

LAS MARCGRAVIACEAE DE LA AMAZONIA COLOMBIANA: ESTUDIO PRELIMINAR SOBRE SU DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN Y FITOGEOGRAFÍA

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

*Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A. A. 7495, Santafé de Bogotá, Colombia.
E-mail: d-giraldo-canas@usa.net*

ABSTRACT: Giraldo-Cañas, D. 1999. The Marcgraviaceae of Colombian Amazonia: preliminary study on its diversity, distribution and phylogeography. *Darwiniana* 37(1-2): 15-24.

The Marcgraviaceae is a small-sized neotropical family with 8 genera and perhaps 110 species mainly distributed in Colombian Amazonia, Costa Rica, Panama and Andean Colombian and Peruvian montane rain forests. Five genera and 27 species were recorded from Colombian Amazonia, where the most diverse genus was *Marcgravia* (13 species), followed by *Souroubea* (6 species), *Marcgraviastrum* (4 species), *Norantea* and *Ruyschia* with 2 species each. Based on a phenetic biogeographical classification, comparisons of diversity, distribution, affinity, and endemism among different Neotropical regions are provided. Although the knowledge of the Marcgraviaceae is still incomplete, some features with regard to their diversity and distribution in the Neotropics begin to emerge: 1. The Marcgraviaceae are more diverse in Western Amazonia, particularly Colombian Amazonia, than other areas (e.g., southern Mexico and southern Brazil); 2. Narrow endemic species appears to be low (ca. 24%); 3. Fifty percent of the Marcgraviaceae have a restricted distribution to a phytogeographical Region level; 4. The distribution of the numerous wide-ranging species are more or less patchy; 5. This family showed its highest endemism in northwestern of South America (Peru and Colombia); 6. The geologic history of the Andes has played an important role in the distribution and evolution of the Marcgraviaceae. For instance, most of the species diversity of several genera tends to be concentrated in Central America (*Norantea*), the Colombian Andean Region (*Marcgraviastrum*), or Western Amazonia (*Marcgravia*), and these areas correspond to areas of different geologic age. The Marcgraviaceae seems to have originated in South America and thus probably migrated to Central America.

Key words: Marcgraviaceae, Colombian Amazonia, Neotropical floristic diversity, Phenetic biogeography, Phylogeography, Endemism.

RESUMEN: Giraldo-Cañas, D. 1999. Las Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana: estudio preliminar sobre su diversidad, distribución y fitogeografía. *Darwiniana* 37(1-2): 15-24.

Las Marcgraviaceae son una pequeña familia neotropical con 8 géneros y unas 110 especies, principalmente distribuidas en la Amazonia colombiana, Costa Rica, Panamá y en los bosques húmedos montañosos de la región andina de Colombia y Perú. En la Amazonia colombiana se han registrado 5 géneros y 27 especies, donde *Marcgravia* es el género más diverso (13 especies), seguido por *Souroubea* (6 especies), *Marcgraviastrum* (4 especies) y *Norantea* y *Ruyschia* con 2 especies cada uno. Se comentan, sobre la base de una clasificación biogeográfica fenética, las afinidades florísticas y se hacen comparaciones de diversidad, distribución y endemismo entre diferentes regiones neotropicales. Aunque el conocimiento de las Marcgraviaceae es aún incompleto, ya es posible reconocer algunas características de su diversidad, distribución y endemismo en el neotrópico: 1. Las Marcgraviaceae son más diversas en la Amazonia Occidental, particularmente en la Amazonia colombiana, que en otras áreas (e.g. sur de México y sur de Brasil); 2. El porcentaje de especies endémicas de distribución restringida es bajo (ca. 24%); 3. El porcentaje de endemismo a nivel de regiones fitogeográficas es cercano al 50%; 4. La distribución de las numerosas especies que cubren áreas más amplias en el neotrópico parece ser discontinua; 5. El mayor número de especies endémicas se encuentra en el noroeste de Sudamérica (Perú y Colombia); 6. La historia geológica de los Andes ha jugado un importante papel en la distribución y evolución de las Marcgraviaceae; por ejemplo, varios géneros muestran una clara tendencia a que la mayor parte de su diversidad específica se concentre en Centroamérica (*Norantea*), la región andina de Colombia (*Marcgraviastrum*) o la Amazonia occidental (*Marcgravia*); estas

regiones corresponden a áreas de edades geológicas diferentes. Parece ser que las Marcgraviaceae se originaron en Sudamérica y desde allí migraron a Centroamérica.

Palabras clave: Marcgraviaceae, Amazonia colombiana, Diversidad florística neotropical, Biogeografía fenética, Fitogeografía, Endemismo.

INTRODUCCIÓN

La familia Marcgraviaceae es neotropical y consta de unas 110 especies (Cronquist, 1981) distribuidas en 8 géneros. Sus especies son lianas (epífitas o terrestres) o arbustos epífitos y hemiepífitos (De Roon, 1970; Heywood, 1978; Cronquist, 1981; Utley, 1984), generalmente restringidas a los bosques húmedos a pluviales de las regiones amazónica y andina y Centroamérica, principalmente Costa Rica y Panamá, aunque presenta un mayor endemismo en el noroeste de Sudamérica (Amazonia occidental y los Andes) (Picca & Giraldo-Cañas, 1999). Su límite norte de distribución lo constituyen los estados de Chiapas, Oaxaca y Veracruz en México y sus límites australes son los estados de Paraná y Santa Catarina en Brasil. Por otra parte, los factores ambientales que más influyen sobre la distribución y diversidad de las Marcgraviaceae son la humedad y la altitud (observaciones personales). Esta familia no ha sido estudiada en conjunto, sin embargo, se cuenta con algunos tratamientos regionales, los cuales son relativamente recientes (Reitz, 1968; De Roon, 1970; Kummrow, 1977; Utley, 1976, 1984, 1991; Dodson & Gentry, 1978; van Roosmalen, 1985; Bedell, 1989).

Algunas de sus especies son dimórficas, pues presentan tallos (juveniles) estériles, rastreros, adheridos al sustrato por medio de raíces adventicias con hojas muy reducidas, adpresas al sustrato y tallos (adultos) fértiles, escandentes, con hojas bien desarrolladas. La polinización de algunas especies se realiza mediante colibríes, chupamieles u otros pájaros tropicales (Bailey, 1922; De Roon, 1970; Heywood, 1978; Cronquist, 1981; Gentry & Dodson, 1987), mientras que otras especies son visitadas por lagartos, abejas (Heywood, 1978), murciélagos (De Roon, 1970; Gentry & Dodson, 1987) y algunas se autopolinizan antes de la apertura de las flores (De Roon, 1970; Heywood, 1978; Cronquist, 1981; Gentry & Dodson, 1987). Dentro de esta familia, *Marcgravia* constituye el género más diverso, del cual se conocen aproximadamente 60 especies (Picca & Giraldo-Cañas, 1999); según

Heywood (1978), este género es el único en la familia que presenta cleistogamia. Para una mayor información acerca de la familia (ecología, morfología, taxonomía) véanse De Jussieu (1809), Bailey (1922), Triana & Planchon (1862), Wittmack (1878), Howard (1970), Weberling (1992), Liogier (1994), Dressler (1998) y Picca & Giraldo-Cañas (1999), entre otras.

La presente contribución hace parte de los estudios de la familia Marcgraviaceae para la Amazonia colombiana, los cuales tienen por objeto el contribuir al conocimiento de la sistemática, diversidad florística y relaciones fitogeográficas de esta importante región colombiana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la realización de este estudio se analizaron las colecciones de los herbarios Amazónico Colombiano (COAH), Nacional Colombiano (COL), Jardín Botánico de Medellín (JAUM), Universidad de Antioquia (HUA), Nacional de México (MEXU), Jardín Botánico de Nueva York (NY), Instituto de Botánica Darwinion (SI) y herbario Nacional de Venezuela (VEN). Además, se revisó la base de datos TROPICOS del herbario del Jardín Botánico de Missouri (MO). En los análisis de distribución geográfica se emplearon las regiones fitogeográficas usadas por Duijvenvoorden & Lips (1995) y Giraldo-Cañas (1996) (Tabla 2), ya que estas regiones están basadas en recientes subdivisiones geológicas de Sudamérica.

Por otra parte, para mostrar las afinidades entre varias áreas neotropicales se utilizó una clasificación biogeográfica fenética de tipo jerárquico (Espínosa & Llorente, 1993). Para tal fin, se construyó un fenograma sobre la base de la técnica de ligamiento promedio no ponderado UPGMA, ya que esta técnica es la que origina una menor distorsión del fenograma (Sneath & Sokal, 1973). Los cálculos de los porcentajes de similitud se estimaron a partir del coeficiente de Sørensen SD, ya que éste concede mayor peso a las coincidencias (Crisci & López Armengol, 1983). Dichos cálculos se realizaron basándose en la información de la Tabla 3. Para estos cálculos se consideró el 71% de las especies de la familia (78 especies).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Representatividad de la familia en la Amazonia colombiana

Se registran 27 especies para la región (Tabla 1). *Marcgravia* es el género más diverso con 13 especies, seguido por *Souroubea* (6 especies), *Marcgraviastrum* (4 especies) y *Norantea* y *Ruyschia* con 2 especies cada uno. En los departamentos de Amazonas y Vaupés se ha registrado el mayor número de especies (19 y 11 especies respectivamente), seguidos por Meta (9 especies), Caquetá (7 especies), Putumayo (6 especies), Guaviare (3 especies) y Guainía con sólo 2 especies (Tabla 1). Claro está que esta relación del número de especies está muy sesgada, puesto que unos departamentos presentan una mayor intensidad de muestreo, mientras que hay grandes áreas sin registro botánico alguno (Amazonia oriental y norte del departamento del Amazonas, principalmente). Por lo tanto, podríamos esperar una mayor diversidad tanto de Marcgraviaceae como de otras familias en la región.

Así, en la Amazonia colombiana está representado el 25% de las especies de la familia, con sólo 2 especies endémicas, *Marcgravia yukunarium* Picca & Giraldo-Cañas, de los bosques de la llanura aluvial del río Caquetá y de los bosques de superficies divididas de la región de Araracuara (departamento del Amazonas) y, *Marcgraviastrum apaporensis* De Roon & Bedell, endémica de los bosques ribereños del río Apaporis en los límites de los departamentos de Amazonas y Vaupés. Este bajo porcentaje de endemismo (8%) puede ser debido a la combinación de varios fenómenos: intercambio interno frecuente, especiación local mínima y/o extinción.

Distribución geográfica de las especies y representatividad de la familia en varias áreas neotropicales

En cuanto a la distribución geográfica de las especies registradas en la Amazonia colombiana (Tabla 2), podemos notar que ninguna está presente en las cinco regiones fitogeográficas, pero el 50% de las especies inventariadas está ampliamente distribuido en el neotrópico, pues están presentes en la región fitogeográfica AC (Andes, Chocó biogeográfico y Centroamérica) y en una o varias de las demás regiones de Sudamérica. De este porcentaje, siete especies exhiben poblaciones disyuntas

(disyunción trasandina), las cuales probablemente fueron aisladas por la cordillera de los Andes y por las sabanas que se originaron en las épocas secas del pleistoceno (fragmentación de la selva húmeda) (Gentry, 1982; Prance, 1982; Van der Hammen, 1989, 1992; Taylor, 1991, 1995; Graham, 1997); mientras que el restante 50% de las especies (12 especies) registradas en la Amazonia colombiana está restringido a la cuenca amazónica. De estas 12 especies, el 50% es endémico de la Amazonia occidental (región fitogeográfica WA, Tabla 2), donde se presentan los más altos niveles de endemismo para la familia (Amazonia peruana y Amazonia colombiana, respectivamente, Tabla 4), junto con la región andina peruana.

Por otra parte, se llevaron a cabo comparaciones entre varias áreas geográficas en cuanto a la riqueza de la familia Marcgraviaceae (Tablas 3 y 4), con lo que se puede establecer que la Amazonia colombiana es la región más diversa (27 especies), seguida por Costa Rica (22 especies), Panamá (22 especies), Antioquia (21 especies), región andina peruana (17 especies), Amazonia peruana (15 especies), Guyanas (7 especies), México (5 especies) y por último, el estado de Paraná en Brasil con tan sólo dos especies. Cabe destacar que la familia Marcgraviaceae presenta rangos altitudinales discontinuos, con una mayor diversidad en los rangos de 0-500 y de 1500-2000 m s.m. en los bosques húmedos basales y bosques húmedos a pluviales premontanos en transición a montano bajo, respectivamente. Sólo *Marcgravia brownei* Krug & Urb. y algunas especies de *Marcgraviastrum* alcanzan los 3000 m s.m., límite altitudinal de las Marcgraviaceae.

Afinidades florísticas

Sobre la base de la clasificación biogeográfica fenética de tipo jerárquico (Fig. 1, Tabla 5), podemos apreciar la conformación de cuatro grupos generales de afinidad florística. El primer gran grupo tiene un nivel de conformación del 14.49% y está constituido por Costa Rica, Panamá, Antioquia (Colombia), Amazonia colombiana, Amazonia y región andina peruanas; mientras que los restantes 3 grupos son unitarios, conformados en su orden por Guyanas, México y el estado de Paraná (Brasil). Estas tres últimas áreas corresponden a los extremos geográficos de distribución de las Marcgraviaceae en el neotrópico, y donde éstas están mínimamente representadas con 7, 5 y 2 especies, respectivamente.

Tabla 1.- Las Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana y su distribución por departamento. Abreviaturas: A, Amazonas; C, Caquetá; G, Guainía; GU, Guaviare; M, Meta [se considera únicamente la sierra de La Macarena, Rangel et al. (1995)]; P, Putumayo; V, Vaupés; *, especie endémica; (1) *O. Marulanda* & *S. Márquez* 1776 (COL, HUA) (2): *D. Giraldo-Cañas* et al. 2199 (COAH, COL, HUA); (3) *A. Cogollo* et al. 6794 (COAH, JAUM).

Especie	Departamento						
	A	C	G	GU	M	P	V
<i>Marcgravia brownei</i> Krug & Urb.						x	
<i>M. coriacea</i> Vahl	x					x	
<i>M. eichleriana</i> Wittmack					x		x
<i>M. longifolia</i> Macbride	x						
<i>M. macrophylla</i> Gilg	x	x			x		
<i>M. parviflora</i> Rich. ex Wittmack	x	x					
<i>M. pedunculosa</i> Tr. & Pl.	x				x		
<i>M. polyadenia</i> Sleumer	x						x
<i>M. sprucei</i> Gilg	x						x
<i>M. trinitatis</i> C. Presl	x				x		
<i>M. yukunarium</i> Picca & Giraldo-Cañas *	x						
<i>Marcgravia</i> sp. (1)				x			
<i>Marcgravia</i> sp. (2)						x	
<i>Marcgraviastrum elegans</i> De Roon & Bedell				x			x
<i>M. apaporensis</i> De Roon & Bedell *	x						x
<i>M. mixtum</i> Bedell		x			x		x
<i>Marcgraviastrum</i> sp. (3)						x	
<i>Norantea aurantiaca</i> Spruce ex Gilg	x	x					x
<i>N. guianensis</i> Aublet	x	x	x		x	x	x
<i>Ruyschia amazonica</i> Mart.	x	x					
<i>R. tremadena</i> Lundell					x		
<i>Souroubea bicolor</i> De Roon	x						
<i>S. corallina</i> De Roon	x						x
<i>S. crassipetala</i> De Roon	x						x
<i>S. dasystachya</i> Gilg & Werderm.	x						
<i>S. guianensis</i> Aublet	x	x	x	x	x	x	x
<i>S. sympetala</i> Gilg	x				x		

En el primer gran grupo podemos apreciar la presencia de subgrupos de afinidad florística, los cuales coinciden con la cercanía geográfica de las áreas involucradas. Así tenemos que Costa Rica y Panamá constituyen un subgrupo con un alto porcentaje de similitud (81.82%), derivado del apreciable número de especies de *Marcgravia* y *Norantea* compartido, las cuales en su mayoría son de distribución mesoamericana. Estas dos áreas a su vez, se unen al departamento de Antioquia (37.87% de similitud), el cual está ubicado en el noroeste de Colombia, áreas

que comparten 4 especies de *Marcgravia*, una de *Norantea*, las cuales no atraviesan la cordillera Central andina, y donde el género *Norantea* alcanza su mayor diversificación, además, las especies *Ruyschia phylladenia* y *Souroubea sympetala* son también comunes.

Otro subgrupo lo constituyen la Amazonia colombiana y la Amazonia peruana, áreas que comparten un 47.37% de similitud florística, las que a su vez se unen a la región andina peruana con un 26.07% de similitud. Estas tres áreas, como se mencionó

Tabla 2.- Las Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana y su distribución geográfica. Abreviaturas: GU, Llanos Orientales de Colombia, Venezuela, Guianas, norte de la Amazonia brasileña; WA, Amazonia occidental; CA, Amazonia central; BR, Amazonia brasileña sur, noreste de Brasil, planalto brasileño; AC, Andes, Chocó biogeográfico y Centroamérica.

Especie	Región fitogeográfica				
	GU	WA	CA	BR	AC
<i>Marcgravia brownei</i> Krug & Urb.		x			x
<i>M. coriacea</i> Vahl	x	x	x		x
<i>M. eichleriana</i> Wittmack		x	x		x
<i>M. longifolia</i> Macbride		x			
<i>M. macrophylla</i> Gilg		x			x
<i>M. parviflora</i> Rich. ex Wittmack	x	x	x		
<i>M. pedunculosa</i> Tr. & Pl.		x			
<i>M. polyadenia</i> Sleumer		x			
<i>M. sprucei</i> Gilg		x	x		
<i>M. trinitatis</i> C. Presl	x	x			x
<i>M. yukunarium</i> Picca & Giraldo-Cañas		Endémica de Amazonia colombiana			
<i>Marcgraviastrum elegans</i> De Roon & Bedell		x			
<i>M. apaporensis</i> De Roon & Bedell		Endémica de Amazonia colombiana			
<i>M. mixtum</i> Bedell		x			x
<i>Norantea aurantiaca</i> Spruce ex Gilg & Werderm.		x	x		
<i>N. guianensis</i> Aublet	x	x	x	x	
<i>Ruyschia amazonica</i> Mart.		x	x		x
<i>R. tremadena</i> Lundell		x			x
<i>Souroubea bicolor</i> De Roon		x			x
<i>S. corallina</i> De Roon		x			x
<i>S. crassipetala</i> De Roon		x	x		
<i>S. dasystachya</i> Gilg & Werderm.		x	x		
<i>S. guianensis</i> Aublet	x	x	x		x
<i>S. sympetala</i> Gilg		x			x

anteriormente, son las que presentan el mayor endemismo de la familia y donde se da una de las más altas diversidades de Marcgraviaceae, con la mayoría de especies en la región fitogeográfica WA (Amazonia occidental), y donde el género *Marcgravia* alcanza su mayor diversificación. Así pues, podemos inferir que el levantamiento de los Andes ha constituido una barrera importante en la distribución y evolución diferencial de la familia en el neotrópico, al aislar el noroeste de Sudamérica y Centroamérica de la Amazonia, presentándose así una disminución progresiva en la representación de muchas especies amazónicas desde la Amazonia hacia el valle del río Magdalena, Antioquia, el Chocó y Centroamérica. Una situación similar de distribución y evolución es encontrada en helechos

(Moran, 1995), Ochnaceae (Sastre, 1995), Malpighiaceae (Giraldo-Cañas, 1996, 1999), *Cecropia* (Cecropiaceae, Franco-Rosselli & Berg, 1997), *Puya* (Bromeliaceae, Varadarajan, 1990; Betancur & Callejas, 1997), *Axonopus* (Poaceae, Giraldo-Cañas, 1997) y bambúes herbáceos (Poaceae, Clark, 1997), entre otros grupos vegetales.

CONCLUSIONES

Aunque el conocimiento de las Marcgraviaceae es aún incompleto, ya es posible reconocer algunas características de su diversidad, distribución y endemismo en el neotrópico. En primer lugar, parece ser que el porcentaje de especies endémicas de

Tabla 3.- Las Marcgraviaceae de varias áreas neotropicales. Abreviaturas: AC, Amazonia colombiana (el presente estudio); MX, México (Utley, 1976); CR, Costa Rica (fuente base de datos TROPICOS, MO); PA, Panamá (De Roon, 1970); AN, Antioquia, Colombia (Giraldo-Cañas, datos inéditos); RP, región andina peruana (Brako & Zarucchi, 1993); AP, Amazonia peruana (Brako & Zarucchi, 1993); GU, Guyanas (Van Roosmalen, 1985); BR, estado de Paraná, Brasil (Kummrow, 1977); *, especie endémica.

Especie	Área									
	AC	CR	PA	AN	AP	GU	MX	BR	RP	
<i>Marcgravia affinis</i> Hemsl.		x	x	x						
<i>M. atropunctata</i> De Roon			x	x						
<i>M. browni</i> Krug & Urb.	x	x	x	x						
<i>M. coriacea</i> Vahl	x					x				
<i>M. crenata</i> Poeppig ex Wittmack					x				x	
<i>M. eichleriana</i> Wittmack	x									
<i>M. flagellaris</i> Poeppig ex Gilg & Wederm.					x					
<i>M. gracilis</i> Sagot						x				
<i>M. longifolia</i> Macbride	x				x					
<i>M. macrophylla</i> Gilg	x		x	x	x				x	
<i>M. magnibracteata</i> Lanj. & Heerdt						x				
<i>M. membranacea</i> Standl.		x	x	x						
<i>M. mexicana</i> Gilg		x					x			
<i>M. myriostigma</i> Tr. & Pl.				x						
<i>M. nepenthoides</i> Seemann		x	x							
<i>M. oblongifolia</i> R. & P. ex Wittmack					x					
<i>M. panamensis</i> S. Dressler			x *							
<i>M. parviflora</i> Rich. ex Wittmack	x					x				
<i>M. pedunculosa</i> Tr. & Pl.	x			x						
<i>M. pittieri</i> Gilg			x							
<i>M. polyadenia</i> Sleumer	x									
<i>M. polyantha</i> Delpino								x		
<i>M. purpurea</i> I. W. Bailey						x				
<i>M. roonii</i> S. Dressler		x	x							
<i>M. schippii</i> Standl.		x	x	x						
<i>M. serrae</i> De Roon		x	x							
<i>M. sprucei</i> Gilg	x				x					
<i>M. stonei</i> Utley							x*			
<i>M. strenua</i> Macbride					x				x	
<i>M. trinitatis</i> C. Presl	x									
<i>M. waferi</i> Standl.		x								
<i>M. weberbaueri</i> Gilg									x*	
<i>M. williamsii</i> Macbride					x*					
<i>M. yukunarum</i> Picca & Giraldo-Cañas	x*									
<i>Marcgraviastrum elegans</i> De Roon & Bedell	x									
<i>M. apaporensis</i> De Roon & Bedell	x*									
<i>M. gigantophyllon</i> Bedell				x						

D. GIRALDO-CAÑAS. Las Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana

Especie	Área									
	AC	CR	PA	AN	AP	GU	MX	BR	RP	
<i>M. macrocarpum</i> (G. Don) Bedell									x	
<i>M. mixtum</i> Bedell	x			x	x				x	
<i>M. obovatum</i> (G. Don) Bedell									x*	
<i>Norantea anomala</i> H. B. K.									x	
<i>N. aurantiaca</i> Spruce ex Gilg	x									
<i>N. brasiliensis</i> Choisy								x		
<i>N. brenesii</i> Standl.		x*								
<i>N. costaricensis</i> Gilg		x	x	x						
<i>N. guianensis</i> Aublet	x				x	x				
<i>N. jimenezii</i> De Roon		x	x							
<i>N. oxystylis</i> Baillon									x	
<i>N. rosulata</i> De Roon & Bedell		x	x							
<i>N. subsessilis</i> Donn. Sm.		x	x							
<i>Ruyschia amazonica</i> Mart.	x			x						
<i>R. enerva</i> Lundell							x			
<i>R. pavonii</i> G. Don									x	
<i>R. phylladenia</i> Sandwith		x	x	x						
<i>R. pilophora</i> Tr. & Pl.				x						
<i>R. tremadena</i> Lundell	x									
<i>R. valerii</i> Standl.		x								
<i>Sarcopera anomala</i> Bedell				x						
<i>S. cordachida</i> Bedell				x						
<i>S. sessiliflora</i> (Tr. & Pl.) Bedell		x	x							
<i>Schwartzia magnifica</i> (Gilg) Bedell									x*	
<i>S. sclerophylla</i> De Roon & Bedell				x						
<i>S. weddelliana</i> (Baillon) Bedell									x	
<i>Souroubea bicolor</i> De Roon	x			x						
<i>S. corallina</i> De Roon	x			x	x					
<i>S. crassipetala</i> De Roon	x				x					
<i>S. dasystachya</i> Gilg & Werderm.	x				x					
<i>S. didyma</i> Gilg									x*	
<i>S. exauriculata</i> Delpino							x			
<i>S. fragilis</i> De Roon				x					x	
<i>S. gilgii</i> V. A. Richt.		x	x							
<i>S. guianensis</i> Aublet	x					x				
<i>S. loczyi</i> De Roon		x	x					x		
<i>S. peruviana</i> Gilg					x*				x	
<i>S. stichadenia</i> De Roon									x	
<i>S. sympetala</i> Gilg	x	x	x	x	x				x	
<i>S. vallicola</i> Woodson ex De Roon		x	x							
<i>S. venosa</i> Schery		x	x							

Tabla 4.- Riqueza y endemismo de la familia Marcgraviaceae en varias áreas americanas.

Área	Nro. especies / géneros	Nro. especies endémicas / %
Amazonia colombiana	27 / 5	2 / 8
México	5 / 3	1 / 20
Costa Rica	22 / 5	1 / 5
Panamá	22 / 5	1 / 5
Antioquia (Colombia)	21 / 6	0 / 0
Región andina peruana	17 / 6	4 / 24
Amazonia peruana	15 / 3	2 / 13
Estado de Paraná (Brasil)	2 / 2	0 / 0
Guyanas	7 / 3	0 / 0

distribución restringida es bajo, menor al 24% (Tabla 4). En segundo lugar, el porcentaje de endemismo a nivel de regiones fitogeográficas es de aproximadamente el 50%. En tercer lugar, la distribución de las numerosas especies que cubren áreas más amplias en el neotrópico parece ser discontinua. En cuarto lugar, las zonas más ricas son la Amazonia occidental (principalmente la Amazonia colombiana), Costa Rica, Panamá y los Andes (departamento de Antioquia, Colombia y región andina peruana, principalmente), mientras que otras regiones neotropicales sólo cuentan con una o dos especies (los estados de Paraná y Santa Catarina en Brasil), aunque el mayor número de especies endémicas se encuentra en el noroeste de Sudamérica (Perú y Colombia) y en quinto lugar, la historia geológica de los Andes ha jugado un importante papel en la distribución y evolución de las Marcgraviaceae; por ejemplo, varios géneros muestran una clara ten-

dencia a que la mayor parte de su diversidad específica se concentre en Centroamérica (*Norantea*), la región andina de Colombia (*Marcgraviastrum*) o la Amazonia occidental (*Marcgravia*); estas regiones corresponden a áreas de edades geológicas diferentes.

Por otra parte, la Amazonia Occidental presenta la más alta riqueza de la familia y podría representar el centro de origen de ésta, de acuerdo a lo planteado por Stace (1993: 166). Se sugiere, sobre la base del patrón de distribución geográfica de la familia, que ésta se originó en Sudamérica después de la separación de África y Sudamérica. Dentro de este contexto, algunas de las especies de la familia podrían haber migrado hacia Mesoamérica después del establecimiento del istmo de Panamá hace unos 2 millones de años o un poco antes de la formación del istmo. Si esta hipótesis es correcta, se podría esperar que las pocas especies centroamericanas

Tabla 5.- Matriz básica (porcentajes) de similitud florística entre 9 áreas neotropicales, estimada a partir de la representatividad de la familia Marcgraviaceae. Los porcentajes se calcularon con el índice cualitativo de similitud de Sørensen (Crisci & López Armengol, 1983). Abreviaturas como en la tabla 3.

Área	AC	CR	PA	AN	AP	GU	MX	BR	RP
AC	x	8,51	13,64	35,56	47,37	25,81	0	0	14,64
CR		x	81,82	31,82	5,26	0	14,29	0	2,50
PA			x	43,91	11,11	0	7,69	0	10,53
AN				x	22,22	0	0	0	21,05
AP					x	9,09	0	0	37,50
GU						x	0	0	0
MX							x	0	0
BR								x	0
RP									x

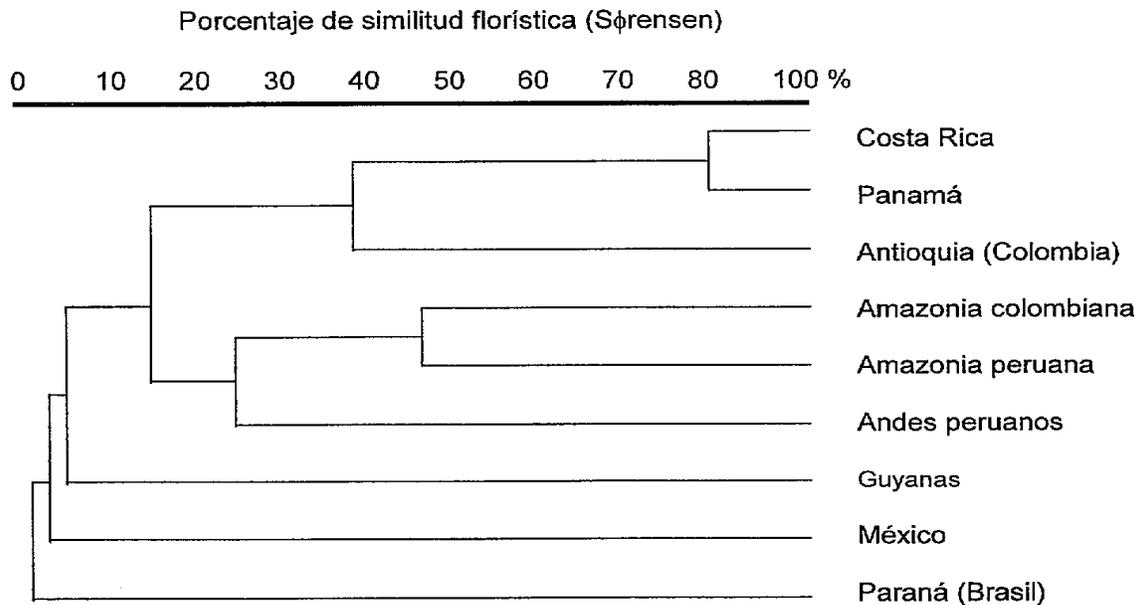


Fig. 1.- Clasificación biogeográfica fenética de tipo jerárquico para 9 áreas neotropicales sobre la base de la representatividad de la familia Marcgraviaceae. Los porcentajes de similitud fueron calculados con el índice cualitativo de similitud de Sørensen; el fenograma se construyó usando la técnica de ligamiento promedio no ponderado UPGMA.

endémicas sean recientemente derivadas de la familia. Así pues, la alta diversificación de la familia Marcgraviaceae en el noroeste de Sudamérica (particularmente la Amazonia Occidental) podría indicar que el centro de origen coincide con el centro de diversificación. Al respecto, Raven & Axelrod (1974) ya habían sugerido un origen sudamericano para varias familias, entre ellas las Marcgraviaceae.

AGRADECIMIENTOS

A Raúl Pozner, Scott Mori, Fernando Zuloaga, Ghilleen Prance, Rosa Guaglianone, Osvaldo Morrone y Fernando Biganzoli por sus valiosos comentarios y sugerencias al manuscrito original. A Carlos H. Acosta-Uzeta por su valiosa colaboración durante la ejecución de este trabajo. A los curadores y al personal científico y técnico de los herbarios visitados (COAH, COL, HUA, JAUM, MEXU, NY, SI, VEN) por todas las facilidades brindadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Bailey, I. 1922. The pollination of *Marcgravia*: a classical case of ornithophily? *Amer. J. Bot.* 9: 370-384.
- Bedell, H. 1989. Marcgraviaceae. *Flora of the Lesser Antilles* 5: 300-304.
- Betancur, J. & Callejas, R. 1997. Sinopsis del género *Puya* (Bromeliaceae) en el departamento de Antioquia. *Caldasia* 19: 71-82.
- Brako, L. & J. Zarucchi. 1993. *Catálogo de las angiospermas y gimnospermas del Perú*. Monogr Syst Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 1-1286.
- Clark, L. 1997. Diversity and biogeography of Ecuadorean bamboos (Poaceae: Bambusoideae) and their allies, pp. 51-63, en R. Valencia & H. Balslev (eds.), *Estudios sobre diversidad y ecología de plantas*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador - Universidad de Aarhus, Quito.
- Crisci, J. & M. López Armengol. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monografía Nro. 26, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- De Roon, A. 1970. Flora of Panama. Family 121: Marcgraviaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 57: 29-50.
- De Jussieu, M. 1809. Sur une nouvelle espèce de *Marcgravia*, et sur les affinités botaniques de ce genre. *Ann. Mus. Hist. Nat.* 14: 397-411.
- Dodson, C. & Gentry, A. 1978. Flora of the Río Palenque Science Center, Los Ríos, Ecuador. *Selbyana* 4: 1-628.
- Dressler, S. 1998. A new species of *Marcgravia* (Marcgraviaceae) from the Venezuelan Guayana. *Novon* 8: 137-139.
- Duivenvoorden, J. & Lips, J. 1995. *A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia*. Tropenbos series 12, The Tropenbos Foundation, Wageningen.
- Espinosa, D. & Llorente, J. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- Franco-Rosselli, P. & Berg, C. 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): a panbiogeographic analysis. *Caldasia* 19: 285-296.
- Gentry, A. 1982. Neotropical floristic diversity: phyto-geographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- & Dodson, C. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- Giraldo-Cañas, D. 1996. Malpighiaceae de Antioquia (Colombia): I. Diversidad, distribución geográfica y altitudinal y clave genérica basada en frutos. *Universitas Scientiarum* 3: 9-24.
- . 1997. Revisión de las especies colombianas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Informe final de beca (código 96-P4), Red Latinoamericana de Botánica, Santiago de Chile.
- . 1999. Diversidad de Malpighiaceae en la Amazonia colombiana. *Colombia Amazonía*. 8: en prensa.
- Graham, A. 1997. Neotropical plant dynamics during the Cenozoic: Diversification, and the ordering of evolutionary and speciation processes. *Syst. Botany* 22: 139-150.
- Heywood, V. 1978. *Flowering plants of the world*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Howard, R. 1970. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 10. Notes on two species of *Marcgravia*. *J. Arnold Arbor.* 51: 41-55.
- Kummrow, R. 1977. Marcgraviáceas do Estado do Paraná. *Bol. Mus. Bot. Municipal Curitiba* 31: 1-7.
- Liogier, H. 1995. A new name for an Antillean *Marcgravia*. *Moscossa* 8: 45-52.
- Moran, R. 1995. The importance of mountains to pteridophytes with emphasis on Neotropical montane forests, pp. 359-363, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Bot. Gard., Nueva York.
- Picca, P. & Giraldo-Cañas, D. 1999. Una nueva especie de *Marcgravia* (Marcgraviaceae) de la Amazonia colombiana. *Hickenia* 2: 293-298.
- Prance, G. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 594-624.
- Rangel, O., Aguilar, M. & Lowy, P. 1995. Parque Nacional Natural de La Macarena, pp. 112-120, en O. Rangel (ed.), *Colombia, diversidad biótica I*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Santiago de Bogotá, D.C.
- Raven, P. & Axelrod, D. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- Reitz, R. 1968. Marcgraviáceas, pp. 1-12, en R. Reitz (ed.), *Fl. Ilustrada Catarinense*, I parte, fascículo Marc. Itajaí.
- Sastre, C. 1995. Ocnáceas de las sierras de Chiribiquete y de La Macarena (Colombia): consideraciones taxonómicas y fitogeográficas. *Revista Acad. Colomb. Ci.* 19 (74): 499-508.
- Sneath, P. & Sokal, R. 1973. *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. Ed. Freeman, San Francisco.
- Stace, C. 1993. *Plant taxonomy and biosystematics*. Cambridge Univ. Press, Nueva York.
- Taylor, D. 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 88: 69-84.
- . 1995. Cretaceous to Tertiary geological angiosperm paleobiogeographic history of the Andes, pp. 3-9, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Bot. Gard., Nueva York.
- Triana, J. & Planchon, J. 1862. Prodrómus florae novogranatensis: Ternstroemiaceae trib. Marcgraviaceae. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, ser. 4, 17: 359-379.
- Uitley, J. 1976. A synopsis of the Mexican Marcgraviaceae. *Brenesia* 9: 51-59.
- . 1984. Marcgraviaceae. *Fl. Veracruz* 38: 1-15.
- . 1991. Marcgraviaceae, pp. 143-144, en D. Nicolson (ed.), *Flora of Dominica*, part 2: Dicotyledoneae. *Smithsonian Contr. Bot.* 77:1-274.
- Van der Hammen, T. 1989. Visión paleoecológica de la Amazonia en relación al estudio y manejo de sus ecosistemas, en *Investigación y manejo de la Amazonia*, serie Biblioteca Andrés Bello Arango, libro 1: 105-113. Editorial Gente Nueva, Bogotá, D. E.
- . 1992. *Historia, ecología y vegetación*. Corporación Colombiana para la Amazonia Araracuara, Santafé de Bogotá, D. C.
- Van Roosmalen, M. 1985. *Fruits of the Guianan flora*. Institute of Systematic Botany. Utrecht University, Utrecht.
- Varadarajan, G. 1990. Patterns of geographic distribution and their implications on the phylogeny of *Puya* (Bromeliaceae). *J. Arnold Arbor.* 71: 527-552.
- Weberling, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge Univ. Press, Nueva York.
- Wittmack, L. 1878. Marcgraviaceae. En: C. Martius, (ed.), *Fl. brasiliensis* 12: 212-258. München, Wien & Leipzig.

Original recibido el 1 de agosto de 1998; aceptado el 18 de marzo de 1999.