sin flor fértil, mientras que en B) la inflorescencia corresponde a una cortamente racemosa y donde cada nectario reproductivo se ubica en un pedicelo independiente sin flor fértil (estos dos casos son exclusivos del género *Marcgravia*); en C) la inflorescencia corresponde a una cortamente racemosa, pero cada nectario reproductivo está en un pedicelo con una flor fértil (*Marcgraviastrum*); en D) la inflorescencia es largamente racemosa, pero los pedicelos son muy cortos y cada uno con un nectario reproductivo (*Norantea*); en E) si bien la inflorescencia es conspicuamente racemosa, los nectarios reproductivos se ubican en el raquis, justo por debajo de la inserción del pedicelo al raquis, condición exclusiva del género *Pseudosarcopera*; en F) las inflorescencias son espiciformes, o sea, las flores son sésiles, característica exclusiva del género *Sarcopera*; en G) la inflorescencia es conspicuamente racemosa, pero cada nectario reproductivo se ubica en un pedicelo (*Schwartzia*); en H e I) las inflorescencias son conspicuamente racemosas y en ambos casos, cada nectario reproductivo se ubica en la base del cáliz, pero nótese en H y H') que los nectarios reproductivos presentan dos apéndices auriculares, condición exclusiva del género *Souroubea*, mientras que en I) los nectarios carecen de apéndices, condición propia del género *Ruyschia*; H' e I') tomadas de Wittmack (1878), las demás son originales.

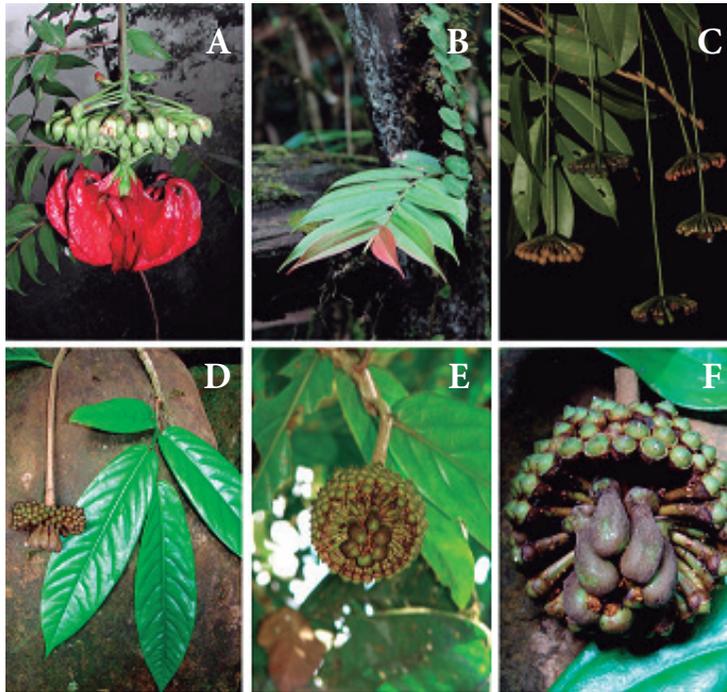


Figura 2. A) *Marcgravia stonei* Utley. B) *Marcgravia brownei* (Triana & Planch.) Krug & Urb. C) *Marcgravia pedunculosa* Triana & Planch. D, E y F) *Marcgravia roonii* S. Dressler (nótese en B y D la condición de ramas dimorfas y hojas dísticas, características propias del género *Marcgravia* L.).



Figura 3. A, B, C y D) *Marcgraviastrum macrocarpum* (G. Don) Bedell ex S. Dressler.



Figura 4. A, B, C, y D) *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch) Bedell.

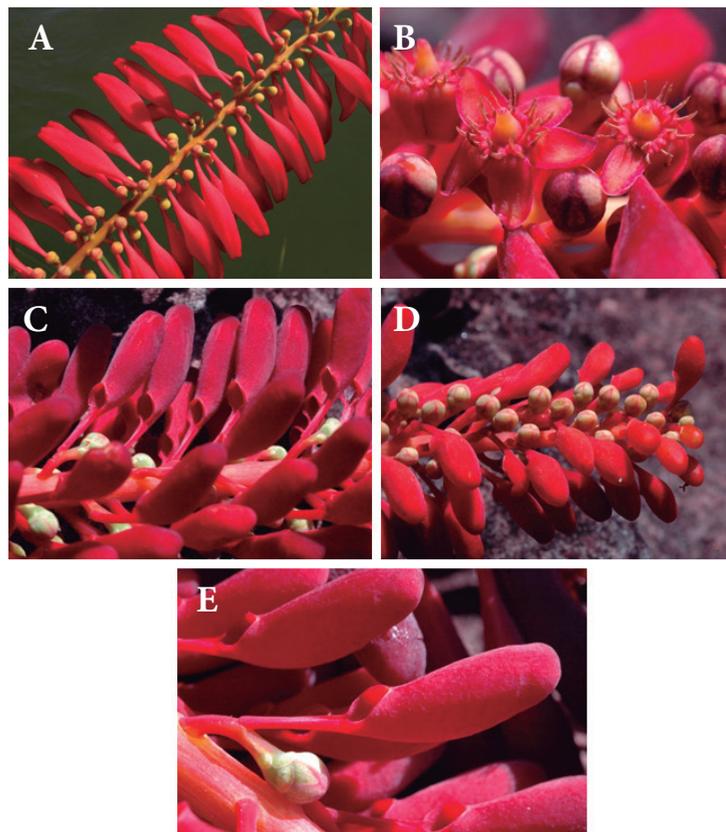


Figura 5. A, B, C, D y E) *Norantea guianensis* Aubl.

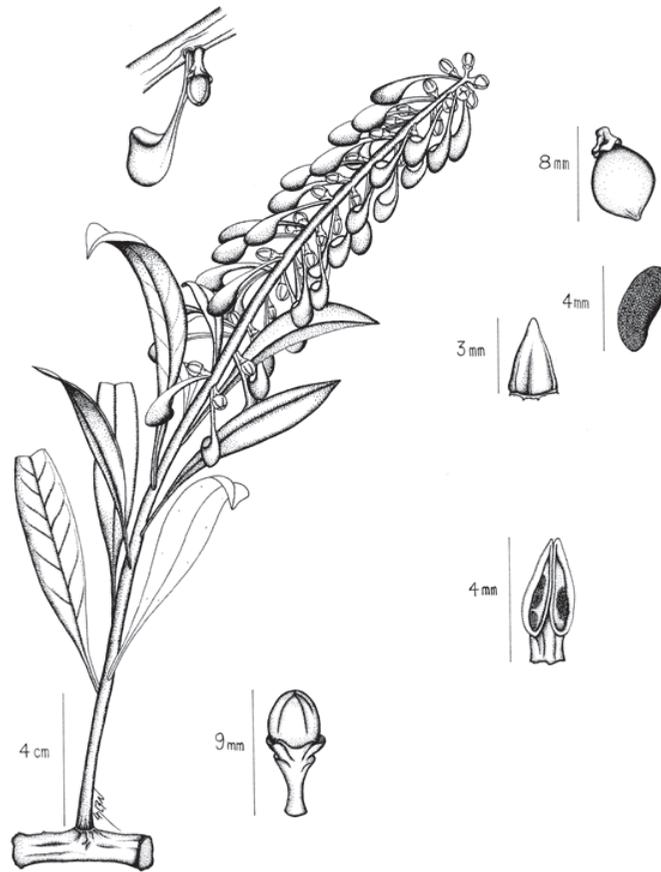


Figura 6. *Pseudosarcopera oxystylis* (Baill.) Gir.-Cañas.

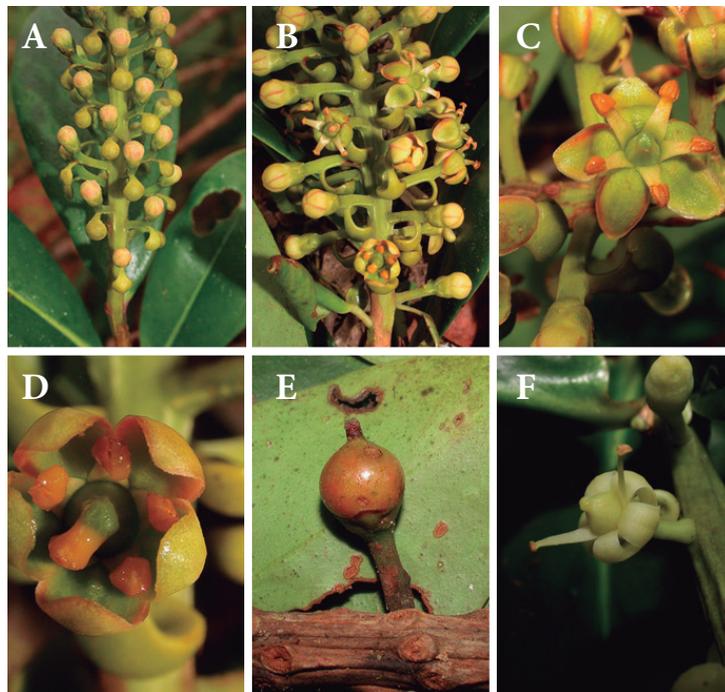


Figura 7. A, B, C, D y E) *Ruyschia moralesii* Hammel; F) *Ruyschia valerii* Standl.

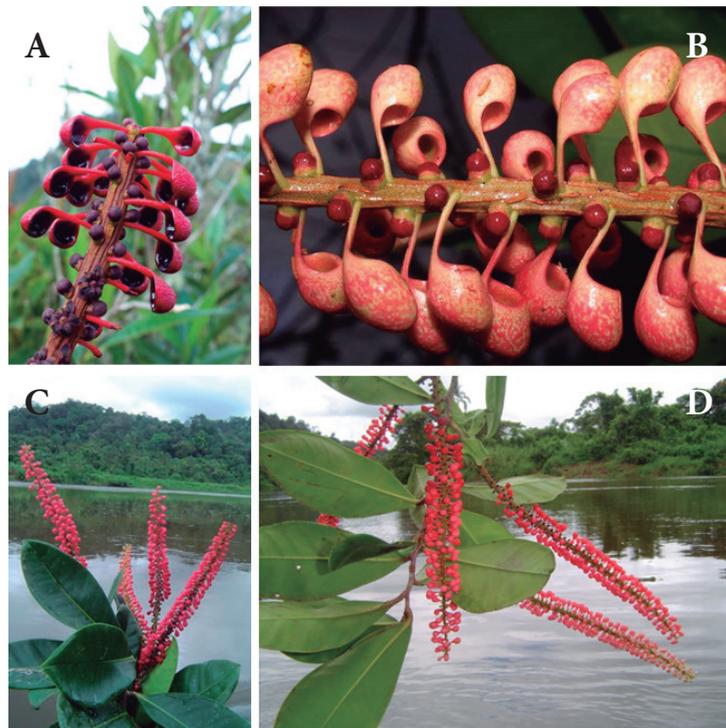


Figura 8. A) *Sarcopera anomala* (Kunth) Bedell. B) *Sarcopera sessiliflora* (Triana & Planch.) Bedell. C y D) *Sarcopera cordachida* (Ruiz & Pav. ex G. Don) Bedell ex S. Dressler.



Figura 9. A) *Schwartzia adamantium* (Cambess.) Bedell ex Gir.-Cañas. B y C) *Schwartzia antioquiensis* Gir.-Cañas. D y E) *Schwartzia brasiliensis* (Choisy) Bedell ex Gir.-Cañas.

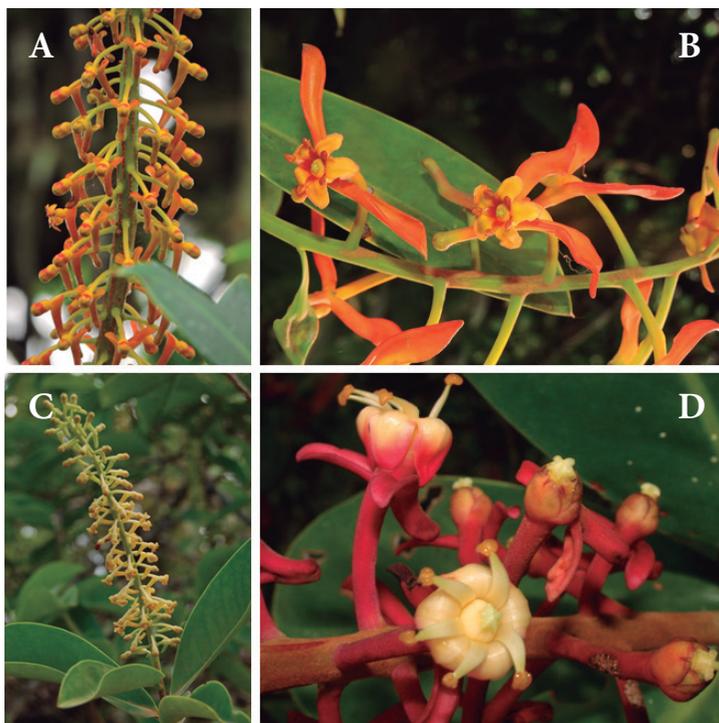


Figura 10. A) *Souroubea gilgii* V. A. Richt. B) *Souroubea sympetala* Gilg. C) *Souroubea venosa* Schery. D) *Souroubea vallicola* Woodson ex de Roen.

En cuanto a polinización se refiere, en algunas especies esta se realiza por medio de colibríes, chupamieles u otras aves tropicales, mientras que otras especies son visitadas y quizás polinizadas por lagartos, abejas, avispa, mariposas, hormigas pertenecientes a los géneros *Camponotus* (Formicinae), *Cephalotes* (Myrmicinae), *Crematogaster* (Myrmicinae) y *Dolichoderus* (Dolichoderinae), murciélagos, chuchas, zarigüellas o rabipela'os (*Didelphis marsupialis*, Didelphidae) y algunas se autopolinizan antes de la apertura de las flores (véase las referencias en Giraldo-Cañas, 2011).

El presente aporte pretende contribuir al estudio de la flora neotropical y, en especial, al conocimiento de la familia Marcgraviaceae. Se partió de la base de la hipótesis de que la forma de la inflorescencia y la ubicación diferencial de los nectarios reproductivos en la misma constituyen

la combinación para el reconocimiento y la circunscripción morfológica de los géneros de la familia. Así, se consideraron las siguientes preguntas de investigación: 1. ¿Cuántos géneros y especies componen la familia Marcgraviaceae? 2. ¿Cómo se reconocen y se delimitan sus géneros? 3. ¿Cuál es la distribución geográfica y altitudinal de sus géneros y especies? 4. ¿Hay patrones de distribución geográfica y altitudinal en esta familia? y 5. ¿Cuáles son los países con la mayor riqueza y el más alto endemismo en esta familia?

Materiales y métodos

Inventario. El inventario se realizó con base en el estudio de las colecciones de los herbarios ACAM, AFP, ANDES, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CDMB, CEN, CEPEC, COAH, COL, CR, CUVC, CHOCO, EAN, F, FAUC, FMB, G, HECASA, HFAB, HORI, HPUJ, HUA, HUC, HUQ, IAN, IBGE, INPA, IPA,

JAUM, LLANOS, MEDEL, MEXU, MO, MOL, MPU, NY, PSO, QCA, R, RB, RSA, SI, SP, SURCO, TOLI, UDBC, UIS, UPTC, US, VALLE y VEN -abreviados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990)-, y adicionalmente, se consultaron numerosas fuentes bibliográficas (véase Referencias), entre estas los catálogos de las Américas (Ulloa Ulloa *et al.*, 2017), Antillas Menores (Howard, 1989), Belice (Balick *et al.*, 2000), Bolivia (Jørgensen *et al.*, 2014), Brasil (Campostrini Forzza y Leitman, 2010), Colombia (Bernal *et al.*, 2016), Costa Rica (Hammel *et al.*, 2007), Dominica (Nicolson, 1991), Ecuador (Jørgensen y León-Yáñez, 1999), Guayana Francesa (Mori *et al.*, 2002), Guyanas (van Roosmalen, 1985; Funk *et al.*, 2007), México (Villaseñor, 2016), Nicaragua (Stevens *et al.*, 2001), Panamá (Correa *et al.*, 2004), Perú (Brako y Zarucchi, 1993), Puerto Rico e Islas Vírgenes (Acevedo-Rodríguez, 2005) y Venezuela (Hokche *et al.*, 2008), así como la tesis no publicada de Bedell (1985). La información del catálogo está discriminada en varios componentes [nombre aceptado en negritas; sinónimos (Sin.); referencia (Ref.), la cual consiste, en la mayoría de los casos, en un ejemplar testigo con el acrónimo del herbario, o raramente, en una fuente bibliográfica; gradiente altitudinal en el cual crece la especie (gradientes discriminados con una amplitud de 500 m cada uno); país en donde se ha documentado la especie; notas (las cuales pueden ser de índole taxonómica o de distribución geográfica)]. Es necesario destacar que el estatus de reconocimiento taxonómico para *Marcgravia fosbergiana* J. Ewan y *Marcgravia goudotiana* (Triana & Planch.) de Roon,

permanece incierto y por lo tanto, estas especies no se incluyeron en los análisis de riqueza.

Concepto de especie. Se adoptó el concepto morfológico de especie, con base en los postulados de Crisci (1994), McDade (1995), Wiens y Servedio (2000), Uribe Meléndez (2008) y Giraldo-Cañas (2011).

Intervalos altitudinales. Con relación a la consideración de los intervalos altitudinales, hay que destacar que se discriminaron arbitrariamente con una amplitud de 500 m. Tal elección se hizo con base en el uso frecuente de intervalos con esta amplitud en diferentes investigaciones en gradientes altitudinales (véanse las referencias en Giraldo-Cañas, 2013), lo cual facilita las comparaciones de riqueza, diversidad y endemismo entre diferentes grupos biológicos.

Resultados y discusión

División y circunscripción taxonómicas. Esta familia está dividida en dos subfamilias, Marcgravioideae (la cual incluye solo el género tipo) y Noranteoideae, que está a su vez dividida en dos tribus, Ruyschieae con dos géneros, *Ruyschia* Jacq. y *Souroubea* Aubl., y Noranteeae, con los géneros *Marcgraviastrum* (Wittm. ex Szyszyl.) de Roon & S. Dressler, *Norantea* Aubl., *Pseudosarcopera* Gir.-Cañas, *Sarcopera* Bedell y *Schwartzia* Vell. (Ward y Price, 2002; Giraldo Cañas, 2011) (véanse la clave y las Figuras 1-10). La circunscripción morfológica de los géneros de la familia se presenta en la Tabla 1.

Tabla 1. Características y circunscripción morfológica de los géneros de la familia Marcgraviaceae. *: En *Marcgravia* cada nectario reproductivo no posee flor fértil, aunque en algunos casos esta puede aparecer en forma rudimentaria, mientras que en los restantes siete géneros cada nectario reproductivo tiene una flor fértil.

Género	Filotaxis	Tipo de inflorescencia	Forma y posición del nectario reproductivo	Flores	Ovario y número de estambres	Subfamilia y tribu	Distribución geográfica
<i>Marcgravia</i> *	Hojas distícas	Umbelada (solo cortamente racemosa en <i>Marcgravia</i> grupo <i>Galeatae</i>)	Tubular a sacciforme; en pedicelos independientes sin flor fértil	Tetrámeras (la corola forma una caliptra caediza)	Ovario 3-20-locular; estambres 6-65	Marcgravioideae	Desde el centro-sur de México hasta Bolivia y el sur de Brasil, así como en las Antillas Mayores y las Antillas Menores
<i>Marcgraviastrum</i>	Hojas espiraladas	Pseudoumbeladas (inflorescencias muy cortamente racemosas)	Tubular a sacciforme; en los pedicelos	Pentámeras	Ovario 5-9-locular; estambres 10-75	Noranteoideae, Noranteae	Desde Centroamérica (Costa Rica, Honduras, Nicaragua, Panamá) hasta Sudamérica (Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú, Surinam, Venezuela) (no se ha hallado en las Antillas)
<i>Norantea</i>	Hojas espiraladas	Racemosa	Tubular, sacciforme, cilíndrico o clavado; en los pedicelos	Pentámeras	Ovario 5-locular; estambres 15-38	Noranteoideae, Noranteae	Trinidad y Tobago y Sudamérica (Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú, Surinam, y Venezuela)
<i>Pseudosarcopera</i>	Hojas espiraladas	Racemosa	Sacciforme a galeado; en el raquis, justo por debajo de la inserción del pedicelo al raquis	Pentámeras	Ovario 3-4-locular; estambres 8-14	Noranteoideae, Noranteae	Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia

Cont. **Tabla 1.** Características y circunscripción morfológica de los géneros de la familia Marcgraviaceae. *: En *Marcgravia* cada nectario reproductivo no posee flor fértil, aunque en algunos casos esta puede aparecer en forma rudimentaria, mientras que en los restantes siete géneros cada nectario reproductivo tiene una flor fértil.

Género	Filotaxis	Tipo de inflorescencia	Forma y posición del nectario reproductivo	Flores	Ovario y número de estambres	Subfamilia y tribu	Distribución geográfica
<i>Ruyschia</i>	Hojas espiraladas	Racemosa	Giboso a subgloboso; en la base de la flor, raramente en el pedicelo (a 1-2 mm del cáliz)	Pentámeras	Ovario 2-(3-4)-locular; estambres 3 o 5	Noranteoideae, Ruyschieae	Sur de México, Centroamérica, Andes (Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia) y Antillas Menores
<i>Sarcopera</i>	Hojas espiraladas	Espiciforme	Ciatiforme, cocleariforme, cupuliforme o sacciforme; en el raquis o en la base de la flor	Pentámeras	Ovario 2-3-(5)-locular; estambres 6-30	Noranteoideae, Noranteae	Desde Centroamérica (Costa Rica, Honduras, Nicaragua y Panamá) hasta Sudamérica (Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Perú, Venezuela) (no se ha hallado en las Antillas)
<i>Schwartzia</i>	Hojas espiraladas	Racemosa	Sacciforme, tubular, cimbiforme, ciatiforme, cocleariforme, galeado, cuculado, urceolado o ventricoso; en los pedicelos	Pentámeras	Ovario 3-5-locular; estambres 10-80 (sólo una especie presenta 5 estambres)	Noranteoideae, Noranteae	Desde Costa Rica hasta Bolivia y el sur de Brasil, así como en las Antillas Menores (Dominica, Guadalupe, St. Vincent, Trinidad y Tobago) y Venezuela
<i>Souroubea</i>	Hojas espiraladas	Racemosa	Tubular a sacciforme, con aurículas; en la base de la flor	Pentámeras (raramente 3-6-meras)	Ovario 3-5-locular; estambres 3 ó 5	Noranteoideae, Ruyschieae	Centro-sur de México, Centroamérica y Sudamérica (Colombia, Venezuela, Ecuador, Guyana, Perú, Brasil y Bolivia) (no se ha hallado en las Antillas)

Clave para separar los ocho géneros de las Marcgraviaceae

1. Hojas dísticas; flores con cuatro sépalos y cuatro pétalos; pétalos connatos en una caliptra caediza; cada nectario reproductivo sin flor fértil (en la mayoría de los casos la flor aparece en forma rudimentaria en la porción distal del nectario)
..... *Marcgravia*
- 1'. Hojas espiraladas; flores con cinco sépalos y cinco pétalos; pétalos libres o parcialmente connatos en la base; generalmente cada nectario reproductivo con una flor fértil 2
2. Nectario reproductivo sobre el raquis justo por debajo de la unión del pedicelo al raquis o de la flor al raquis 3
- 2'. Nectario reproductivo sobre el pedicelo o en la base del cáliz 4
3. Flores sésiles (inflorescencias espiciformes)
..... *Sarcopera*
- 3'. Flores pediceladas (inflorescencias racemosas) ...
..... *Pseudosarcopera*
4. Inflorescencias umbeladas a subumbeladas
..... *Marcgraviastrum*
- 4'. Inflorescencias conspicuamente racemosas 5
5. Nectario reproductivo ubicado en la base de la flor (raramente a 1-2 mm de la base del cáliz) 6
- 5'. Nectario reproductivo ubicado en el pedicelo ...
..... 7
6. Nectario reproductivo auriculado, tubular a sacciforme *Souroubea*
- 6'. Nectario reproductivo sin aurículas, giboso a subgloboso *Ruyschia*
7. Flores largamente pediceladas, pedicelo de 1,4-9 cm de longitud; nectarios reproductivos localizados en la porción media a proximal del

pedicelo, raramente en la porción distal pero nunca cercanos al cáliz, con un pedículo de 0-7 mm de longitud *Schwartzia*

7'. Flores cortamente pediceladas, pedicelo de 0,3-1 cm de longitud; nectarios reproductivos localizados en el tercio proximal o en la porción media a distal del pedicelo, con un pedículo de 5-20 mm de longitud *Norantea*

Un nuevo sinónimo

Basándose en el estudio de los materiales tipo y otras colecciones obtenidas en varios países, se propone aquí reducir el binomio *Marcgraviastrum pendulum* (Lanj. & Heerdt) Bedell a la sinonimia de *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell, toda vez que dichos materiales solo exhiben diferencias poblacionales y de distribución geográfica que corresponden a meras variantes ambientales y latitudinales y en ningún momento, corresponden a verdaderas diferencias discretas como para reconocer dos especies diferentes.

Marcgraviastrum mixtum (Triana & Planch.) Bedell, *Bot. Jahrb. Syst.*, 119(3), 332. 1997. *Norantea mixta* Triana & Planch., *Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 4* (17), 374. 1862. Tipo: Colombia (Nueva Granada). Cundinamarca. Andes de Bogotá, Susumuco, 1000 m, años 1851-1857, J. J. Triana s. n. (holotipo MPU!, isotipo P!).

Norantea pendula Lanj. & Heerdt, *Recueil Trav. Bot. Néerl.*, 37, 282. 1940. *Marcgraviastrum pendulum* (Lanj. & Heerdt) Bedell, *Novon*, 9(2), 252. 1999. Tipo: Surinam: in the mountains of Emmagebergte, Top II, 700 m, 11 mar 1922, B.W. 5682 (holotipo U!), *syn. nov.*

Especímenes adicionales examinados:

Bolivia: B. A. Krukoff 10522 (NY); J. C. Solomon 10738 (MO, NY); O. Buchtien 7611 (US).

Brasil: J. Pipoly et al. 6621 (INPA, MO, NY, US); J. Pipoly et al. 6656, 6659 (INPA, NY); G. T. Prance et al. 28799 (INPA, NY); G. T. Prance et al. 9766 (INPA, MO, NY).

Colombia: *R. Callejas et al.* 3431 (HUA, NY); *R. Callejas et al.* 8747 (HUA, NY); *R. Fonnegra et al.* 1822 (HUA, NY); *D. Giraldo-Cañas* 623 (HUA, MO); *D. Giraldo-Cañas et al.* 3110 (HUA); *D. Giraldo-Cañas et al.* 3306 (COL); *J. J. Hernández* 510 (4) (HUA, NY); *J. Zarucchi et al.* 5098 (CHOCO, HUA, MO, NY); *M. F. González et al.* 318 (COL); *A. E. Lawrance* 504 (NY, US); *P. A. Gil-L. et al.* 1208 (UPTC); *J. Fuertes et al.* 265 (COL); *J. C. Granados-Tochay et al.* 814 (COL); *J. Ospina & F. García* 1959 (COL); *A. S. Barclay et al.* 3756 (US); *R. Echeverry* 1482 (TOLI); *G. Galeano et al.* 642 (COL); *D. Giraldo-Cañas* 5028 (COL); *F. R. Fosberg & L. R. Holdridge* 19353 (NY, US); *J. M. Campo-K.* 1291 (COL); *M. S. Jaimes et al.* 441 (COL); *J. M. Idrobo* 1007 (COL, NY); *L. Quiñones & N. P. Romero* 1829 (LLANOS); *D. Giraldo-Cañas et al.* 2200a (COL); *D. Macías et al.* 1660 (COL); *J. Betancur et al.* 10841 (COL); *E. P. Killip* 19042 (NY, US); *H. García-Barriga & G. Stout* 18906 (COL); *R. Hurtado* 115 (US); *I. Cabrera* 7577 (CUVC); *W. Devia et al.* 2933 (COL, MO); *J. C. Mutis* 4472 (MA, US).

Ecuador: *B. Boom et al.* 7814 (NY, QCA); *W. H. Camp E-1* (NY); *J. L. Luteyn* 8371 (NY); *L. Holm-Nielsen et al.* 4046 (NY).

Guayana Francesa: *G. Cremers* 11629 (US); *J. J. de Granville et al.* 10759 (NY, US).

Guyana: *B. Maguire* 23519 (NY); *S. S. Tillett et al.* 45882 (NY); *M. J. Jansen-Jacobs et al.* 3435 (COL, NY, US); *M. J. Jansen-Jacobs et al.* 3577 (NY); *J. J. Pipoly* 9952 (NY).

Perú: *A. Gentry et al.* 61102 (MO, NY); *J. Schunke* 5092 (NY, US); *B. Stein* 2397 (MO, NY); *S. McDaniel* 22381 (NY); *J. Schunke* 9212 (MO, NY); *J. Schunke* 6229 (NY); *L. Williams* 6999 (F).

Venezuela: *B. Maguire* 34972 (NY); *B. Maguire et al.* 46979 (COL, NY, VEN); *J. A. Steyermark* 90181 (COL, NY, US, VEN); *J. A. Steyermark* 106112 (NY, VEN); *L. J. Dorr et al.* 5676 (NY); *A. L. Bernardi* 2259, 2759 (NY); *A. Jahn* 980 (NY, US); *S. López-Palacios* 1639 (NY, VEN); *A. L. Bernardi s.n.* (NY, VEN); *L. J. Dorr* 7145 (NY, VEN).

Diversidad de la familia. La familia Marcgraviaceae está constituida por 136 especies, distribuidas en 8 géneros (Tabla 2). El género más rico es *Marcgravia* L. con 64 especies, seguido por *Souroubea* Aubl. (20 especies), *Schwartzia* Vell. (19 especies), *Marcgraviastrum* (Wittm. ex Szyszyl.) de Roon & S. Dressler (14 especies), *Ruyschia* Jacq. (9 especies), *Sarcopera* Bedell (7 especies), *Pseudosarcopera* Gir.-Cañas (2 especies) y *Norantea* Aubl. (1 especie) (Tabla 2).

Riqueza por país. Los países con el mayor número de especies son Colombia (56 especies), Brasil (39), Ecuador (36), Perú (30), Costa Rica (29), Panamá (24), Venezuela (24) y Bolivia (17) (Tabla 3). Así, el centro de diversidad más importante de la familia se localiza en el noroeste de Suramérica (Colombia, Ecuador y Perú), y el segundo centro corresponde a Brasil.

Es necesario destacar nuevos o inadvertidos registros para las floras de Brasil (*Marcgravia maguirei* de Roon, *Marcgravia myriostigma* Triana & Planch., *Marcgravia punctifolia* S. Dressler, *Marcgravia sororopaniana* Steyermark y *Marcgravia zonopunctata* S. Dressler), Colombia (*Marcgravia punctifolia* S. Dressler) y Perú (*Marcgravia pedunculosa* Triana & Planch. y *Marcgravia purpurea* I. W. Bailey). Entre tanto, de Brasil se excluyen tres especies (*Marcgravia rectiflora* Triana & Planch., *Marcgravia trinitatis* C. Presl y *Marcgravia umbellata* L.), de Colombia se excluyen tres especies [*Marcgravia magnibracteata* Lanj. & Heerdt, *Marcgravia umbellata* L. y *Schwartzia weddelliana* (Baill.) Bedell], de Costa Rica se excluye una especie [*Schwartzia weddelliana* (Baill.) Bedell], de Guyana se excluye una especie (*Marcgravia umbellata* L.) y de Panamá se excluye una especie [*Schwartzia jimenezii* (Standl.) Bedell] (véase el Anexo 1 para las referencias que respaldan estos registros y estas exclusiones).

Endemismo por país. Los países con el mayor número de especies endémicas son Brasil (15 especies), Colombia (11), Costa Rica (6), Ecuador

(6) y Perú (5) (Tabla 3). Muchas de estas especies endémicas son muy raras, ya que solo se conocen del material tipo o de escasos especímenes y muchas de estas, además, presentan distribuciones muy restringidas (Giraldo-Cañas, 2011), lo que lleva a pensar en que muchas de estas

especies presentarían categorías de riesgo de extinción muy altas, aunque esta situación no se aborda aquí. Cabe destacar que la mayoría de las especies endémicas, independientemente del país, se ubican por debajo de los 500 metros de altitud (Anexo 1).

Tabla 2. Riqueza de especies por género en la familia neotropical Marcgraviaceae.

Género	Número reconocido de especies (Dressler, 2004a, 2004b)	Número reconocido de especies (Christenhusz <i>et al.</i> , 2017)	Número reconocido de especies (Ulloa <i>et al.</i> , 2017)	Número actual de especies (este estudio)
<i>Caracasia</i>	0	2	0	0 (incluido en <i>Ruyschia</i>)
<i>Marcgravia</i>	60	60	66	64
<i>Marcgraviastrum</i>	15	15	15	14
<i>Norantea</i>	2	2	2	1
<i>Pseudosarcopera</i>	0	0	0	2
<i>Ruyschia</i>	7	5	8	9
<i>Sarcopera</i>	10	10	8	7
<i>Schwartzia</i>	14	18	20	19
<i>Souroubea</i>	19	19	19	20
Total	127	131	138	136

Tabla 3. Riqueza de especies de Marcgraviaceae por país o colonia en América y el Caribe. *: Este trabajo; **: La suma de la columna central es superior a 136 especies, ya que muchas especies están presentes en varios países.

País (región o colonia)	Número actual de especies*	Número actual de especies endémicas*
Antigua	1	0
Belice	7	0
Bolivia	17	1
Brasil	39	15
Colombia	56	11

Cont. **Tabla 3.** Riqueza de especies de Marcgraviaceae por país o colonia en América y el Caribe. *: Este trabajo; **: La suma de la columna central es superior a 136 especies, ya que muchas especies están presentes en varios países.

País (región o colonia)	Número actual de especies*	Número actual de especies endémicas*
Costa Rica	29	6
Cuba	3	1
Dominica	5	0
Ecuador	36	6
El Salvador	1	0
Grenada	1	0
Guadalupe	4	0
Guatemala	9	0
Guayana Francesa	9	0
Guyana	10	0
Haití	3	0
Honduras	8	0
Jamaica	2	0
Martinica	4	0
México	8	1
Montserrat	2	0
Nicaragua	10	0
Panamá	24	1
Perú	30	5
Puerto Rico	2	1
República Dominicana	4	1
Saba	1	0
Santa Lucía	3	0
St. Vincent	2	0
Surinam	7	0
Tortola	1	0
Trinidad y Tobago	7	1
Venezuela	24	3
Total	136**	

Riqueza por gradiente altitudinal. La familia se encuentra distribuida desde el nivel del mar hasta casi los 3000 metros de altitud (Tabla 4); no obstante, se encuentra más diversificada en las tierras bajas y medias (0-1500 metros de altitud) y su representatividad va disminuyendo a medida que se incrementa el gradiente altitudinal, desde 88 especies en el primer intervalo altitudinal (0-500 m) hasta solo 7 especies en el último intervalo (2500-3000 m) ($y = -0,034x + 105,5$; $R^2 = 0,937$) (Tabla 4); igual patrón es exhibido por los géneros *Marcgravia*, *Marcgraviastrum* y *Souroubea*.

Por su parte, el género *Schwartzia* se aleja de este patrón (Tabla 4), toda vez que su mayor expresión de riqueza específica se alcanza en las tierras medias (1000-1500 metros de altitud: 13 especies; 1500-2000 metros de altitud: 10 especies), lo que concuerda con el “efecto del dominio medio” (véase las referencias en Giraldo-Cañas, 2013), el cual contempla que la mayor riqueza y la mayor diversidad de especies se encuentra en las

alturas intermedias, como el caso de la riqueza de mariposas en la serranía de Perijá (Colombia), en el caso de varios grupos de vertebrados y plantas vasculares (Acanthaceae, Bromeliaceae, Pteridophyta, Solanaceae), o en el caso de las especies de la familia Frullaniaceae de las hepáticas en áreas montanas neotropicales (véanse las referencias en Giraldo-Cañas, 2013). Los demás géneros no exhiben patrones particulares en cuanto a su distribución altitudinal (Anexo 1, Tabla 4).

Así, el patrón de la riqueza de esta familia en el Neotrópico va disminuyendo a medida que aumenta la altitud, situación que se ajusta a la regla de Rapoport (véase Stevens, 1992; Sanders, 2002; Guerrero y Sarmiento, 2010), lo cual se traduce en un alto recambio de las especies a medida que aumenta el gradiente altitudinal. En otras palabras, con base en el ajuste a la regla de Rapoport de los datos sobre la distribución altitudinal de las Marcgraviaceae, se deduce que

Tabla 4. Riqueza de especies de Marcgraviaceae por gradiente altitudinal en el Neotrópico, con las respectivas ecuaciones para estimar la riqueza por gradiente altitudinal. *: La suma de la segunda columna es superior 136 especies, ya que muchas especies están presentes en varios gradientes altitudinales (igual situación se da para los géneros).

Gradiente altitudinal (m)	Número de especies totales* ($y = -0,034x + 105,500$; $R^2 = 0,937$)	Número de especies de <i>Marcgravia</i> ($y = -0,019x + 53,130$; $R^2 = 0,983$)	Número de especies de <i>Marcgraviastrum</i> ($y = -0,003x + 10,550$; $R^2 = 0,835$)	Número de especies de <i>Norantea</i> (no se calculó la fórmula, ya que se trata de una sola especie)	Número de especies de <i>Pseudosarcopera</i> (no se calculó la fórmula, ya que se trata de solo 2 especies)	Número de especies de <i>Ruyschia</i> ($y = -0,000x + 4,947$; $R^2 = 0,188$)	Número de especies de <i>Sarcopera</i> ($y = -0,002x + 7,861$; $R^2 = 0,856$)	Número de especies de <i>Schwartzia</i> ($y = -0,002x + 10,420$; $R^2 = 0,215$)	Número de especies de <i>Souroubea</i> ($y = -0,005x + 16,900$; $R^2 = 0,956$)
0-500	88	48	9	1	1	4	6	5	14
500-1000	80	39	7	1	0	4	6	9	14
1000-1500	74	31	9	1	0	4	6	13	10
1500-2000	54	19	5	1	1	6	4	10	8
2000-2500	22	6	2	0	1	4	1	5	3
2500-3000	7	3	1	0	1	1	0	0	1
Total	136*	64	14	1	2	9	7	19	20

muchas de las especies presentan tolerancias estrechas (alto recambio de especies).

Las especies que alcanzan los mayores gradientes altitudinales son *Marcgravia brownei* (Triana & Planch.) Krug & Urb. (0-3000 m), *Marcgravia helverseniana* S. Dressler & Tschapka (1500-2500 m), *Marcgravia serrae* de Roon (0-3000 m), *Marcgravia sororopaniana* Steyererm. (0-2500 m), *Marcgravia trianae* Baill. (1000-3000 m), *Marcgraviastrum macrocarpum* (G. Don) Bedell ex S. Dressler (1000-3000 m), *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell (0-2500 m), *Pseudosarcopera oxystylis* (Baill.) Gir.-Cañas (1500-3000 m), *Ruyschia pilophora* Triana & Planch. (1500-3000 m), *Ruyschia tremadena* (Ernst) Lundell (0-2500 m), *Sarcopera anomala* (Kunth) Bedell (0-2500 m), *Souroubea fragilis* de Roon (0-3000 m) y *Souroubea loczyi* (V. A. Richt.) de Roon (0-2500 m).

Especies con mayor amplitud de distribución latitudinal. *Marcgravia brownei* (Triana & Planch.) Krug & Urb. [desde México hasta Sudamérica (Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela)], *Marcgravia caudata* Triana & Planch. (desde Costa Rica hasta Ecuador), *Marcgravia crenata* Poepp. ex Wittm. (desde Costa Rica hasta Brasil y Perú), *Marcgravia nepenthoides* Seem. (desde México hasta el noroeste de Colombia), *Marcgravia nervosa* Triana & Planch. (desde Nicaragua hasta Ecuador), *Marcgravia pedunculosa* Triana & Planch. (Sudamérica tropical), *Marcgravia pittieri* Gilg (desde México hasta Panamá), *Marcgravia purpurea* I. W. Bailey (Sudamérica tropical), *Marcgravia roonii* S. Dressler (desde Costa Rica hasta Ecuador), *Marcgravia weberbaueri* Gilg (desde Colombia hasta Bolivia), *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell (Sudamérica tropical), *Marcgraviastrum subsessile* (Benth.) Bedell (desde Honduras y Nicaragua hasta Ecuador), *Norantea guianensis* Aubl. (Sudamérica tropical y Trinidad y Tobago), *Sarcopera anomala* (Kunth) Bedell (desde Colombia hasta Bolivia), *Sarcopera sessiliflora* (Triana & Planch.) Bedell (desde Honduras y Nicaragua hasta Ecuador), *Souroubea corallina* (Mart.) de Roon (Sudamérica tropical), *Souroubea dasystachya* Gilg & Werderm.

(Sudamérica tropical), *Souroubea guianensis* Aubl. (Sudamérica tropical), *Souroubea loczyi* (V. A. Richt.) de Roon (desde México hasta Panamá), *Souroubea sympetala* Gilg (desde Belice hasta Perú y Venezuela) y *Souroubea vallicola* Woodson ex de Roon (desde Costa Rica hasta Ecuador) (Anexo 1). Entre tanto, representantes de los tres géneros restantes (*Pseudosarcopera*, *Ruyschia* y *Schwartzia*) exhiben distribuciones más estrechas.

Conclusiones

Los países con el mayor número de especies son Colombia (56 especies), Brasil (39), Ecuador (36), Perú (30), Costa Rica (29), Panamá (24), Venezuela (24) y Bolivia (17), mientras que los países con el mayor número de especies endémicas son Brasil (15), Colombia (11), Costa Rica (6), Ecuador (6) y Perú (5). Los nuevos o inadvertidos registros, así como las exclusiones para las floras de Brasil, Colombia, Costa Rica, Guyana, Panamá y Perú, ayudan a ampliar los inventarios vegetales de dichos países. La familia se encuentra más diversificada en las tierras bajas y medias (0-1500 metros de altitud), con su principal centro de diversidad localizado en el noroeste de Suramérica (Colombia, Ecuador y Perú) y un segundo centro en Brasil. Con base en los datos aquí analizados, la familia en conjunto queda reconocida por 8 géneros y 136 especies. La hipótesis de trabajo se acepta, ya que la forma de la inflorescencia y la ubicación diferencial de los nectarios reproductivos en la misma constituyen la combinación para el reconocimiento y la circunscripción morfológica de los ocho géneros de la familia. Se hace evidente continuar con los estudios taxonómicos en la familia, ya que aún persisten vacíos, principalmente en el género *Marcgravia*, así como en la separación o la unificación de los géneros *Ruyschia* y *Souroubea*.

Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo reconocimiento al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A los curadores de los herbarios ACAM, AFP,

ANDES, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CDMB, CEN, CEPEC, COAH, COL, CR, CUVC, CHOCO, EAN, F, FAUC, FMB, G, HECASA, HFAB, HORI, HPUJ, HUA, HUC, HUQ, IAN, IBGE, INPA, IPA, JAUM, LLANOS, MEDEL, MEXU, MO, MOL, MPU, NY, PSO, QCA, R, RB, RSA, SI, SP, SURCO, TOLI, UDBC, UIS, UPTC, US, VALLE y VEN, por los préstamos enviados o por su grata colaboración durante la visita a sus instalaciones. A la Asociación Colombiana de Herbarios (ACH) por la financiación de numerosos viajes a la mayoría de los herbarios colombianos. A los herbarios de los jardines botánicos Rancho Santa Ana (RSA) (Claremont, California, EE.UU.) y Missouri "MO" (St. Louis, Missouri, EE.UU.), así como al Herbario Nacional de los EE.UU. (US, Smithsonian Institution, Washington D. C.) por las facilidades económicas brindadas para las visitas a sus instalaciones. Al Dr. Stefan Dressler (FR), por su valiosa y permanente colaboración y además, por la determinación, confirmación o corrección taxonómica de ejemplares durante su visita al Herbario Nacional Colombiano (COL) en el año 2009. A los siguientes investigadores por permitir el uso de sus bellas fotografías: Dr. Barry Hammel (MO, Figuras 7, 8B y 10), Dr. Klaus Mehlreter (México, Figura 2A), Dr. Gustavo Shimizu (Brasil, Figura 5A), Dr. Gregório Ceccantini (Brasil, Figuras 5B-E), Prof. William Ariza (Universidad Distrital de Bogotá, Figuras 2D-F), Julio Betancur (COL, Figuras 9B-C), Dr. José Iranildo Miranda de Melo (Universidade Estadual da Paraíba, Brasil, Figura 9E), Dr. Pedro Fiaschi (Lab. Sistemática Vegetal, depto. de Botânica, Campus Universitário, Florianópolis, Brasil, Figura 9A), Dr. Manuel Pereira Costa (Brasil, Figura 9D), Jorge Contreras (COL, Figura 4), Juan Manuel Campo (COL, Figura 2C), Juan Carlos Arias (COL, Figura 3), Rubén Darío Palacio (Icesi, Cali, Figura 8A), William G. Vargas (Cali, Figuras 8C-D). A los evaluadores por sus valiosos y acertados comentarios. Esta contribución se deriva del proyecto "Estudios sistemáticos en el complejo *Norantea* Aubl. (Marcgraviaceae). Parte II", de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C. Al comité editorial de la revista *Biota Colombiana* por su permanente colaboración y apoyo.

Referencias

- Acevedo-Rodríguez, P. (2005). Vines and climbing plants of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Contributions from the United States National Herbarium*, 51, 1-483.
- Balick, M. J., Nee, M. H. y Atha, D. E. (2000). Checklist of the vascular plants of Belize with common names and uses. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 85, 1-217.
- Bedell, H. G. (1985). *A generic revision of Marcgraviaceae I. The Norantea complex* (Tesis de grado). College Park, Maryland: University of Maryland. (inéedita).
- Bedell, H. G. (1989). Marcgraviaceae. En Howard, R. (Ed.). *Flora of the Lesser Antilles*, 5, 300-310.
- Bernal, R., Gradstein, S. R. y Celis, M. (Eds.). (2016). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Volúmenes I y II. Bogotá D. C.: Universidad Nacional de Colombia, facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales.
- Brako, L. y Zarucchi, J. L. (Eds.). (1993). Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 45, 1-1286.
- Campostrini Forzza, R. y Leitman, P. (Coord.). (2010). *Catálogo de plantas e fungos do Brasil, volúmenes 1 y 2*. Río de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Castro Souza, V. (2010). Marcgraviaceae. En Campostrini Forzza, R. y Leitman, P. (Coord.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*, 2, 1234-1235. Río de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F. y Chase, M. W. (2017). *Plants of the world. An illustrated encyclopedia of vascular plants*. Kew: Kew Publishing, Royal Botanic Gardens.
- Correa, M. D., Galdames, C. y de Stapf, M. S. (2004). *Catálogo de las plantas vasculares de Panamá*. Bogotá D.C.: Universidad de Panamá-Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

- Crisci, J. (1994). La especie: realidad y conceptos. En Llorente Bousquets, J. y Luna, I. (Comp.). *Taxonomía biológica*. Pp. 53-64. México D. F.: Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica.
- de Roon, A. C. (2005). A new species of *Ruyschia* (Marcgraviaceae) from the South American Andes. *Novon*, 15, 414-417.
- Dressler, S. (1997). Lectotypification of *Marcgravia rectiflora* (Marcgraviaceae). *Taxon*, 46, 109-110.
- Dressler, S. (1998). A new species of *Marcgravia* (Marcgraviaceae) from Venezuelan Guayana. *Novon*, 8, 137-139.
- Dressler, S. (2000). A new species of *Marcgravia* (Marcgraviaceae) from Amazonia with some notes on the *Galeatae* group including a key. *Willdenowia*, 30(2), 369-374.
- Dressler, S. (2001). Marcgraviaceae. En Steyermark, J., Berry, P. y Holst, B. (Eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*, 6, 248-260.
- Dressler, S. (2004a). Marcgraviaceae. En Smith, N., Mori, S. A., Henderson, A., Stevenson, D. W. y Heald, S. V. (Eds.). *Flowering Plants of the Neotropics*. Pp. 236-239. Princeton: Princeton University Press.
- Dressler, S. (2004b). Marcgraviaceae. En Kubizki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants-Dicotyledons, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales*. Pp. 258-265. Berlín: Springer.
- Ewan, J. (1951). Taxonomic notes on various species of Musaceae, Marcgraviaceae, Guttiferae, and Solanaceae of Colombia. *Natural History, Miscellanea (The Chicago Academy of Sciences)*, (88), 1-9.
- Font Quer, P. (1964). *Botánica pintoresca*. Barcelona: Ed. Ramón Sopena, S. A.
- Funk, V., Hollowell, T., Berry, P., Kelloff, C. y Alexander, S. N. (2007). Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana). *Contributions from the United States National Herbarium*, 55, 1-584.
- Gilg, E. y Werdermann, E. (1925). Marcgraviaceae. En Engler, A. y Prantl, K. (Eds.). *Natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 21: 94-106.
- Giraldo-Cañas, D. (2007). Un nuevo género de la familia neotropical Marcgraviaceae (Ericales) y circunscripción del Complejo *Norantea*. *Caldasia*, 29, 203-217.
- Giraldo-Cañas, D. (2011). Estudios morfológicos y taxonómicos en el complejo *Norantea* (Marcgraviaceae): Revisión de *Norantea*, *Pseudosarcopera* y *Schwartzia*. Biblioteca José Jerónimo Triana, 22, 1-176. Bogotá D. C.: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Giraldo-Cañas, D. (2013). Las gramíneas en Colombia: Riqueza, distribución, endemismo, invasión, migración, usos y taxonomías populares. *Biblioteca José Jerónimo Triana* 26: 1-380. Bogotá D. C.: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Giraldo-Cañas, D. y Dressler, S. (2012). Two new taxa of *Marcgraviastrum* (Marcgraviaceae) and a catalogue of Colombian taxa of this genus. *Caldasia*, 34, 33-41.
- Guerrero, R. J. y Sarmiento, C. E. (2010). Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 26, 279-302.
- Hammel, B. E. (2006). Three new species of Marcgraviaceae from Costa Rica, with references to related species and notes on the generic placement of *Schwartzia jimenezii*. *Lankesteriana*, 6, 73-81.
- Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C. y Zamora, N. (Eds.). (2007). Manual de plantas de Costa Rica. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 111, 374-391. http://www.inbio.ac.cr/papers/manual_plantas/index.html

- Hokche, O., Berry, P. E. y Huber, O. (Eds.). (2008). *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Caracas: Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser".
- Holmgren, P., Holmgren, N. y Barnett, L. (1990). *Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World*. Nueva York: The New York Botanical Garden.
- Howard, R. A. (1989). *Flora of the Lesser Antilles. Leeward and Windward Islands*. Vol. 5-Dicotyledoneae-Part 2. Jamaica Plain, Massachusetts: Arnold Arboretum, Harvard University.
- Jørgensen P. M. y León-Yáñez, S. (Eds.). (1999). Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 75, 1-1181.
- Jørgensen, P. M., Nee, M. H. y Beck, S. G. (Eds.). (2014). Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 127, 823-825.
- Lens, F., Dressler, S., Vinckier, S., Janssens, S., Dessein, S., Van Evelghem, L. y Smets, E. (2005). Palynological variation in Balsaminoid Ericales. I. Marcgraviaceae. *Annals of Botany*, 96, 1047-1060.
- León, B. y Monsalve, C. (2006). Marcgraviaceae endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología (Número especial)*, 13, 426s-427s.
- McDade, L. A. (1995). Species concepts and problems in practice: insight from botanical monographs. *Systematic Botany*, 20, 606-622.
- Metcalf, C. R. y Chalk, L. (1950). *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. Oxford: Clarendon Press.
- Mori, S. A., Cremers, G., Gracie, C. A., de Granville, J.-J., Heald, S. V., Hoff, M., y Mitchell, J. D. (2002). Guide to the vascular plants of Central French Guiana. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 76, 1-776.
- Nicolson, D. H. (1991). Flora of Dominica. *Smithsonian Contribution to Botany*, 77, 1-274.
- Philipson, W. R. (1956). New species from the Sierra de La Macarena (Colombia). *Mutisia*, 24, 1-7.
- Reveal, J. L. y Chase, M. W. (2011). APG III: Bibliographical information and synonymy of Magnoliidae. *Phytotaxa*, 19, 71-134.
- Rudall, P. (2007). *Anatomy of flowering plants. An introduction to structure and development*. Tercera edición. Nueva York: Cambridge University Press.
- Sanders, N. (2002). Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25, 25-32.
- Schneider, J. V., Paule, J., Gitaí, J., Dressler, S., Lima Silva Gusmão, C. y Benko-Iseppon, A. M. (2015). Divergent genome sizes reflect the infrafamilial subdivision of the Neotropical woody Marcgraviaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177, 1-14.
- Schönenberger, J., Anderberg, A. A. y Sytsma, K. J. (2005). Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales. *International Journal of Plant Sciences*, 166, 265-288.
- Schultes, R. (1951). Contribución al conocimiento de la flora amazónica de Colombia, I. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 8, 397-408.
- Schmid, R. (1988). Reproductive versus extra-reproductive nectaries: Historical perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review*, 54, 179-232.
- Stevens, G. C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140, 893-911.
- Stevens, P. (2001). Angiosperm Phylogeny Website. Recuperado el 2 de agosto de 2001 de <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Stevens, W. D., Ulloa Ulloa, C., Pool, A. y Montiel, O. M. (Eds.). (2001). Flora de Nicaragua.

- Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 85, 1-966.
- Tschapka, M., Dressler, S. y von Helversen, O. (2006). Bat visits to *Marcgravia pittieri* and notes on the inflorescence diversity within the genus *Marcgravia* (Marcgraviaceae). *Flora*, 201, 383-388.
- Tschapka, M. y von Helversen, O. (1999). Pollinators of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rica lowland rain forest: Bats and opossums. *Plant Biology*, 1, 382-388.
- Ulloa Ulloa, C., Acevedo-Rodríguez, P., Beck, S., Belgrano, M. J., Bernal, R., Berry, P. E., Brako, L., Celis, M., Davidse, G., Forzza, R. C., Gradstein, S. R., Hokche, O., León, B., León-Yáñez, S., Magill, R. E., Neill, D. A., Nee, M., Raven, P. H., Stimmel, H., Strong, M. T., Villaseñor, J. L., Zarucchi, J. L., Zuloaga, F. O. y Jørgensen, P. M. (2017). An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science*, 358, 1614-1617.
- Uribe Meléndez, J. (2008). Monografía de *Frullania* subgénero *Meteoripsis* (Frullaniaceae, Marchantiophyta). *Caldasia*, 30, 49-94.
- van Roosmalen, M. G. M. (1985). *Fruits of the Guianan flora*. Wageningen: Institute of Systematic Botany-Utrecht University-Silvicultural Department of Wageningen-Agricultural University.
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559-902.
- von Balthazar, M. y Schönenberger, J. (2013). Comparative floral structure and systematics in the balsaminoid clade including Balsaminaceae, Marcgraviaceae and Tetrameristaceae (Ericales). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 173, 325-386.
- Ward, N. y Price, R. (2002). Phylogenetic relationships of Marcgraviaceae: Insights from three chloroplast genes. *Systematic Botany*, 27, 149-160.
- Weber, H. (1956). Über die Blütenstände und die Hochblätter von *Norantea* Aubl. (Marcgraviaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 32, 313-329.
- Weberling, F. (1992). *Morphology of flowers and inflorescences*. Nueva York: Cambridge University Press.
- Wiens, J. J. y Servedio, M. R. (2000). Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London B (Biological Sciences)*, 267, 631-636.
- Wittmack, L. (1878). Marcgraviaceae. En von Martius, C. F. P. (Ed.). *Flora Brasiliensis*, 12, 213-258.

Anexo 1. Catálogo de la familia neotropical Marcgraviaceae (8 géneros, 136 especies). Disponible en línea: <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/rt/suppFiles/555/0>

Diego Giraldo-Cañas
 Universidad Nacional de Colombia,
 Instituto de Ciencias Naturales
 Bogotá, Colombia
 dagiraldoc@unal.edu.co

Circunscripción morfológica, diversidad, patrones de distribución y catálogo de la familia neotropical Marcgraviaceae (Ericales)

Citación del artículo: Giraldo-Cañas, D. (2018). Circunscripción morfológica, diversidad, patrones de distribución y catálogo de la familia neotropical Marcgraviaceae (Ericales). *Biota Colombiana*, 19(1), 49-69. DOI: 10.21068/c2018.v19n01a04.

Recibido: 02 de octubre de 2017
 Aprobado: 12 de diciembre de 2017