



## MALPIGHIACEAE DE COLOMBIA: PATRONES DE DISTRIBUCIÓN, RIQUEZA, ENDEMISMO Y DIVERSIDAD FILOGENÉTICA

Diego Giraldo-Cañas 

Herbario Nacional Colombiano (COL), Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia; [dagiraldoc@unal.edu.co](mailto:dagiraldoc@unal.edu.co) (autor correspondiente).

**Abstract.** Giraldo-Cañas, D. 2021. Malpighiaceae from Colombia: Patterns of distribution, richness, endemism, and phylogenetic diversity. *Darwiniana*, nueva serie 9(1): 39-54.

Malpighiaceae constitutes a family of 77 genera and ca. 1300 species, distributed in tropical and subtropical regions of both hemispheres. They are mainly diversified in the American continent and distributed in a wide range of habitats and altitudinal gradients. For this reason, this family can be a model plant group to ecological and biogeographical analyses, as well as evolutive studies. In this context, an analysis of distribution, richness, endemism and phylogenetic diversity of Malpighiaceae in natural regions and their altitudinal gradients was undertaken. Malpighiaceae are represented in Colombia by 34 genera and 246 species (19.1% of endemism). Thus, Colombia and Brazil (44 genera, 584 species, 61% of endemism) are the two richest countries on species of this family. The highest species richness and endemism in Colombia is found in the lowlands (0-500 m a.s.l.: 212 species, 28 endemics); only ten species are distributed on highlands (2500-3200 m a.s.l.). Of the Malpighiaceae species in Colombia, *Heteropterys leona* and *Stigmaphyllon bannisterioides* have a disjunct ampho-Atlantic distribution, and six other species show intra-American disjunctions. Both richness and endemism decrease with altitude ( $y = -0.061x + 173.57$ ;  $R^2 = 0.82$ ;  $y = -0.009x + 27.76$ ;  $R^2 = 0.95$ , respectively). Amazonia (116 species, 4 endemics) and the Andes (89 species, 23 endemics) exhibit the highest richness among the family. In Colombia, 15 of the 19 clades among the family are represented, where the most diversified are the *Stigmaphyllon* clade (5 genera, 48 species, 10 endemics), the *Byrsonima* clade (3/39/5) and the *Hiraea* clade (3/31/9). The relationship of phylogenetic diversity with altitude is similar to the pattern of specific richness by altitudinal interval. Amazonia, Orinoquia, and Magdalena Valley show highest phylogenetic diversity. These results, combined with those of other highly diversified biological groups in the country, could be important to define and delimitate new priority areas for conservation in Colombia.

**Keywords.** Altitudinal gradient; Amazonia; Andes; Malpighiales; Neotropical flora.

**Resumen.** Giraldo-Cañas, D. 2021. Malpighiaceae de Colombia: Patrones de distribución, riqueza, endemismo y diversidad filogenética. *Darwiniana*, nueva serie 9(1): 39-54.

Las Malpighiaceae constituyen una familia de 77 géneros y ca. 1300 especies, distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios. Éstas están principalmente diversificadas en el continente americano y se distribuyen en una amplia variedad de hábitats y gradientes altitudinales. Por tal motivo, pueden constituir un grupo vegetal modelo a la hora de emprender análisis ecológicos, biogeográficos y evolutivos. En este contexto, se analizó la distribución, la riqueza, el endemismo y la diversidad filogenética de la familia en las regiones naturales y del gradiente altitudinal en Colombia. Las Malpighiaceae están representadas en Colombia por 34 géneros y 246 especies (19,1% de endemismo); así, Colombia y Brasil (44 géneros, 584 especies, 61% de endemismo) son los dos países más ricos a nivel mundial. La mayor riqueza de especies y el mayor endemismo, se da en las tierras bajas (0-500 m s.m.: 212 especies, 28 endémicas). Sólo diez especies se distribuyen en las tierras altas (2500-3200 m s.m.). De las especies presentes en Colombia, *Heteropterys leona* y *Stigmaphyllon bannisterioides* exhiben una distribución disyunta anfiantlántica, y otras seis especies muestran disyunciones intra-americanas. La riqueza y el endemismo disminuyen con la altitud ( $y = -0,061x + 173,57$ ;  $R^2 = 0,82$ ;  $y = -0,009x + 27,76$ ;  $R^2 = 0,95$ , respectivamente).

La Amazonia (116 especies, 4 endémicas) y los Andes (89 especies, 23 endémicas) exhiben la riqueza más alta. En Colombia están representados 15 de los 19 clados reconocidos para la familia, siendo los más diversificados, el clado *Stigmaphyllon* (5 géneros, 48 especies, 10 endémicas), el clado *Byrsonima* (3/39/5) y el clado *Hiraea* (3/31/9). La diversidad filogenética en cuanto a los gradientes altitudinales es similar al patrón de la riqueza específica por intervalo altitudinal. La Amazonia, la Orinoquia y el valle del río Magdalena son las regiones que muestran la mayor diversidad filogenética. Esta información, combinada con la de otros grupos biológicos ricamente expresados en el país, podría constituir un insumo para definir y delimitar nuevas áreas prioritarias para la conservación en Colombia.

**Palabras claves.** Amazonia; Andes; Flora neotropical; Gradiente altitudinal; Malpighiales.

## INTRODUCCIÓN

Las revisiones taxonómicas y las diferentes fuentes de información biológica (catálogos, inventarios, bases de datos), son esenciales y constituyen los insumos básicos para entender los patrones biogeográficos y la organización espacial de las comunidades vegetales (Funk & Richardson, 2002; Funk, 2006; Borges et al., 2010). En este sentido, la búsqueda de distintos tipos de patrones es un tema central y recurrente en biogeografía y ecología (Ferro & Barquez, 2014). La visión tradicional de una disminución lineal del número de especies con la altitud fue interpretada alguna vez como un patrón universal, semejante al observado en los gradientes latitudinales (Ferro & Barquez, 2014). Sin embargo, estudios recientes muestran que no existe un único patrón altitudinal de riqueza de especies, y que contrariamente al supuesto de una disminución monotónica en función de la altitud, el caso más común es un pico de riqueza en altitudes intermedias (Ferro & Barquez, 2014), referido como el “efecto del dominio medio” (Colwell & Lees, 2000; Adams, 2009; Giraldo-Cañas, 2014).

En este contexto, el conocimiento detallado de la variación altitudinal de la riqueza de especies en diferentes regiones del mundo es un requisito fundamental a la hora de indagar los procesos que producen dichos patrones (Colwell & Lees, 2000; Grytnes & Vetaas, 2002; Adams, 2009; Borges et al., 2010; Ferro & Barquez, 2014). Por lo tanto, los gradientes altitudinales proveen un importante escenario para estudiar las relaciones de la distribución de especies y el clima, debido a la gran variación climática en pequeñas distancias geográficas (Lloret & González-Mancebo, 2011; Giraldo-Cañas, 2014). En este sentido y dadas la riqueza y la amplia expresión ambiental de sus especies, la familia

Malpighiaceae Juss. sería un modelo para estudiar procesos de distribución en el neotrópico.

Las Malpighiaceae constituyen una familia de 77 géneros y ca. 1300 especies (Almeida et al., 2016; Davis et al., 2020a), distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios, con cerca del 90% de las especies presentes en el Nuevo Mundo (desde Arizona, Nuevo México, Texas y Florida en los Estados Unidos de América, el Caribe hasta la Argentina y Chile) y el restante 10%, se encuentra en el Viejo Mundo (África, Australia, China, Filipinas, India, Indonesia, Madagascar, Malasia, Micronesia, Nepal, Nueva Caledonia, Nueva Guinea, Pakistán, Península Arábiga, Sri Lanka, Taiwán, Tailandia y varias islas del Pacífico) (Anderson et al., 2020). Al respecto, las Malpighiaceae se dispersaron desde Sudamérica vía el Caribe hacia Norteamérica y de ahí a Eurasia por el Atlántico norte y subsecuentemente, alcanzaron diferentes áreas tropicales del Viejo Mundo, cuando las condiciones paleoambientales así lo facilitaron (Davis & Anderson, 2010).

La familia Malpighiaceae se caracteriza por variados hábitos de crecimiento, desde árboles, arbustos, sufrútices y muy raramente hierbas perennes en *Aspicarpa* Rich. (Anderson, 2016), hasta especies trepadoras, tanto leñosas como herbáceas, las cuales se distribuyen en una amplia gama de hábitats. Cabe destacar que las Malpighiaceae están entre las familias con más diversidad de especies trepadoras en el neotrópico, junto con las Apocynaceae, las Asteraceae, las Bignoniaceae, las Fabaceae, las Passifloraceae y las Sapindaceae, entre otras (Linares, 2001; Prósperi et al., 2001; Acevedo-Rodríguez, 2005; Abadía Bonilla et al., 2015). En este contexto, el objetivo de este trabajo es documentar los patrones de variación altitudinal en la riqueza, el endemismo y la diversidad filogenética de las Malpighiaceae en Colombia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La circunscripción y la nomenclatura de los géneros y las especies está basada en Anderson (2006; 2013), Anderson & Davis (2007; 2013), Davis & Anderson (2010), Anderson & Anderson (2016), Anderson et al. (2020), Davis et al. (2020b) y Almeida & van den Berg (2021). Los datos de la representatividad de la familia Malpighiaceae en Colombia provienen de muestreos personales, de la revisión de las colecciones depositadas en 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, MO, NY, PSO, QCA, RSA, SI, SURCO, TOLI, UDBC, UIS, UPTC, US y VALLE (Thiers, 2020), así como de Cuatrecasas (1958), Giraldo-Cañas (1996; 2011) y Anderson & Anderson (2016). A los ejemplares de herbario se les tomó toda la información de sus respectivas fichas, tales como departamento, municipio, localidad, altitud, coordenadas (aunque en la mayoría de los ejemplares de herbario este dato no figuraba), usos, nombres populares, estado reproductivo, fechas de colección, recolectores, números de colección y herbario. A la localidad de los ejemplares analizados se la clasificó por unidad biogeográfica en el contexto colombiano. Las unidades biogeográficas colombianas están basadas en Bernal et al. (2016). La consideración de las especies nuevas está basada en Anderson & Anderson (2016). Por su parte, los términos riqueza/diversidad y endemismo están basados en Badii et al. (2007) y Noguera-Urbano (2017), respectivamente. La diversidad filogenética se basa en los postulados de Llopis-Belenguer et al. (2018) y Hernández-Ruedas et al. (2019) y aquí se hace una mirada desde la representatividad de los clados de la familia en Colombia. La configuración y los nombres de los clados de las Malpighiaceae está basada en Anderson et al. (2020). Se utilizaron intervalos altitudinales con una amplitud de 500 m, amplitud frecuentemente utilizada en estudios de gradientes altitudinales (e.g. Stevens, 1992; Læggaard, 1999; Etter & van Wyngaarden, 2000; Grytnes & Vetaas, 2002; Kessler, 2002; Oommen & Shanker, 2005; Giraldo-Cañas, 2014; 2018), lo cual facilita las comparaciones de riqueza, diversidad y endemismo entre diferentes grupos biológicos.

Adicionalmente, con el fin de identificar el patrón de variación con la altitud para la riqueza de especies y el endemismo, se usan los números de riqueza o endemismo por cada intervalo altitudinal, a partir de un análisis de regresión lineal simple (Daniel, 1990).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Riqueza, endemismo y distribución.** Las Malpighiaceae están representadas en Colombia por 34 géneros y 246 especies (Tablas 1 y 2); así, en Colombia está representado el 19% de las especies de la familia a nivel mundial y el 44,2% de los géneros. Cabe destacar que Cuatrecasas (1958) halló para Colombia 21 géneros y 168 especies, así, en los 63 años entre ese trabajo y el actual, se ha incrementado en 78 el número de especies de Malpighiaceae para la flora de Colombia. El endemismo corresponde a 47 especies, lo cual constituye el 19,1% de las especies presentes en Colombia. Así, Colombia es uno de los países más ricos en esta familia junto con Brasil (584 especies), Venezuela (189), México (169) y Perú (137) (Mamede et al., 2010; Villaseñor, 2016; Ulloa Ulloa et al., 2017; Almeida et al., 2021). Por su parte, los géneros más diversificados en Colombia son *Byrsonima* Kunth (36 especies), *Heteropterys* Kunth (28), *Hiraea* Jacq. (28), *Stigmaphyllon* A. Juss. (28), *Tetrapteryx* Cav. (25), *Bunchosia* Kunth (23) y *Mascagnia* (DC.) Bertero (15). Este patrón de riqueza por género se ajusta, en líneas generales, a los patrones encontrados en otros países con numerosas Malpighiaceae (Mamede et al., 2010; Villaseñor, 2016; Ulloa Ulloa et al., 2017). En cuanto al hábito, las formas lianescentes suman 162 especies, los árboles y los arbustos representan 83 especies, y sólo hay en Colombia una especie correspondiente a un sufrutice, *Byrsonima verbascifolia* (Tabla 2).

La mayor riqueza de especies se da en las tierras bajas; así, en el primer intervalo altitudinal (0-500 m s.m.) se han encontrado 212 especies, lo cual representa el 86,2% de las especies presentes en Colombia, seguido del segundo intervalo (500-1000 m s.m.) con 94 especies (38,2%) (Tabla 2), mientras que el límite altitudinal de las Malpighiaceae en Colombia (3200 m s.m.) sólo lo alcanzan dos especies, *Stigmaphyllon bogotense*, en los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta, y *Stigmaphyllon columbicum*, en los Andes.

**Tabla 1.** Las Malpighiaceae de Colombia y su distribución por regiones biogeográficas y gradientes altitudinales.  
\*: Especie endémica de Colombia.

Especie	Regiones biogeográficas	Gradiente altitudinal (m s.m.)
<i>Adelphia hiraeca</i> (Gaertn.) W.R. Anderson	Caribe, Pacífica, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Adelphia platyrachis</i> (Triana & Planch.) W.R. Anderson*	Pacífica	0-500
<i>Alicia macrodisca</i> (Triana & Planch) Griseb.	Amazonia, Andes, Guayana, Orinoquia	0-1000
<i>Amorimia concinna</i> (C.V. Morton) W.R. Anderson*	Caribe	0-500
<i>Andersoniodoxa marcelae</i> (W.R. Anderson) C. Davis & Amorim*	Pacífica	0-500
<i>Andersoniodoxa spruceana</i> (Niedenzu) C. Davis & Amorim	Amazonia	0-500
<i>Banisteriopsis elegans</i> (Triana & Planch.) Sandwith	Amazonia, Andes, Pacífica, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Banisteriopsis martiniana</i> (A. Juss.) Cuatrec.	Amazonia	0-500
<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatrec.	Andes, Caribe, Orinoquia, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Banisteriopsis padifolia</i> (Nied.) B. Gates	Andes, Pacífica	0-2500
<i>Banisteriopsis pubescens</i> (Nied.) Cuatrec.	Andes	1000-2000
<i>Banisteriopsis wilburii</i> B. Gates	Andes, Pacífica, valle del río Cauca	0-2500
<i>Blepharandra angustifolia</i> (Kunth) W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Blepharandra heteropetala</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Bronwenia acapulcensis</i> (Rose) W.R. Anderson & C. Davis	Caribe	0-500
<i>Bronwenia cornifolia</i> (Kunth) W.R. Anderson & C. Davis	Andes, Caribe, Pacífica, valle del río Magdalena	0-3000
<i>Bronwenia wurdackii</i> (B. Gates) W.R. Anderson & C. Davis	Amazonia, Andes, Guayana, Orinoquia, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Bunchosia anomala</i> W.R. Anderson*	Caribe, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-500
<i>Bunchosia argentea</i> (Jacq.) DC.	Amazonia, Andes, Caribe, Pacífica, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca	0-2500
<i>Bunchosia armeniaca</i> (Cav.) DC.	Amazonia, Andes, Orinoquia, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-3000
<i>Bunchosia brevistyla</i> W.R. Anderson*	Andes	1500-2000
<i>Bunchosia brevisurcularis</i> Dobson	Caribe, Pacífica	0-500
<i>Bunchosia cauliflora</i> W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Bunchosia cestrifolia</i> Cuatrec.	Andes, valle del río Magdalena	500-3000
<i>Bunchosia decussiflora</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Bunchosia diphylla</i> (Jacq.) Cuatrec. & Croat	Caribe, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Bunchosia dwyeri</i> Cuatrec. & Croat	Andes	1000-1500
<i>Bunchosia glandulifera</i> (Jacq.) Kunth	Amazonia, Andes, Caribe, Guayana, Orinoquia, valle del río Magdalena	0-2500
<i>Bunchosia hartwegiana</i> Benth.*	Caribe, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Bunchosia macrophylla</i> Rose	Pacífica	0-500
<i>Bunchosia nitida</i> (Jacq.) Rich.	Andes, Caribe, Orinoquia, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Bunchosia odorata</i> (Jacq.) Juss.	Caribe	0-500
<i>Bunchosia petraea</i> W.R. Anderson	Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Bunchosia pseudonitida</i> Cuatrec.	Andes, islas caribeñas, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Bunchosia retusa</i> Triana & Planch.*	Andes	1000-1500
<i>Bunchosia swartziana</i> Griseb.	Islas caribeñas	0-500
<i>Bunchosia systyla</i> (Nied.) Dobson	Amazonia	0-500
<i>Bunchosia</i> sp. nov. 1*	Valle del río Cauca	500-1000

Tabla 1. (Continuación.).

Especie	Regiones biogeográficas	Gradiente altitudinal (m s.m.)
<i>Bunchosia</i> sp. nov. 2	Andes	1000-3000
<i>Bunchosia</i> sp. nov. 3	Andes	1500-2500
<i>Burdachia prismatocarpa</i> A. Juss.	Amazonia, Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Burdachia sphaerocarpa</i> A. Juss.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima aerugo</i> Sagot	Andes, Pacífica	0-1500
<i>Byrsonima amoena</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana	0-1000
<i>Byrsonima arthropoda</i> A. Juss.	Amazonia, Andes, Guayana, Orinoquia, Pacífico, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Byrsonima bronweniana</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima bucidifolia</i> Standl.	Islas caribeñas	0-500
<i>Byrsonima chrysophylla</i> Kunth	Amazonia, Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima concinna</i> Benth.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima coniophylla</i> A.Juss.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Amazonia, Andes, Caribe, islas caribeñas, Guayana, Orinoquia, Pacífica, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2500
<i>Byrsonima crispa</i> A. Juss.	Amazonia, Andes, Guayana, Orinoquia, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Byrsonima cuprea</i> Griseb.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima fernandezii</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima flexipes</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima frondosa</i> A. Juss.	Guayana	0-500
<i>Byrsonima garcibarrigae</i> Cuatrec.	Amazonia, Andes, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Byrsonima hypoleuca</i> Turcz.	Andes, Pacífica	0-2000
<i>Byrsonima japurensis</i> A. Juss.	Amazonia, Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima krukoffii</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima laevis</i> Nied.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima linguifera</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima luetzelburgii</i> Steyerf.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima nemoralis</i> Cuatrec.*	Andes, Pacífica	0-500
<i>Byrsonima nitidissima</i> Kunth	Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima oblongifolia</i> A. Juss.	Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima poeppigiana</i> A. Juss.	Amazonia	0-500
<i>Byrsonima punctulata</i> A. Juss.	Amazonia, Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima putumayensis</i> Cuatrec.	Andes	1000-1500
<i>Byrsonima schultesiana</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima spicata</i> (Cav.) Kunth	Amazonia, Andes, Caribe, Guayana, Orinoquia, Pacífica, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	Amazonia, Andes, Caribe, Guayana, Orinoquia	0-2000
<i>Byrsonima wurdackii</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Byrsonima</i> sp. nov. 1	Amazonia, Pacífica	0-500
<i>Byrsonima</i> sp. nov. 2*	Andes	1000-2500
<i>Byrsonima</i> sp. nov. 3*	Orinoquia	0-500
<i>Byrsonima</i> sp. nov. 4*	Andes	1500-2500
<i>Byrsonima</i> sp. nov. 5*	Sierra Nevada de Santa Marta	1000-1500
<i>Callaeum antifebrile</i> (Griseb.) D.M. Johnson	Amazonia	0-500
<i>Carolus sinemariensis</i> (Aubl.) W.R. Anderson	Andes, Caribe, Guayana, Orinoquia, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2500

Tabla 1. (Continuación.).

Especie	Regiones biogeográficas	Gradiente altitudinal (m s.m.)
<i>Christianella glandulifera</i> (Cuatrec.) W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Christianella mesoamericana</i> (W.R. Anderson) W.R. Anderson	Pacífica	0-500
<i>Diacidia galphimioides</i> Griseb.	Amazonia, Guayana	0-1000
<i>Dicella julianii</i> (J. F. Macbr.) W.R. Anderson	Amazonia, valle del río Cauca	0-1000
<i>Diplopterys cabrerana</i> (Cuatrec.) B.Gates	Amazonia, Andes	0-1000
<i>Diplopterys cristata</i> (Griseb.) W.R. Anderson & C. Davis	Caribe, Sierra Nevada de Santa Marta	0-500
<i>Diplopterys erianthera</i> (A. Juss.) W.R. Anderson & C. Davis	Amazonia	0-500
<i>Diplopterys heterostyla</i> (A. Juss.) W.R. Anderson & C. Davis*	Caribe, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Diplopterys krukoffii</i> (B. Gates) W.R. Anderson & C. Davis	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Diplopterys longialata</i> (Nied.) W.R. Anderson & C. Davis	Amazonia	0-500
<i>Diplopterys lucida</i> (Rich.) W.R. Anderson & C. Davis	Andes, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Diplopterys nutans</i> (Nied.) W.R. Anderson & C. Davis	Amazonia	0-500
<i>Diplopterys platyptera</i> (Griseb.) W.R. Anderson & C. Davis	Caribe	0-500
<i>Diplopterys pubipetala</i> (A. Juss.) W.R. Anderson & C. Davis	Amazonia, Andes, Guayana, Orinoquia, Pacífica, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Ectopopterys soejartoi</i> W.R. Anderson	Valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Gaudichaudia albida</i> Schltdl. & Cham.	Andes	1500-2500
<i>Glandonia williamsii</i> Steyerm.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Glicophyllum gracile</i> (W.R. Anderson) R.F. Almeida	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Glicophyllum stylopterum</i> (A. Juss.) R.F. Almeida	Amazonia, Caribe, Orinoquia, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Heteropterys actinocenia</i> W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Heteropterys alata</i> (W.R. Anderson) W.R. Anderson	Amazonia, Andes, Guayana, Orinoquia, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Heteropterys atabapensis</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Heteropterys aureosericea</i> Cuatrec.	Amazonia	0-500
<i>Heteropterys ayacuchensis</i> W.R. Anderson	Orinoquia	0-500
<i>Heteropterys berteriana</i> A. Juss.	Caribe	0-500
<i>Heteropterys colombiana</i> W.R. Anderson*	Caribe, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Heteropterys complicata</i> (Kunth) W.R. Anderson & C. Davis	Caribe, Orinoquia	0-500
<i>Heteropterys floridana</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana, Orinoquia, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A. Juss.	Andes, Caribe, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Heteropterys leona</i> (Cav.) Exell	Pacífica	0-500
<i>Heteropterys lonicerifolia</i> Triana & Planch.	Andes, Caribe, Sierra Nevada de Santa Marta	0-2000
<i>Heteropterys macradena</i> (DC.) W.R. Anderson	Amazonia, Andes, Caribe, Guayana, Orinoquia, Pacífica, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Heteropterys macrostachya</i> A. Juss.	Amazonia, Andes, Caribe, Guayana, Orinoquia, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Heteropterys magnifica</i> W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Heteropterys nervosa</i> A. Juss.	Amazonia, Guayana	0-1000
<i>Heteropterys oblongifolia</i> Gleason	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Heteropterys obovata</i> (Small) Cuatrec. & Croat	Pacífica	0-500

Tabla 1. (Continuación.).

Especie	Regiones biogeográficas	Gradiente altitudinal (m s.m.)
<i>Heteropterys occidentalis</i> Cuatrec.	Andes, Pacífica, valle del río Cauca	500-1500
<i>Heteropterys olivacea</i> (Cuatrec.) W.R. Anderson*	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Heteropterys orinocensis</i> (Kunth) A. Juss.	Amazonia, Guayana, Orinoquia	0-500
<i>Heteropterys prunifolia</i> (Kunth) W.R. Anderson	Caribe, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Heteropterys quietepensis</i> Steyerm.	Orinoquia	0-500
<i>Heteropterys racemosa</i> A. Juss.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Heteropterys riparia</i> Cuatrec.	Amazonia, Orinoquia	0-500
<i>Heteropterys rudasii</i> W.R. Anderson*	Amazonia	0-500
<i>Heteropterys siderosa</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Heteropterys uribei</i> Cuatrec.	Amazonia, Andes	0-2000
<i>Hiraea affinis</i> Miq.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Hiraea apaporiensis</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Hiraea brachyptera</i> Triana & Planch.	Pacífica	0-500
<i>Hiraea cephalotes</i> Triana & Planch.	Andes	1000-2000
<i>Hiraea colombiana</i> C.V. Morton	Andes	2000-3000
<i>Hiraea crassipes</i> A. Juss.	Amazonia	0-500
<i>Hiraea escobariae</i> C.E. Anderson*	Andes	1000-2000
<i>Hiraea fagifolia</i> (DC.) A. Juss.	Amazonia, Orinoquia, Pacífica, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Hiraea faginea</i> (Sw.) Nied.	Guayana, Pacífica	0-500
<i>Hiraea ferruginea</i> Cuatrec.*	Andes	1500-2000
<i>Hiraea fimbriata</i> W.R. Anderson	Orinoquia	0-500
<i>Hiraea guapecita</i> Cuatrec.	Pacífica	0-500
<i>Hiraea holmgreniorum</i> C.E. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Hiraea hypoleuca</i> W.R. Anderson	Andes	500-2000
<i>Hiraea idroboana</i> Cuatrec.*	Andes, Guayana	1000-2000
<i>Hiraea klugii</i> Cuatrec.	Amazonia	0-500
<i>Hiraea mutisiana</i> Cuatrec.*	Andes	1500-2500
<i>Hiraea opulifolia</i> (Rusby) Nied.*	Sierra Nevada de Santa Marta	1000-1500
<i>Hiraea pachypoda</i> Nied.	Andes	500-2000
<i>Hiraea putumayensis</i> C.V. Morton & Cuatrec.	Amazonia	0-500
<i>Hiraea reclinata</i> Jacq.	Caribe, Pacífica, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Hiraea sanctae-marthae</i> C.V. Morton*	Caribe	0-500
<i>Hiraea schultesii</i> Cuatrec.	Amazonia	0-500
<i>Hiraea sclerophylla</i> Cuatrec.*	Valle del río Magdalena	0-500
<i>Hiraea smilacina</i> Standl.	Amazonia, Andes	0-2500
<i>Hiraea ternifolia</i> (Kunth) A. Juss.	Andes, Caribe, Guayana, Orinoquia, valle del río Magdalena	0-3000
<i>Hiraea transiens</i> Nied.*	Andes, Pacífica	0-1500
<i>Hiraea villosa</i> Nied.	Valle del río Magdalena	0-500
<i>Jubelina grisebachiana</i> W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Jubelina magnifica</i> W.R. Anderson	Guayana	0-500
<i>Jubelina uleana</i> (Nied.) Cuatrec.	Amazonia	0-500
<i>Jubelina wilburii</i> W.R. Anderson	Valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Lophanthera longifolia</i> (Kunth) Griseb.	Amazonia, Orinoquia	0-500
<i>Lophanthera pendula</i> Ducke	Guayana	0-500
<i>Lophopterys inpana</i> W.R. Anderson	Guayana	0-500

Tabla 1. (Continuación.).

Especie	Regiones biogeográficas	Gradiente altitudinal (m s.m.)
<i>Malpighia albiflora</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	Pacífica	0-500
<i>Malpighia emarginata</i> DC.	Andes, Caribe, Orinoquia, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Malpighia glabra</i> L.	Andes, Caribe, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2500
<i>Malpighia romeroana</i> Cuatrec.	Pacífica	0-500
<i>Malpighiodes liesneri</i> (W.R. Anderson) W.R. Anderson	Guayana	0-500
<i>Mascagnia allopterys</i> (Moris) W.R. Anderson	Caribe, valle del río Magdalena	0-500
<i>Mascagnia arenicola</i> C.E. Anderson	Amazonia, Andes, Orinoquia, Pacífica, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Mascagnia conformis</i> W.R. Anderson	Amazonia, Orinoquia	0-500
<i>Mascagnia cynanchifolia</i> Griseb.	Guayana	0-500
<i>Mascagnia dissimilis</i> C.V. Morton & Moldenke	Andes, Guayana, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Mascagnia divaricata</i> (Kunth) Nied.	Amazonia, Caribe, Orinoquia, Pacífica, valle del río Cauca	0-500
<i>Mascagnia eggersiana</i> (Nied.) W.R. Anderson	Amazonia, Orinoquia	0-500
<i>Mascagnia loretensis</i> Morton	Amazonia	0-500
<i>Mascagnia lugoi</i> W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Mascagnia macradena</i> (DC.) Nied.	Caribe, Orinoquia, valle del río Cauca	0-1000
<i>Mascagnia ovatifolia</i> (Kunth) Griseb.	Caribe, Orinoquia, Pacífica, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Mascagnia pittieri</i> C.V. Morton*	Andes	1000-2000
<i>Mascagnia tenuifolia</i> Nied.	Amazonia	0-500
<i>Mascagnia violacea</i> (Triana & Planch.) Nied.*	Andes, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Mascagnia</i> sp. nov.*	Pacífica	0-500
<i>Mezia includens</i> (Benth.) Cuatrec.	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Mezia rufa</i> W.R. Anderson	Guayana	0-500
<i>Niedenzuella castanea</i> (Cuatrec.) W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Niedenzuella metensis</i> (Cuatrec.) W.R. Anderson*	Orinoquia	0-500
<i>Niedenzuella poeppigiana</i> (A. Juss.) W.R. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Niedenzuella stannea</i> (Griseb.) W.R. Anderson	Amazonia, valle del río Magdalena	0-500
<i>Pterandra colombiana</i> C.E. Anderson*	Valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Pterandra ultramontana</i> Cuatrec.*	Pacífica	0-500
<i>Spachea herbert-smithii</i> (Rusby) Cuatrec.*	Andes, Caribe, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Spachea membranacea</i> Cuatrec.	Pacífica	0-500
<i>Spachea tricarpa</i> A. Juss.	Amazonia	0-500
<i>Stigmaphyllon adenodon</i> A. Juss.	Amazonia	0-500
<i>Stigmaphyllon alternans</i> Triana & Planch.	Amazonia, Orinoquia	0-500
<i>Stigmaphyllon bannisterioides</i> (L.) C.E. Anderson	Caribe, Pacífica	0-500
<i>Stigmaphyllon bogotense</i> Triana & Planch.	Andes, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-3500
<i>Stigmaphyllon cardiophyllum</i> A. Juss.	Amazonia	0-500
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i> (Lam.) A. Juss.	Pacífica	0-500
<i>Stigmaphyllon columbicum</i> Nied.	Andes, Caribe, Pacífica, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-3500
<i>Stigmaphyllon dichotomum</i> (L.) Griseb.	Andes, Caribe, Orinoquia, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Stigmaphyllon echitoides</i> Triana & Planch.	Andes, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2500



Tabla 1. (Continuación.).

Especie	Regiones biogeográficas	Gradiente altitudinal (m s.m.)
<i>Stigmaphyllon ellipticum</i> (Kunth) A. Juss.	Andes, Caribe, Pacífica	0-1500
<i>Stigmaphyllon florosum</i> C.E. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Stigmaphyllon goudotii</i> C.E. Anderson*	Andes	1000-1500
<i>Stigmaphyllon herbaceum</i> Cuatrec.	Caribe, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Stigmaphyllon hypargyreum</i> Triana & Planch.	Andes, Pacífica	0-2500
<i>Stigmaphyllon lacunosum</i> A. Juss.	Amazonia	0-500
<i>Stigmaphyllon lindenianum</i> A. Juss.	Pacífica	0-500
<i>Stigmaphyllon maynense</i> Huber	Amazonia	0-500
<i>Stigmaphyllon orientale</i> Cuatrec.*	Orinoquia	0-500
<i>Stigmaphyllon puberum</i> (Rich.) A. Juss.	Amazonia, Guayana, Orinoquia, Pacífica	0-500
<i>Stigmaphyllon romeroi</i> Cuatrec.*	Caribe	0-500
<i>Stigmaphyllon sarmentosum</i> Cuatrec.	Andes	2000-2500
<i>Stigmaphyllon singulare</i> C.E. Anderson	Andes	1000-1500
<i>Stigmaphyllon sinuatum</i> (DC.) A. Juss.	Amazonia, Guayana, Orinoquia, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Stigmaphyllon stenophyllum</i> C.E. Anderson*	Andes	2000-2500
<i>Stigmaphyllon suffruticosum</i> Cuatrec.*	Andes, valle del río Cauca	500-1500
<i>Stigmaphyllon tergalanatum</i> Cuatrec.*	Valle del río Magdalena	500-1000
<i>Stigmaphyllon velutinum</i> Triana & Planch.*	Andes, valle del río Magdalena	500-2500
<i>Stigmaphyllon venulosum</i> Cuatrec.*	Andes, Orinoquia	0-3000
<i>Tetrapteryx acapulcensis</i> Kunth	Andes, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Tetrapteryx amazonica</i> C.E. Anderson	Amazonia	0-500
<i>Tetrapteryx benthamii</i> Triana & Planch.*	Andes	500-2500
<i>Tetrapteryx callejasii</i> W.R. Anderson <sup>3</sup> *	Andes, Caribe, Pacífica, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Tetrapteryx calophylla</i> A. Juss.	Amazonia, Andes, Orinoquia	0-1500
<i>Tetrapteryx chloroptera</i> Cuatrec.	Amazonia, Guayana, Orinoquia, valle del río Cauca	0-1000
<i>Tetrapteryx crispera</i> A. Juss.	Andes, Caribe, Orinoquia, valle del río Magdalena	0-1500
<i>Tetrapteryx diptera</i> Cuatrec.	Andes, Pacífica, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Tetrapteryx discolor</i> (G. Mey.) DC.	Amazonia, Andes, Orinoquia, valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-2000
<i>Tetrapteryx goudotiana</i> Triana & Planch.	Amazonia, Caribe, Pacífica, valle del río Magdalena	0-1000
<i>Tetrapteryx hirsutula</i> Cuatrec. & Croat	Pacífica	0-500
<i>Tetrapteryx jamesonii</i> Turcz.	Andes	1500-3000
<i>Tetrapteryx magnifolia</i> Griseb.	Valle del río Cauca, valle del río Magdalena	0-500
<i>Tetrapteryx mucronata</i> Cav.	Amazonia, Guayana, Orinoquia, Pacífica	0-500
<i>Tetrapteryx natans</i> W.R. Anderson	Amazonia, Guayana	0-500
<i>Tetrapteryx nitida</i> A. Juss.	Amazonia	0-500
<i>Tetrapteryx papyracea</i> Triana & Planch.*	Amazonia, Andes, Guayana, Orinoquia	0-1000
<i>Tetrapteryx seemannii</i> Triana & Planch.	Caribe, Pacífica	0-500
<i>Tetrapteryx splendens</i> Cuatrec.*	Andes, valle del río Magdalena	500-2500
<i>Tetrapteryx steyermarkii</i> W.R. Anderson	Caribe	0-500
<i>Tetrapteryx subaptera</i> Cuatrec.	Pacífica	0-500
<i>Tetrapteryx tinifolia</i> Triana & Planch.	Amazonia, Andes, Pacífica, valle del río Magdalena	0-2500
<i>Tetrapteryx tolimensis</i> Sprague*	Valle del río Magdalena	0-500
<i>Tetrapteryx</i> sp. nov. 1*	Amazonia	0-500
<i>Tetrapteryx</i> sp. nov. 2	Amazonia	0-500

**Tabla 2.** Riqueza y endemismo de las Malpighiaceae en Colombia, sobre la base de gradientes altitudinales. \*: La suma de las columnas no es aritmética, ya que hay varias especies que se distribuyen en más de un intervalo altitudinal.

Intervalo altitudinal (m s.m.)	Número de especies	Número de especies endémicas	Número de especies arbóreas o arbustivas	Número de especies lianescentes	Número de especies sufrútices
0-500	212	28	71	140	1
500-1000	94	17	25	67	1
1000-1500	72	17	22	49	1
1500-2000	53	13	16	36	1
2000-2500	30	9	10	20	0
2500-3000	10	1	3	7	0
3000-3200	2	0	0	2	0
<b>Total*</b>	246	47	83	162	1

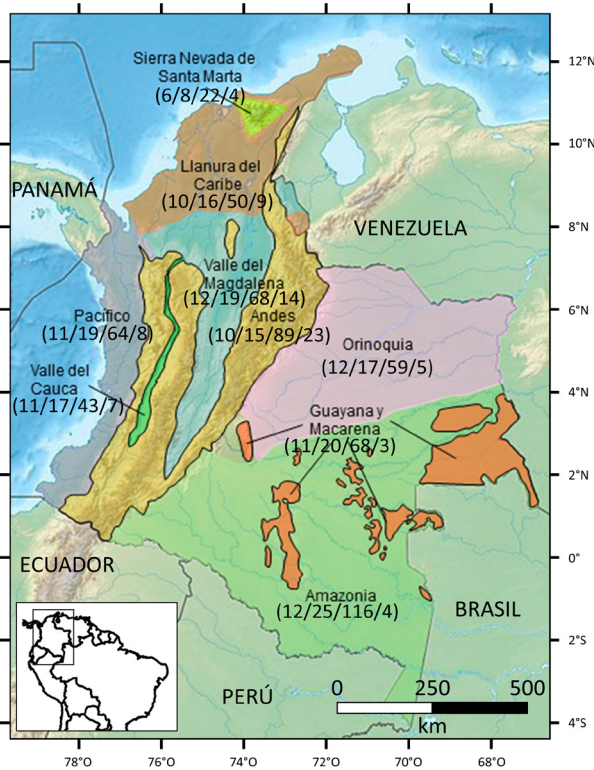
Asimismo, el número de especies endémicas por intervalo de altitud muestra el mismo patrón, en donde las tierras bajas (0-500 m s.m.) son las que presentan el mayor número de especies endémicas (28), seguido del segundo intervalo altitudinal con 17 especies y el endemismo va disminuyendo a medida que se asciende en el gradiente altitudinal (Tabla 2). Estos datos se ajustan a los encontrados para otras familias vegetales en Colombia (Rangel-Ch., 2006; 2015; Giraldo-Cañas, 2010; 2018) estudiadas en un contexto de gradientes altitudinales, así como en Ecuador (Lægaard, 1999; Kessler, 2002) y Venezuela (Giraldo-Cañas, 2014), en las cuales las tierras bajas y medias (0-1500 m s.m.) tienen la mayor riqueza, no sólo en número de especies sino también en géneros y clados (Giraldo-Cañas, 2014).

El patrón de riqueza altitudinal, así como el patrón de endemismo altitudinal, muestran una disminución con la altitud ( $y = -0,061x + 173,57$ ;  $R^2 = 0,82$ ;  $y = -0,009x + 27,76$ ;  $R^2 = 0,95$ , respectivamente, donde “y” es el número de especies y “x” la altitud). Este patrón de riqueza de especies es exhibido por otros grupos vegetales en el neotrópico, tales como Poaceae (Giraldo-Cañas, 2010; 2014), Marcgraviaceae (Giraldo-Cañas, 2018), así como por la riqueza de especies en numerosos bosques neotropicales en diferentes gradientes altitudinales (Gentry, 1995). Por otra parte, los datos aquí analizados para las Malpighiaceae de Colombia, no se ajustan al “efecto del dominio medio” (Colwell & Lees, 2000; Adams, 2009; Giraldo-Cañas, 2014), el cual contempla que la mayor riqueza de especies, en un contexto

de gradientes altitudinales, se encuentra en las alturas intermedias, como es el caso de la riqueza de Acanthaceae, Bromeliaceae, Pteridophyta, Solanaceae) (Kessler & Kluge, 2008; Adams, 2009) o el caso de las especies de la familia Frullaniaceae de las hepáticas en áreas montañas neotropicales (Gradstein & Uribe, 2011). Esta situación se ajusta a la naturaleza ecológica y biogeográfica de la mayoría de las especies de Malpighiaceae, las cuales prefieren los hábitats húmedos y cálidos de tierras bajas, principalmente de la cuenca amazónica, de variadas formaciones vegetales de los escudos precámbricos sudamericanos y de la Mata Atlántica (Anderson, 1981; 2001; Mamede et al., 2010; Rangel-Ch., 2015; Almeida et al., 2016).

Los límites altitudinales de la familia Malpighiaceae en Colombia, alcanzan los 3200 m s.m. y tan sólo diez especies se distribuyen en las tierras altas (2500-3200 m s.m.), como en algunos bosques andinos, tanto primarios como secundarios, arbustales, bordes de bosque y en zonas de transición entre bosques altoandinos y páramos, a saber, *Bronwenia cornifolia* ( $\leq 3000$  m s.m.), *Bunchosia armeniaca* ( $\leq 2800$  m s.m.), *Bunchosia cestrifolia* ( $\leq 2950$  m s.m.), *Bunchosia* sp. nov. ( $\leq 2700$  m s.m.), *Hiraea colombiana* ( $\leq 2800$  m s.m.), *Hiraea ternifolia* ( $\leq 2750$  m s.m.), *Stigmaphyllon bogotense* ( $\leq 3200$  m s.m.), *Stigmaphyllon columbicum* ( $\leq 3200$  m s.m.), *Stigmaphyllon venulosum* ( $\leq 2800$  m s.m.) y *Tetrapterys jamesonii* ( $\leq 2600$  m s.m.) (Tabla 1).

La Amazonia, los Andes y el valle del río Magdalena, exhiben la riqueza de especies más alta, con 116, 89 y 68, respectivamente (Figura 1, Tabla 3).



**Fig. 1.** Diversidad filogenética, riqueza genérica y específica y endemismo de las Malpighiaceae en las regiones biogeográficas de Colombia (número de clados/número de géneros/número de especies/número de especies endémicas). En esta figura, por cuestiones de escala, no aparecen las islas caribeñas colombianas (2/2/4/0) (mapa modificado de Bernal et al., 2016). Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/923/1206>

Cabe resaltar que en la Sierra Nevada de Santa Marta (la montaña costera más alta del mundo, Alvear et al., 2015), sólo se han registrado 22 especies, pero claramente esta baja riqueza se debe a que dicha sierra está pobremente muestreada (Alvear et al., 2015), así que se cree que su real riqueza biológica y endemismo, no sólo de Malpighiaceae sino de muchos otros grupos de plantas, sería muy destacada (Alvear et al., 2015), y esto se basa en la “Hipótesis de la heterogeneidad ambiental”, la cual sustenta la idea de que ambientes heterogéneos permiten ser colonizados por un mayor número de especies, con lo cual aumentan la riqueza y la diversidad biológicas (Badii et al., 2007).

El mayor número de especies endémicas se encuentra en los Andes y en el valle del río Magdalena, con 23 y 14 especies, respectivamente (Figura 1, Tabla 3). Es curioso el bajo endemismo en la Guayana colombiana, toda vez que las Malpighiaceae presentan una riqueza y un endemismo muy destacados en toda esta región biogeográfica (Anderson, 1981), con 160 especies, 100 de las cuales son endémicas (Anderson, 1981; Giraldo-Cañas, 2001; 2008), y más concretamente, la Guayana venezolana presenta 153 especies, 32 de las cuales son endémicas (Anderson, 2001). Así, al igual que para la Sierra Nevada de Santa Marta, los inventarios vegetales son escasos y fragmentarios en la Guayana colombiana (así como en otras áreas colombianas, e. g. Amazonia, Pacífica y varios valles intra-andinos, entre otras), por lo tanto, estos datos actuales de riqueza y endemismo, no mostraría su real expresión en esta área. Adicionalmente, las formaciones vegetales de la Guayana se asientan en sustratos muy antiguos, ya que dicha región es de origen precámbrico (véanse Giraldo-Cañas, 2001; 2008) y así, en este contexto se podría recurrir a la “Hipótesis del Tiempo” para esperar una mayor riqueza y diversidad de especies en la Guayana colombiana, dado que esta hipótesis relaciona antigüedad geológica con una mayor riqueza y diversidad biológicas (Badii et al., 2007).

**Disyunciones anfiatlánticas.** De las especies presentes en Colombia, *Heteropterys leona* y *Stigmaphyllon bannisterioides* exhiben una distribución natural en América tropical y en la costa atlántica de África tropical (Anderson & Anderson, 2016). Estas especies poseen frutos adaptados a la dispersión hidrócora, como la presencia de aerénquima en las paredes del fruto, lo cual le permite una mayor flotabilidad (Anderson, 2001). Así, recientemente estas dos especies pudieron haber llegado a África por medio del océano Atlántico (Davis & Anderson, 2010).

**Disyunciones neotropicales.** Entre las especies presentes en Colombia, hay algunas que muestran disyunciones intra-americanas, como por ejemplo *Byrsonima bucidifolia* (presente en la isla caribeña colombiana de Providencia, así como en la península de Yucatán, México), *Ectopopterys soejartoi* (conocida en Colombia únicamente en el norte de Antioquia, así como en algunas áreas de Ecuador y Perú),

**Tabla 3.** Riqueza de las Malpighiaceae en las regiones biogeográficas de Colombia. \*: La suma de las columnas no es aritmética, ya que hay varios clados, géneros y especies que se distribuyen en más de una región biogeográfica.

Región biogeográfica	Número de clados	Número de géneros	Número de especies	Número de especies endémicas
Amazonia	12	25	116	4
Andes	10	15	89	23
Guayana	11	20	68	3
Islas Caribeñas	2	2	4	0
Caribe	10	16	50	9
Orinoquia	12	17	59	5
Pacífica	11	19	64	8
Sierra Nevada de Santa Marta	6	8	22	4
Valle del río Cauca	11	17	43	7
Valle del río Magdalena	12	19	68	14
<b>Total*</b>	15	34	246	47

*Hiraea villosa* (conocida de algunas áreas colombianas del valle del río Magdalena, así como en algunas áreas del Perú), *Stigmaphyllon bogotense* (conocida únicamente de los Andes septentrionales y de Costa Rica), *Stigmaphyllon sarmentosum* (conocida únicamente del departamento colombiano de Cundinamarca en el centro del país, así como en algunas áreas de Ecuador y nordeste del Perú) y *Tetrapterys magnifolia* (conocida de algunas áreas de los departamentos de Antioquia y Cesar, en el norte de Colombia, así como en algunas áreas de Ecuador y Perú) (Anderson & Anderson, 2016). Estas disyunciones se deben analizar con cautela, ya que son evidentes los vacíos de inventarios florísticos en muchas áreas de Colombia. Así, esta distribución aparentemente disyunta quizás se deba a problemas y vacíos de muestreos e inventarios en varias regiones colombianas, como se mostrará más adelante.

**Diversidad filogenética de las Malpighiaceae en Colombia.** En Colombia están representados 15 de los 19 clados reconocidos para la familia (véase Anderson et al., 2020), con 34 de los 77 géneros descritos (tablas 3 y 4). Los clados más diversificados en Colombia son el clado *Stigmaphyllon* con cinco géneros, 48 especies, diez de las cuales son endémicas de Colombia (5/48/10), el clado *Byrsonima* (3/39/5), el clado *Hiraea* (3/31/9), el clado *Heteropterys* (1/28/3), el clado *Tetrapterys* s. str. (2/27/6) y el clado *Bunchosia* (1/23/5) (Tabla 4). La diversidad filogenética en los gradientes altitudinales es similar al patrón de la riqueza específica por intervalo altitudinal, ya que las regiones naturales referidas a

las tierras bajas (Amazonia, Orinoquia, valle del río Magdalena, Guayana, Pacífica, valle del río Cauca, Caribe), son las que presentan la mayor diversidad en clados. Si bien la Amazonia es la región más rica en especies, presenta el mismo número de clados (12) que la Orinoquia (una región que tiene la mitad de la riqueza específica de la Amazonia) y que el valle del río Magdalena; le siguen en cantidad de clados, la Guayana, la Pacífica y el valle del río Cauca, con once clados cada una (Tabla 3). A pesar de ser los Andes la segunda región natural más rica en especies (89), es la que ocupa el séptimo lugar en cuanto al número de clados (diez de los quince clados registrados en Colombia, faltando tanto clados basales como más recientes) (Tabla 3). Estas cifras son diferentes a las presentadas por Anderson & Anderson (2016), toda vez que aquí se amplía el número de géneros para Colombia, de 32 a 34, y el número de especies y por ende, de clados para varias unidades biogeográficas colombianas, como por ejemplo, pasar de diez especies para la Sierra Nevada de Santa Marta a 22, pasar de 57 especies para la Guayana a 68, de 42 especies para el valle del río Cauca a 43 y de 67 especies para el valle del río Magdalena a 68 especies, además, se actualizaron algunos datos para la distribución altitudinal de varias especies. No obstante, con nuevas exploraciones en varias áreas del territorio nacional, se esperaría que la Guayana colombiana presente el mayor número de especies y de clados, seguida, probablemente, por la Amazonia, ya que en ambas regiones sudamericanas se encuentran la mayor riqueza de especies y la mayor cantidad de linajes.

**Tabla 4.** Diversidad filogenética de las Malpighiaceae y su representatividad en Colombia. La configuración de los clados y su distribución geográfica están basadas en Anderson et al. (2020). \*: Género presente en Colombia. Los números entre paréntesis corresponden al número de especies por género presentes en Colombia (totales/endémicas).

Clado	Géneros	Distribución
Acmanthera	<i>Acmanthera</i> , <i>Coleostachys</i> , <i>Pterandra</i> * (2/2)	Sudamérica y Panamá
Acridocarpus	<i>Acridocarpus</i> , <i>Brachylophon</i>	Paleotrópico
Amorimia	<i>Amorimia</i> * (1/1)	Sudamérica
Barnebya	<i>Barnebya</i>	Brasil
Bunchosia	<i>Bunchosia</i> * (23/5), <i>Echinopterys</i> , <i>Heladena</i> , <i>Henleophytum</i> , <i>Thryallis</i> , <i>Tristellateia</i>	Neotrópico y paleotrópico
Byrsonima	<i>Blepharandra</i> * (2/0), <i>Byrsonima</i> * (36/5), <i>Diacidia</i> * (1/0)	El Caribe y desde el sudeste de la Florida hasta el sudeste de Brasil
Carolus	<i>Carolus</i> * (1/0), <i>Dicella</i> * (1/0), <i>Flabellariopsis</i> , <i>Hiptage</i> , <i>Tricomaria</i>	Neotrópico, paleotrópico y sudeste asiático
Christianella	<i>Alicia</i> * (1/0), <i>Callaeum</i> * (1/0), <i>Christianella</i> * (2/0), <i>Flabellaria</i> , <i>Jubelina</i> * (4/0), <i>Malpighiodes</i> * (1/0), <i>Mezia</i> * (2/0)	Desde Texas hasta el sur de Sudamérica y África
Ectopopterys	<i>Ectopopterys</i> * (1/0)	Colombia (Antioquia), Ecuador y Perú
Galphimia	<i>Andersoniodoxa</i> * (2/1), <i>Galphimia</i> , <i>Lophanthera</i> * (2/0), <i>Spachea</i> * (3/1), <i>Verrucularia</i>	Desde Texas hasta Sudamérica, así como en Cuba
Heteropterys	<i>Heteropterys</i> * (28/3)	Desde el norte de México hasta el sudeste de Brasil y norte de la Argentina, el Caribe y la costa atlántica de África
Hiraea	<i>Adelphia</i> * (2/1), <i>Excentradenia</i> , <i>Hiraea</i> * (28/8), <i>Lophopterys</i> * (1/0), <i>Psychopterys</i>	Neotrópico
Malpighia	<i>Aspidopterys</i> , <i>Calcicola</i> , <i>Caucanthus</i> , <i>Diaspis</i> , <i>Digonopterys</i> , <i>Madagaskaria</i> , <i>Malpighia</i> * (4/0), <i>Mascagnia</i> * (15/3), <i>Microsteira</i> , <i>Rhynchophora</i> , <i>Triaspis</i>	Neotrópico y paleotrópico
Mcvaughia	<i>Burdachia</i> * (2/0), <i>Glandonia</i> * (1/0), <i>Mcvaughia</i>	Sudamérica
Niedenzuella	<i>Niedenzuella</i> * (4/1)	Neotrópico
Ptilochaeta	<i>Dinemagonum</i> , <i>Dinemandra</i> , <i>Lasiocarpus</i> , <i>Ptilochaeta</i>	México, Argentina, Brasil, Chile y Paraguay
Stigmaphyllon	<i>Aspicarpa</i> , <i>Banisteriopsis</i> * (6/0), <i>Bronwenia</i> * (3/0), <i>Camarea</i> , <i>Cordobia</i> , <i>Cottsia</i> , <i>Diplopterys</i> * (10/1), <i>Gallardoia</i> , <i>Gaudichaudia</i> * (1/0), <i>Janusia</i> , <i>Mionandra</i> , <i>Peixotoa</i> , <i>Philgamia</i> , <i>Sphedammocarpus</i> , <i>Stigmaphyllon</i> * (28/9)	Nuevo Mundo (desde Texas hasta la Argentina, Bolivia y Paraguay) y Viejo Mundo (África subsahariana, Madagascar, Australia, Filipinas, Taiwán, Indonesia, Nueva Caledonia y otras islas del Pacífico)
Tetrapterys s. s.	<i>Glicophyllum</i> * (2/0), <i>Tetrapterys</i> * (25/6)	Neotrópico
Tetrapterys s. l.	<i>Tetrapterys</i> (0/0)	Neotrópico

## CONCLUSIONES

Colombia es el segundo país más rico en Malpighiaceae del mundo (34 géneros, 246 especies y un endemismo del 19,1%), después de Brasil [44 géneros, 584 especies y un 61% de endemismo (Mamede et al. 2010; Almeida et al., 2021)]. No obstante, son evidentes los pocos muestreos botánicos en muchas áreas colombianas (Giraldo-Cañas, obs. pers. realizadas durante casi 30 años de exploración en Colombia), por lo tanto, persisten los vacíos en torno de la riqueza biológica del país, ya que falta por explorar cerca de un 40% del territorio colombiano (Giraldo-Cañas, obs. pers.). En este

sentido, son prioritarias las expediciones a la Sierra Nevada de Santa Marta (en el Caribe), la Guayana (principalmente en los departamentos de Caquetá, Guainía y Vaupés), la Orinoquia (principalmente en los departamentos de Arauca y Vichada), la región Pacífica (incluidas varias de sus serranías), la región del Catatumbo (Norte de Santander), varias zonas de las vertientes andinas (principalmente los cañones intra-andinos) y a pesar de que la Amazonia colombiana es la más rica, es evidente la necesidad de explorar varias áreas amazónicas de los departamentos del Amazonas, Caquetá, Guaviare y Putumayo. Es necesario destacar que gran parte de estas áreas estaban “prohibidas” para

la investigación científica, debido a la guerra interna colombiana, la cual duró cerca de 55 años, y que tras la reciente firma de un acuerdo de paz están “abiertas” a variadas iniciativas de exploración e investigación (Baptiste et al., 2017).

El patrón de riqueza de especies, endemismo y diversidad filogenética de las Malpighiaceae en el contexto altitudinal colombiano muestra una alta riqueza en las tierras bajas. Este patrón coincide con varias familias, especialmente diversificadas en las tierras bajas neotropicales (0-1500 m s.m.), como Annonaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Chrysobalanaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Marantaceae, Marcgraviaceae, Moraceae, Myristicaceae, Myrtaceae, Passifloraceae, Piperaceae, Poaceae, Rubiaceae, Sapotaceae, entre otras (Rangel-Ch., 2006; 2015; Bernal et al., 2016). No obstante, este comportamiento es diferente al exhibido por otros grupos vegetales, los cuales muestran un patrón correspondiente al “efecto del dominio medio” (Acanthaceae, Araceae, Bromeliaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, hepáticas, líquenes, Orchidaceae, Pteridophyta, Solanaceae), toda vez que su mayor riqueza de especies se alcanza en altitudes intermedias (1500-2500 m s.m.) (Rangel-Ch., 2006; 2015; Bernal et al., 2016) y contrario a otras familias, las cuales alcanzan su riqueza más destacada en alturas mayores ( $\geq 2500$  m s.m.), como en el caso de varios grupos (tribus, géneros) de las familias Apiaceae, Asteraceae, Calceolariaceae, Cunoniaceae, Hypericaceae, Juncaceae, Orchidaceae, Plantaginaceae, Poaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, entre otras (Rangel-Ch., 2006; 2015; Bernal et al., 2016).

La consideración de regiones con elevada riqueza de especies, endemismo destacado y una apreciable diversidad filogenética, junto con la combinación de la representatividad de otros grupos biológicos, tanto vegetales como animales, podrían constituir insumos para definir y delimitar nuevas áreas prioritarias para la conservación en Colombia, y varias de estas regiones no cuentan con la suficiente representatividad de áreas biogeográficas con categorías de conservación en el “Sistema Nacional Ambiental”. Por otra parte, se recomienda evaluar, en un futuro cercano, el recambio, la abundancia, el desplazamiento y la extinción de especies en intervalos altitudinales, con miras a proporcionar nuevas evidencias en torno de los efectos del calentamiento climático global.

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades brindadas para la realización 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, MO, NY, PSO, QCA, RSA, SI, SURCO, TOLI, UDBC, UIS, UPTC, US y VALLE, por todo su respaldo y por permitir el estudio de sus colecciones. A Dairon Cárdenas (COAH) y a la Asociación Colombiana de Herbarios por financiar numerosos viajes para visitar diferentes herbarios colombianos. El mapa de las regiones biogeográficas de Colombia se modificó de Bernal et al. (2016). A Gonzalo Andrade (director del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia), a la Editorial UN (Universidad Nacional de Colombia) y a Rodrigo Bernal (editor del Catálogo de plantas y líquenes de Colombia), por permitir el uso del mapa de las regiones biogeográficas de Colombia. Al Comité Editorial y a los evaluadores anónimos por sus acertados y valiosos comentarios.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abadía Bonilla, D.; Á. J. Lema Tapia & L. Y. Palacios-Tello. 2015. Composición de lianas y bejucos en el Chocó biogeográfico colombiano. *Rodriguésia* 66: 665-673. DOI: <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566301>
- 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.
- Adams, J. 2009. *Species richness. Patterns in the diversity of life*. Berlín: Springer-Praxis Publishing.
- Almeida, R. F.; A. Francener & A. M. Amorim. 2016. A generic synopsis of Malpighiaceae in the Atlantic Forest. *Nordic Journal of Botany* 34: 285-301. DOI: <https://doi.org/10.1111/njb.01016>
- Almeida, R. F.; A. Francener, C. Pessoa, R. Sebastiani, Y. R. Oliveira, A. M. A. Amorim, M. C. H. Mamede. 2021. Malpighiaceae, en Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB155> (Consultado febrero de 2021).
- Almeida, R. R. & C. van den Berg. 2021. Molecular phylogeny and character mapping support generic adjustments in the Tetrapteroid clade (Malpighiaceae). *Nordic Journal of Botany* 2021: e02876. DOI: <https://doi.org/10.1111/njb.02876>

## D. GIRALDO-CAÑAS. Distribución y diversidad de Malpighiaceae de Colombia

- Alvear, M.; G. Ocampo, C. Parra-O., E. Carbonó & F. Almeda. 2015. Melastomataceae of the Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia): floristic affinities and annotated catalogue. *Phytotaxa* 195: 1-30. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.195.1.1>
- Anderson, W. R. 1981. Malpighiaceae. The botany of the Guayana Highland. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 32: 21-305.
- Anderson, W. R. 2001. Malpighiaceae. *Flora of the Venezuelan Guayana* 6: 82-185.
- Anderson, W. R. 2006. Eight segregates from the Neotropical genus *Mascagnia* (Malpighiaceae). *Novon* 16: 168-204. DOI: [https://doi.org/10.3417/1055-3177\(2006\)16\[168:ESFTNG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3417/1055-3177(2006)16[168:ESFTNG]2.0.CO;2)
- Anderson, W. R. 2013. Origins of Mexican Malpighiaceae. *Acta Botánica Mexicana* 104: 107-156.
- Anderson, W. R. 2016. Malpighiaceae. *Flora of North America* 12: 354-364.
- Anderson, W. R. & C. Anderson. 2016. Malpighiaceae, en R. Bernal, S. R. Gradstein & M. Celis (eds.), *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia II*: 1512-1535. Bogotá D. C.: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Anderson, W. R. & C. C. Davis. 2007. Generic adjustments in Neotropical Malpighiaceae. *Contributions from University Michigan Herbarium* 25: 137-166.
- Anderson, W. R. & C. C. Davis. 2013. Combination of *Mascagnia* and *Triopteris* (Malpighiaceae), en *Memoirs of the New York Botanical Garden. Harmony and Grit: papers celebrating the Holmgrens' completion of Intermountain Flora*, pp. 191-203.
- Anderson, W. R.; C. Anderson & C. C. Davis. 2020. Malpighiaceae. Herbarium, University of Michigan. <http://herbarium.lsa.umich.edu/malpigh/index.html> (Consultado: noviembre de 2020).
- Badii, M. H.; J. Landeros & E. Cerna. 2007. Patrones de asociación de especies y sustentabilidad. *Daena* (International Journal of Good Conscience) 3: 632-660.
- Baptiste, B.; M. Pinedo-Vásquez, V. H. Gutiérrez-Vélez, G. I. Andrade, P. Vieira, L. M. Estupiñán-Suárez, M. C. Londoño, W. Laurance & T. M. Lee. 2017. Greening peace in Colombia. *Nature, Ecology & Evolution* 1: 0102. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0102>
- Bernal, R.; S. R. Gradstein & M. Celis (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.
- Borges, R. A. X.; M. Machado Saavedra, J. Naoki Nakajima & R. Campostrini Forzza. 2010. The Asteraceae flora of the Serra do Ibitipoca: analyses of its diversity and distribution compared with selected areas in Brazilian mountain ranges. *Systematics and Biodiversity* 8: 471-479. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772000.2010.517573>
- Colwell, K. R. & D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 70-76. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01767-x](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01767-x)
- Cuatrecasas, J. 1958. Prima Flora Colombiana. 2. Malpighiaceae. *Webbia* 13: 343-664.
- Daniel, W. 1990. *Bioestadística*. 3ra. edición. México D. F.: Ed. Limusa.
- Davis, C. C. & W. R. Anderson. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97: 2031-2048. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1000146>
- Davis, C. C.; L. C. Marinho & A. M. Amorim. 2020a. *Andersoniella*: a new genus of Neotropical Malpighiaceae. *Harvard Papers in Botany* 25: 51-56. DOI: <https://doi.org/10.3100/hpib.v25iss1.2020.n6>
- Davis, C. C.; L. C. Marinho & A. M. Amorim. 2020b. *Andersoniodoxa*, a replacement name for *Andersoniella* (Malpighiaceae). *Phytotaxa* 470: 121-122. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.470.1.9>
- Etter, A. & W. van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean Region. *Ambio* 29: 432-439. DOI: <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.432>
- Ferro, I. & R. M. Barquez. 2014. Patrones de distribución de micromamíferos en gradientes altitudinales del noroeste argentino. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 472-490. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.38029>
- Funk, V. A. 2006. Floras: A model for biodiversity studies or a thing of the past? *Taxon* 55: 581-588. DOI: <https://doi.org/10.2307/25065635>
- Funk, V. A. & K. S. Richardson. 2002. Systematic data in biodiversity studies: use it or lose it. *Systematic Biology* 51: 303-316. DOI: <https://doi.org/10.1080/10635150252899789>
- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, pp. 103-126. Nueva York: The New York Botanical Garden.
- 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.
- Giraldo-Cañas, D. 2001. Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana: Un estudio preliminar. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 353-364. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2001000200012>

- Giraldo-Cañas, D. 2008. Flora vascular de los afloramientos rocosos precámbricos (lajas-inselbergs) de la Amazonia colombiana y áreas adyacentes del Vichada: I. Composición y diversidad, en J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica VII: Vegetación, palinología y paleoecología de la Amazonia colombiana*, pp. 89-118. Bogotá D. C.: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Giraldo-Cañas, D. 2010. Distribución e invasión de gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  (Poaceae) en un gradiente altitudinal de los Andes de Colombia. *Caldasia* 32: 65-86.
- Giraldo-Cañas, D. 2011. Malpighiaceae, en Á. Idárraga Piedrahíta, R. Ortiz, R. Callejas Posada & M. Merello (eds.), *Flora de Antioquia. Catálogo de las plantas vasculares 2*, pp. 571-577. Bogotá D. C.: Universidad de Antioquia, Missouri Botanical Garden, Oficina de Planeación de la Gobernación de Antioquia y Editorial D'Vinni.
- Giraldo-Cañas, D. 2014. Riqueza y distribución altitudinal de gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  en la Guayana venezolana. *Ciencia en Desarrollo* 5: 77-84. DOI: <https://doi.org/10.19053/01217488.3233>
- Giraldo-Cañas, D. 2018. Circunscripción morfológica, diversidad, patrones de distribución y catálogo de la familia neotropical Marcgraviaceae (Ericales). *Biota Colombiana* 19: 49-69. DOI: <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n01a04>
- Gradstein, R. & J. Uribe-M. 2011. A synopsis of the Frullaniaceae (Marchantiophyta) from Colombia. *Caldasia* 33: 347-376.
- Grytnes, J. A. & O. R. Vetaas. 2002. Species richness and altitude: a comparison between Null Models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist* 159: 294-304.
- Hernández-Ruedas, M. A.; Y. Gómez-Ortiz, L. Herrera-Alsina, C. X. Pérez-Hernández. 2019. La diversidad filogenética y su utilidad para la conservación de la biodiversidad, en C. E. Moreno (ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*, pp. 307-323. México D. F.: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo-Liberemex.
- Kessler, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography* 29: 1159-1165. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00773.x>
- Kessler, M. & J. Kluge. 2008. Diversity and endemism in tropical montane forests from patterns to processes. *Biodiversity and Ecology Series* 2: 35-50.
- Lægaard, S. 1999. Biogeography of Ecuadorian grasses. *Arnaldoa* 6: 185-196.
- Linares, E. 2001. Aproximación al conocimiento de los bejucos de Colombia. *Caldasia* 23: 169-179.
- Llopis-Belenguer, C.; I. Blasco-Costa & J. A. Balbuena. 2018. Más allá del recuento de especies. Una nueva manera de enfocar la biodiversidad. *Método Science Studies Journal* 98: 47-51.
- Lloret, F. & J. M. González-Mancebo. 2011. Altitudinal distribution patterns of bryophytes in the Canary Islands and vulnerability to climate change. *Flora* 206: 769-781. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.04.007>
- Mamede, M. C. H.; A. M. Araujo Amorim & R. Sebastiani. 2010. Malpighiaceae, en R. C. Forzza, J. F. A. Baumgratz, C. E. M. Bicudo, A. A. Carvalho Jr., A. Costa, D. P. Costa, M. Hopkins, P. M. Leitman, L. G. Lohmann, L. Costa Maia, G. Martinelli, M. Menezes, M. P. Morim, M. A. Nadruz Coelho, A. L. Peixoto, J. Rubens Pirani, J. Prado, L. P. Queiroz, V. C. Souza, J. Renato Stehmann, L. S. Sylvestre, B. M. T. Walter & D. Zappi (eds.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil 2*, pp. 1183-1201. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Noguera-Urbano, E. A. 2017. El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 33: 89-107.
- Oommen, M. A. & K. Shanker. 2005. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology* 86: 3039-3047. DOI: <https://doi.org/10.1890/04-1837>
- Prósperi, J.; G. Caballé & Y. Caraglio. 2001. Lianas and hemiepiphytes: distribution, development, and adaptations. *Selbyana* 22: 197-212.
- Rangel-Ch., J. O. 2006. La biodiversidad de Colombia. *Palimpsesto* 5: 292-304.
- Rangel-Ch., J. O. 2015. La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 39: 176-200. DOI: <https://doi.org/10.18257/raccefy.136>
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140: 893-911.
- Thiers, B. 2020 [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <https://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Ulloa Ulloa, C.; P. Acevedo-Rodríguez, S. Beck, M. J. Belgrano, R. Bernal, P. E. Berry, L. Brako, M. Celis, G. Davidse, R. C. Forzza, S. R. Gradstein, O. Hokche, B. León, S. León-Yáñez, R. E. Magill, D. A. Neill, M. Nee, P. H. Raven, H. Stimmel, M. T. Strong, J. L. Villaseñor, J. L. Zarucchi, F. O. Zuloaga & P. M. Jørgensen. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614-1617. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aao0398>
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.