

# Riqueza y Distribución Altitudinal de Gramíneas $C_3$ y $C_4$ en la Guayana Venezolana

## Richness and Altitudinal Distribution of $C_3$ and $C_4$ Grasses in the Venezuelan Guayana

D. Giraldo-Cañas<sup>a,\*</sup>

Recepción: 20-ago-13

Aceptación: 25-nov-13

### Resumen

Se estudiaron la riqueza de especies y el patrón de distribución altitudinal de las gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  en la Guayana venezolana. Las gramíneas están representadas en el gradiente altitudinal por 411 especies, de las cuales, 170 presentan la vía fotosintética  $C_3$ , y 241, la  $C_4$ . Las gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  están más diversificadas en las tierras bajas, no obstante, las  $C_3$  exhiben un patrón particular; así, en las tierras bajas se distribuyen ecológicamente en hábitats sombreados (sotobosques). En las tierras altas, las especies  $C_3$  desplazan a las  $C_4$ , que están mínimamente representadas. El patrón de distribución altitudinal de las gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  sigue la regla de Rapoport.

**Palabras clave:** Diversidad en gradientes altitudinales, Gramíneas  $C_3$  y  $C_4$ , Flora de la Guayana, Gramíneas neotropicales, Regla de Rapoport.

### Abstract

The species richness and altitudinal distribution pattern of  $C_3$  and  $C_4$  grasses from the Venezuelan Guayana were studied. The grasses are represented along the altitudinal gradient by 411 species, of which 170 species are  $C_3$  and 241 species are  $C_4$ . The highest species richness is reached in lowlands. The  $C_3$  and  $C_4$  grasses are more diversified in the lowlands, however, the  $C_3$  species show an interesting pattern, which are mainly distributed in understories of lowlands. In the highlands, the  $C_3$  species replace the  $C_4$  species, which diminish their importance. The altitudinal distribution pattern of  $C_3$  and  $C_4$  grasses follows the Rapoport's rule.

**Key words:** Diversity along altitudinal gradients,  $C_3$  and  $C_4$  grasses, Flora of the Guayana, Neotropical grasses, Rapoport's rule.

---

<sup>a</sup>Herbario Nacional Colombiano COL, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia.

\*Correo electrónico: dagiraldoc@unal.edu.co

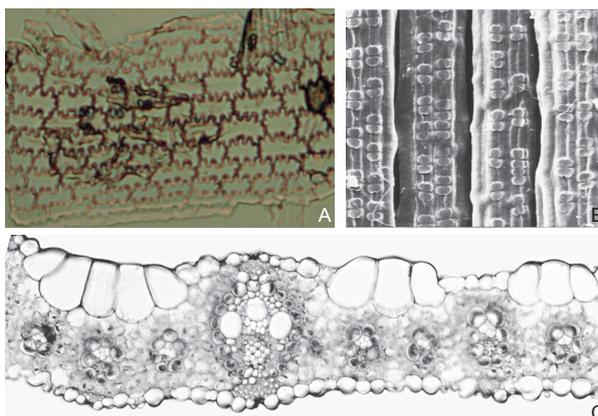
## 1. Introducción

La región biogeográfica de la Guayana pertenece al Escudo Precámbrico Guayanés, que forma un arco discontinuo de cerros, lajas, afloramientos rocosos, serranías, tepuyes y macizos en el norte de la Amazonia [véanse las referencias en [1]]; esta región constituye un área cercana a los dos millones de km<sup>2</sup>, se localiza en el norte de Sudamérica y comprende el sur de Venezuela y partes de Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Colombia y Brasil [véanse las referencias en [1]]. La región Guayana posee una rica flora vascular estimada en cerca de 1.800 géneros (140 endémicos) y unas 15.000 especies, de las cuales un 40 % tiene un área de distribución endémica de la región [2].

En esta gran región se encuentra la Guayana venezolana, que abarca cerca de 454.000 km<sup>2</sup> [3]; esta comprende un amplio gradiente altitudinal, que va desde las tierras bajas hasta los 3.014 m de altitud en la sierra de La Neblina [4]. En la Guayana venezolana se han documentado 411 especies de gramíneas [5, 6], lo cual la convierte en la cuarta familia más diversificada en esta área. Las gramíneas se distribuyen de manera diferencial en la Guayana venezolana, debido, principalmente, al tipo de vía fotosintética de cada especie, a la altitud, a los hábitats –ya bien sea que éstos estén expuestos a la luz solar directa o a condiciones de sombrero–, al tipo de sustrato en el que crecen las especies [7] y a las condiciones de madurez o sucesión secundaria de los hábitats. Con base en estas características de la distribución de gramíneas en ambientes tropicales, este estudio tuvo como finalidad relacionar y analizar los posibles patrones en la distribución diferencial de las gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en todo el gradiente altitudinal de la Guayana venezolana; y para tal fin se trabajó con base en tres hipótesis: 1) Las diferencias fisiológicas de las gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> se reflejan en sus patrones de distribución a lo largo de gradientes ambientales y climáticos [7, 8]; 2) 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 [9], y 3) Dadas las características fisiológicas de las gramíneas, se espera una mayor representatividad de las C<sub>3</sub> en las tierras altas.

### 1.1. Las gramíneas y sus vías fotosintéticas

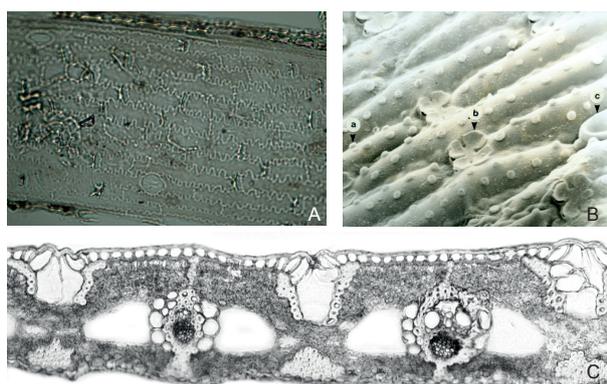
Las gramíneas presentan las vías fotosintéticas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, con algunas modificaciones fisiológicas y ecológicas adicionales; así, se tiene que las gramíneas C<sub>4</sub> difieren significativamente de las C<sub>3</sub> en su fisiología, bioquímica, anatomía, ultraestructura y requerimientos ambientales; a su vez, los factores climáticos limitantes y las adaptaciones ecológicas también difieren entre estas dos vías fotosintéticas [7, 10, 11]. Ahora bien, las gramíneas C<sub>4</sub> representan cerca del 45 % de la familia [12], y se caracterizan, generalmente, por un bajo punto de compensación de CO<sub>2</sub> atmosférico, un rápido crecimiento, bajas tasas de fotorrespiración y de pérdida de agua por unidad de materia producida, un alto intervalo óptimo de temperatura, un alto punto de saturación lumínica y una anatomía foliar en corona o “Kranz” [véanse las referencias en [7]] (tabla 1, figura 1). Entretanto, las gramíneas C<sub>3</sub> presentan un alto punto de compensación de CO<sub>2</sub> atmosférico, altas tasas de fotorrespiración, un intervalo óptimo de temperatura de 10-25 °C, un punto de saturación lumínica mucho menor que las plantas C<sub>4</sub> y una anatomía foliar “No-Kranz” [véanse las referencias en [7]] (tabla 1, figura 2). Según [13], la fotosíntesis en las plantas C<sub>4</sub> no está afectada por altas o bajas concentraciones de O<sub>2</sub> atmosférico, mientras que la fotosíntesis en las C<sub>3</sub> es inhibida por altas concentraciones de O<sub>2</sub> y aumenta a bajas concentraciones de este.



**Figura 1.** Características anatómicas de gramíneas C<sub>4</sub>. A. Vista paradermal de la epidermis adaxial de *Digitaria horizontalis* Willd., tomada de D. Giraldo-Cañas 3881 (COL). B. Vista paradermal de la epidermis adaxial de *Axonopus zuloagae* Giraldo-Cañas, tomada de D. Giraldo-Cañas & López 2588 (COAH). C. Corte transversal de una hoja de *Paspalum dilatatum* Poir., tomada de Watson & Dallwitz, 1992).

**Tabla 1.** Característica de las gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> [Véase las referencias en [7]]

Característica	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>
CO <sub>2</sub> atmosférico	Alto	Bajo
Tasas de crecimiento	Bajas	Altas
Tasas de fotorrespiración	Altas	Bajas
Pérdida de agua por biomasa	Alta	Baja
Óptimo de temperatura	Bajo a intermedio (10-25 °C)	Alto (30-36 °C)
Saturación lumínica	Baja	Alta
Anatomía foliar	No-Kranz	Kranz
Concentración de O <sub>2</sub> atmosférico	Fotosíntesis inhibida por altas concentraciones y aumenta a bajas concentraciones	No afecta la fotosíntesis



**Figura 2.** Características anatómicas de gramíneas C<sub>3</sub>. A. Vista paradermal de la epidermis adaxial de *Oplismenus burmannii* (Retz.) P. Beauv., tomada de D. Giraldo-Cañas 3286 (COL). B. Vista paradermal de la epidermis adaxial de *Lithachne pauciflora* (Sw.) P. Beauv. ex Poir., tomada de D. Giraldo-Cañas 4621 (COL). C. Corte transversal de una hoja de *Myriocladus paludicolus* Swallen, tomada de Watson & Dallwitz, 1992).

## 2. Experimental

La Guayana venezolana aquí reconocida sigue los límites geográficos, geológicos, florísticos y biogeográficos definidos por [2, 3, 4]. Los intervalos altitudinales se discriminaron con una amplitud de 500 m, siguiendo el uso frecuente de intervalos en diferentes investigaciones en gradientes altitudinales [véanse las referencias en [7]], lo que facilita las comparaciones y los análisis con otros estudios sobre distribución y riqueza de especies. Así, se definieron seis intervalos altitudinales, entre los 0 y los 3000 m de altitud (tabla 2). El inventario de especies y los datos de altitud se tomaron de [5, 6], por lo que no se repiten aquí. La clasificación de las gramíneas como plantas C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub> se realizó con base en la información de la clasificación de las vías fotosintéticas consignada en numerosas obras [véanse las referencias en [7]].

## 3. Resultados y discusión

De las 411 especies de gramíneas reconocidas para la Guayana venezolana [5, 6], 170 son C<sub>3</sub> y 241 son C<sub>4</sub>. Ellas muestran una distribución diferencial dependiendo del intervalo altitudinal (tabla 2); así, las C<sub>4</sub> son más ricas y más dominantes en las tierras bajas y medias (0-1500 m de altitud), y su riqueza y su representatividad van disminuyendo con la altitud; las C<sub>3</sub>, aunque presentan también un patrón de disminución de la riqueza de especies con la altitud, empiezan a ser más diversas y dominantes sobre las C<sub>4</sub> a partir de los 1500 m de altitud (tabla 2). Estos datos se traducen en que hay un alto recambio de especies a medida que se incrementa la altitud, o sea, la diversidad beta es alta; esto también se ve reflejado en el aumento de los porcentajes de riqueza de especies por cada intervalo altitudinal, toda vez que las especies C<sub>3</sub> empiezan a presentar –a partir de los 1500 m– mayores porcentaje de riqueza específica que las C<sub>4</sub> (tabla 2), al igual que una mayor representatividad ecológica.

Este patrón de distribución se ajusta a las características y a los requerimientos ambientales de las gramíneas, tanto C<sub>3</sub> como C<sub>4</sub> (tabla 1), ya que en hábitats tropicales de montaña las temperaturas medias anuales van disminuyendo con la altitud, lo que favorece el alto recambio de especies C<sub>4</sub> por C<sub>3</sub>, toda vez que estas últimas tienen un óptimo de temperatura bajo a intermedio (10-25 °C) (tabla 1). Asimismo, la concentración de O<sub>2</sub> atmosférico va disminuyendo con la altitud, lo cual, a su vez, aumenta la fotosíntesis de las especies C<sub>3</sub> (tabla 1); estas condiciones en ambientes tropicales de montaña favorecen el alto recambio de gramíneas C<sub>4</sub> por gramíneas C<sub>3</sub>.

Si bien las especies C<sub>3</sub> tienen una riqueza apreciable en las tierras bajas y medias (0-1500 m), nunca

**Tabla 2.** Distribución de las vías fotosintéticas y riqueza de gramináceas (poaceae) en el gradiente altitudinal de la Guayana Venezolana\*.

Gradiente altitudinal (m)	Número total de especies	Número de especies C <sub>3</sub>	Porcentaje de especies C <sub>3</sub> por intervalo	Número de especies C <sub>4</sub>	Porcentaje de especies C <sub>4</sub> por intervalo
0-500	310	107	34,52	203	65,48
500-1000	174	61	35,06	113	64,94
1000-1500	132	49	37,12	83	62,88
1500-2000	61	35	57,38	26	42,62
2000-2500	33	26	78,79	7	21,21
2500-3000	11	11	100	0	0

\* La suma de las columnas es superior a 411, ya que muchas especies se encuentran en varios intervalos. El inventario de especies se encuentra en [5 y 6].

superan el 37,12% de la riqueza de cada intervalo altitudinal de las tierras bajas (tabla 2); no obstante, varias de sus especies, principalmente Bambusoideae y algunas Panicoideae, pueden ser más dominantes en las tierras bajas y medias que las C<sub>4</sub>, dado que presentan una distribución ecológica diferencial, ya que muchas de estas crecen en hábitats de sombra, los cuales favorecen el establecimiento de gramináceas C<sub>3</sub>, que presentan una saturación lumínica baja (tabla 1), característica presente en áreas de sombrero, y otras especies C<sub>3</sub> se establecen en ambientes acuáticos de tierras bajas (principalmente especies de los géneros *Hymenachne*, *Leersia*, *Luziola*, *Oryza*, *Phragmites*, *Sacciolepis*, *Steyermarkochloa*), en donde las temperaturas son un poco más bajas y nunca hay estrés hídrico por déficit [7]; mientras que la mayoría de las especies C<sub>4</sub> requieren de hábitats abiertos (saturación lumínica alta) y altas temperaturas (tabla 1). Adicionalmente, las gramináceas C<sub>4</sub> tienen una alta razón de CO<sub>2</sub> fijado/uso de agua, y, por lo tanto, están mejor adaptadas a las áreas muy cálidas, lo que podría respaldar la hipótesis de que esta vía fotosintética es una adaptación a este tipo de ambientes [14]. Así, las plantas C<sub>4</sub> tienen una ventaja competitiva sobre las C<sub>3</sub> en áreas de alta intensidad lumínica, elevadas temperaturas, altas concentraciones de O<sub>2</sub> atmosférico y bajas concentraciones de CO<sub>2</sub>. Por otra parte, el mayor costo energético del metabolismo C<sub>4</sub>, en comparación con el del C<sub>3</sub>, lo excluye de hábitats sombreados y reduce su ventaja competitiva en hábitats fríos. Por lo tanto, la distribución de gramináceas C<sub>4</sub> está climáticamente controlada [15], y su distribución corresponde, principalmente, con hábitats abiertos.

Es de destacar que ninguna de las gramináceas C<sub>4</sub> se encuentra en sotobosques o en áreas sombreadas, dis-

tribución que muestra que las gramináceas de esta vía fotosintética no soportan las características ambientales propias de estos hábitats, como se mencionó anteriormente. Según [16], la ausencia de gramináceas C<sub>4</sub> en hábitats de sombra puede ser debida a que no ha habido un suficiente tiempo para una adaptación evolutiva de esta vía fotosintética a este tipo de ambientes, dado que sólo se ha desarrollado recientemente en ambientes cálidos y áridos. Al respecto, [13] comentó que la vía C<sub>4</sub> se desarrolló en gramináceas de origen tropical, durante el Mioceno, época en la cual las gramináceas C<sub>4</sub> también se expandieron [17], a partir de múltiples orígenes [12, 17, 18]. Por otra parte, [17] mostraron que los orígenes de las C<sub>4</sub> se remontan al Oligoceno (hace ca. 32 millones de años).

Todos los géneros son exclusivamente C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub>, salvo *Aristida*, el cual presenta ambas vías fotosintéticas, aunque casi todas sus especies son C<sub>4</sub> [19] y solo una es C<sub>3</sub>, *Aristida longifolia* Trin. [20]. Al respecto, algunos autores [21, 22, 23] consideran que los géneros que presentan ambas vías fotosintéticas requieren de una revisión taxonómica-sistemática, ya que pueden considerarse no monofiléticos, puesto que las diferentes especies C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub> de un mismo género no estarían relacionadas filogenéticamente; este tipo de revisión se ha dado recientemente en el género *Panicum* L. s.l., ya que se han empezado a reconocer varios géneros segregados de este con base en la combinación de varios caracteres, p. e. morfología, anatomía, datos moleculares y el tipo de vía fotosintética [24], lo que respalda las ideas iniciales de [21, 22, 23], entre otros.

En cuanto a la riqueza total de especies por gradiente altitudinal, tenemos que el intervalo más rico en especies es el que está comprendido entre el nivel

del mar y los 500 m (310 especies), seguido por el segundo intervalo (500-1000 m), con 174 especies; mientras que los intervalos más altos presentan la menor riqueza de especies (tabla 2, figura 3). Estos datos se ajustan a los encontrados en algunas regiones colombianas estudiadas en un contexto de gradientes altitudinales [7, 25, 26], así como en Ecuador [27, 28], en las que las tierras bajas y medias (0-1500 m) tienen la mayor riqueza de gramíneas, no solo en número de especies, sino también en géneros y subfamilias. Este patrón de riqueza se ajusta a la regla de Rapoport [29, 30, 31], cuya ecuación para el total de especies de la Guayana venezolana es  $y = -0,113x + 290,6$ , con un  $R^2$  igual a 0,910 (figura 3),  $y = -0,034x + 99,51$  ( $R^2 = 0,903$ ) para las especies  $C_3$  (figura 4), mientras que para las  $C_4$  la ecuación fue  $y = -0,079x + 191,1$  ( $R^2 = 0,905$ ) (figura 5). Por lo tanto, se deduce que muchas de las especies presentan tolerancias estrechas (alto recambio de especies), lo cual se traduce en una gran heterogeneidad espacial en los arreglos de las comunidades de gramíneas en la Guayana [1, 5].

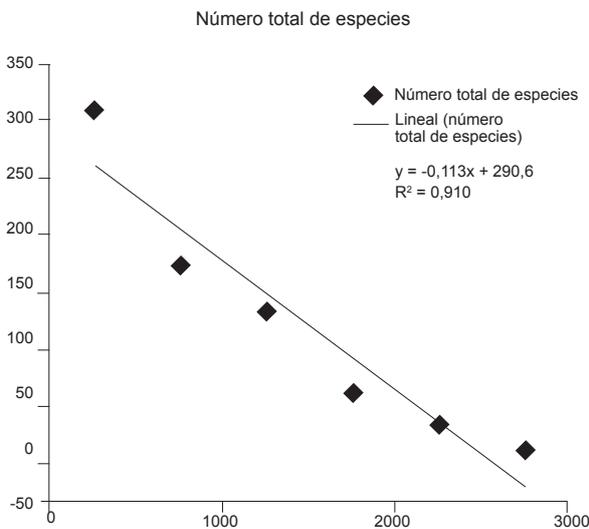


Figura 3. Número total de especies para el gradiente altitudinal de la Guayana venezolana.

Por otra parte, los datos analizados para las gramíneas de la Guayana venezolana no se ajustan al “efecto del dominio medio” [30, 31, 32, 33, 34, 35], el cual contempla que la mayor riqueza de especies, en un contexto de gradientes altitudinales, se encuentra en las alturas intermedias, como el caso de la riqueza de mariposas en la serranía de Perijá (Colombia) [36, 37], el caso de varios grupos de vertebrados y plantas vasculares (Acanthaceae, Bromeliaceae,

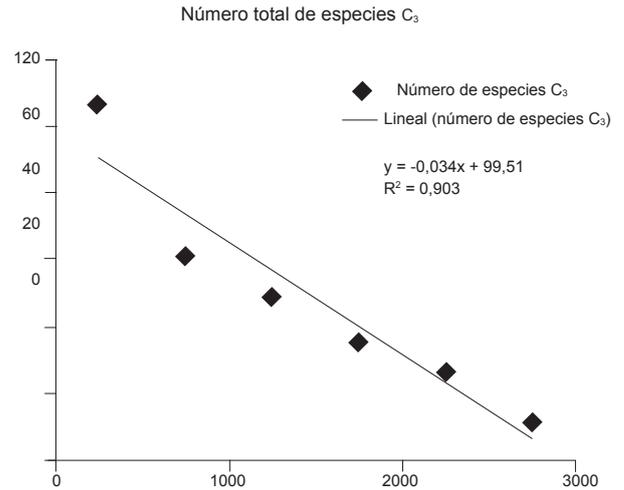


Figura 4. Número de especies  $C_3$  para el gradiente altitudinal de la Guayana venezolana.

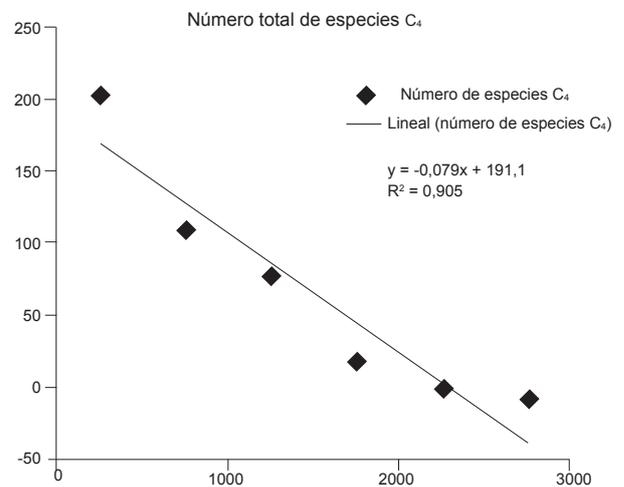


Figura 5. Número de especies  $C_4$  para el gradiente altitudinal de la Guayana venezolana.

Pteridophyta, Solanaceae) [35, 38] o el caso de las especies de la familia Frullaniaceae de las hepáticas [39] en áreas montanas neotropicales.

#### 4. Conclusiones

Las tierras bajas y medias (0-1500 m) están caracterizadas principalmente por gramíneas  $C_4$ , mientras que las altas (1500-3000 m) están dominadas básicamente por gramíneas  $C_3$ . El patrón de riqueza de especies en el contexto altitudinal –tanto para el total de especies como para la separación en especies  $C_3$  o  $C_4$ – se ajusta a la regla de Rapoport, lo cual evidencia además, un alto recambio de especies a medida que se incrementa la altitud. Dicho patrón conduce a aceptar las dos primeras hipótesis de trabajo; en tanto que la tercera hipótesis no se respalda aquí en

su totalidad, toda vez que las gramíneas C<sub>3</sub> presentaron también la regla de Rapoport, pero a medida que se incrementa la altitud, desplazan a las C<sub>4</sub> y, por lo tanto, su porcentaje de representatividad aumenta en los intervalos altitudinales mayores (1500-3000 m), al pasar de 34,52-37,12% en las tierras bajas y medias, a 57,38-100% en las tierras altas (tabla 2). Así, los datos aquí analizados en cuanto a la representatividad altitudinal de las gramíneas C<sub>3</sub> se ajustan a lo hallado por [40], autor que realizó un análisis sobre la distribución de la familia Cyperaceae y sus vías fotosintéticas en los Andes colombianos.

En consecuencia, se podría concluir que las gramíneas responden de manera similar a las características ambientales asociadas con las vías fotosintéticas, independientemente de la región natural en la que se establecen, ya bien sea paleotropical, neotropical o templada. No obstante, por obvias razones, en las regiones templadas, los patrones responden según las estaciones, en donde los mejores estimadores del número de especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> son la media mínima y la media máxima de la temperatura del mes más cálido [41]. Por último, es necesario destacar que no se ha documentado en la Guayana venezolana ninguna gramínea C<sub>4</sub> por encima de los 2500 m de altitud; no obstante, esta ausencia podría deberse a problemas de muestreo, ya que en áreas tropicales de alta montaña se han documentado varias especies C<sub>4</sub> hasta cerca de los 4500 m de altitud [7, 26].

### Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo reconocimiento al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá D. C.) por todas las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A la Prof. Dra. María Eugenia Morales (Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja) por su valiosa y permanente colaboración, así como por sus enriquecedores comentarios. A todos los miembros del Comité Editorial por su valiosa colaboración. A los evaluadores anónimos por sus diversos y valiosos comentarios. Esta contribución se deriva del proyecto “Estudios morfológicos, anatómicos y taxonómicos en gramíneas neotropicales (Fase II)” de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C.

### Referencias

- [1] D. Giraldo-Cañas. “Las gramíneas (Poaceae) de la Guayana colombiana: análisis sobre su composición, riqueza, endemismo e invasión”. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, vol. 34, pp. 15-26, 2010.
- [2] P. Berry, O. Huber & B. Holst. “Floristic analysis and phytogeography”. *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 1, pp. 161-190, 1995.
- [3] P. Berry, B. Holst & K. Yatskievych. “Introduction”. En: *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 1, pp. xv-xx, 1995.
- [4] O. Huber. “Geographical and physical features”. *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 1, pp. 1-61, 1995.
- [5] G. Davidse, E. J. Judziewicz & F. O. Zuloaga. “Poaceae”. *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 8, pp. 1-297, 2004.
- [6] D. Chitty & S. Nozawa. “*Poa annua* L. y *Polygonum elongatum* Kunth (Poaceae), dos nuevas especies exóticas para la flora de la Guayana venezolana”. *Acta Botanica Venezuelica*, vol. 33, pp. 357-361, 2010.
- [7] D. Giraldo-Cañas. “Distribución e invasión de gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Poaceae) en un gradiente altitudinal de los Andes de Colombia”. *Caldasia*, vol. 32, pp. 65-86, 2010.
- [8] M. Cabido, N. Ateca, M. E. Astegiano & A. M. Anton. “Distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina”. *Journal of Biogeography*, vol. 24, pp. 197-204, 1997.
- [9] F. Lloret & J. M. González-Mancebo. “Altitudinal distribution patterns of bryophytes in the Canary Islands and vulnerability to climate change”. *Flora*, vol. 206, pp. 769-781, 2011.
- [10] W. D. Clayton & S. A. Renvoize. “Genera Graminum: Grasses of the world”. *Kew Bulletin, Additional series*, vol. 13, pp. 1-389, 1999.
- [11] B. F. Jacobs, J. D. Kingston & L. L. Jacobs. “The origin of grass-dominated ecosystems”. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 86, pp. 590-643, 1999.
- [12] R. F. Sage. “The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis”. *New Phytologist*, vol. 161, pp. 341-370, 2004.

- [13] R. L. Chazdon. "Ecological aspects of the distribution of C<sub>4</sub> grasses in selected habitats of Costa Rica". *Biotropica*, vol. 10, pp. 265-269, 1978.
- [14] C. A. Klink & C. A. Joly. "Identification and distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses in open and shade habitats in São Paulo State, Brazil". *Biotropica*, vol. 21, pp. 30-34, 1989.
- [15] B. F. Jacobs, J. D. Kingston & L. L. Jacobs. "The origin of grass-dominated ecosystems". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 86, pp. 590-643, 1999.
- [16] W. Pearcy & J. Ehleringer. "Comparative ecophysiology of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants". *Plant, Cell and Environment*, vol. 7, pp. 1-13, 1984.
- [17] A. Vicentini, J. C. Barber, S. S. Aliscioni, L. M. Giussani & E. A. Kellogg. "The age of the grasses and clusters of origins of C<sub>4</sub> photosynthesis". *Global Change Biology*, vol. 14, pp. 2963-2977, 2008.
- [18] P. A. Christin, N. Salamin, E. A. Kellogg, A. Vicentini & G. Besnard. "Integrating phylogeny into studies of C<sub>4</sub> variation in the grasses". *Plant Physiology*, vol. 149, pp. 82-87, 2009.
- [19] L. Watson & M. J. Dallwitz. "*The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references*". Versión: 28 de julio de 2014. <http://delta-intkey.com>, 1992 (onwards).
- [20] R. Cerros-Tlatilpa & J. T. Columbus. "C<sub>3</sub> Photosynthesis in *Aristida longifolia*: Implication for photosynthetic diversification in Aristidoideae (Poaceae)". *American Journal of Botany*, vol. 96, pp. 1379-1387, 2009.
- [21] D. Moss, G. Krenzer & A. Brun. "Carbon dioxide compensation points in related plant species". *Science*, vol. 164, pp. 187-188, 1969.
- [22] W. Brown. "Variations in anatomy, associations and origins of Kranztissue". *American Journal of Botany*, vol. 62, pp. 395, 1975.
- [23] S. Waller & K. Lewis. "Occurrence of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis pathway in North American grasses". *Journal Range and Management*, vol. 32, pp. 12-28, 1979.
- [24] F. O. Zuloaga & D. Giraldo-Cañas. "*Panicum (Poaceae)*". *Flora de Colombia*, vol. 30, pp. 1-102. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., 2013.
- [25] D. Giraldo-Cañas. "Diversidad y distribución de gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Poaceae) en diferentes gradientes altitudinales de la serranía de Perijá (región Caribe, Colombia)". En: J. O. Rangel Ch. (ed.), *Serie Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y baja montaña de la serranía de Perijá*, pp. 229-244. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., 2009.
- [26] D. Giraldo-Cañas. "Las gramíneas en Colombia: Riqueza, distribución, endemismo, invasión, migración, usos y taxonomías populares". *Biblioteca José Jerónimo Triana*, vol. 26, pp. 1-380. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., 2013.
- [27] S. Læggaard. "*Biogeography of Ecuadorian grasses*". *Arnaldoa*, vol. 6, pp. 185-196, 1999.
- [28] M. Kessler. "The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels". *Journal of Biogeography*, vol. 29, pp. 1159-1165, 2002.
- [29] G. C. Stevens. "The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude". *American Naturalist*, vol. 140, pp. 893-911, 1992.
- [30] N. Sanders. "Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule". *Ecography*, vol. 25, pp. 25-32, 2002.
- [31] R. J. Guerrero & C. E. Sarmiento. "Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia)". *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, vol. 26, pp. 279-302, 2010.
- [32] K. R. Colwell & D. C. Lees. "The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness". *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 15, pp. 70-76, 2000.
- [33] J. A. Grytnes & O. R. Vetaas. "Species richness and altitude: a comparison between Null

Models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal". *American Naturalist*, vol. 159, pp. 294-304, 2002.

- [34] M. R. Silman. "Plant species diversity in Amazonian forest". En: M. B. Bush & J. R. Flenley (eds.), *Tropical rainforest responses to climatic change*, pp. 269-294. Springer-Praxis Publishing, Berlín, 2007.
- [35] J. Adams. "*Species richness. Patterns in the diversity of life*". Springer-Praxis Publishing, Berlín, 2009.
- [36] H. W. Pulido-B. & M. G. Andrade-C. "Mariposas de las partes altas de la serranía de Perijá". En: J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica V. La alta montaña de la serranía de Perijá*, pp. 235-248. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., 2007.
- [37] H. W. Pulido-B. & M. G. Andrade-C. "Las mariposas de la serranía de Perijá". En: J. O. Rangel Ch. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y baja montaña de la serranía de Perijá*, pp. 509-559. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., 2009.
- [38] M. Kessler & J. Kluge. "Diversity and endemism in tropical montane forests ? from patterns to processes". *Biodiversity and Ecology Series*, vol. 2, pp. 35-50, 2008.
- [39] R. Gradstein & J. Uribe-M. "A synopsis of the Frullaniaceae (Marchantiophyta) from Colombia". *Caldasia*, vol. 33, pp. 347-376, 2011.
- [40] C. A. Suárez Rojas. "*Análisis de la distribución altitudinal de Cyperaceae en los Andes de Colombia, con base en sus vías fotosintéticas*". Trabajo de grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., 2014.
- [41] T. R. Wentworth. "Distribution of C4 plants along environmental and compositional gradients in southeastern Arizona". *Vegetatio*, vol. 52, pp. 21-34, 1983.