

NOTAS SOBRE *CHENOPODIUM* L. SUBGEN. *AMBROSIA* A.J. SCOTT
(*CHENOPODIACEAE*).

1. TAXONOMÍA. 2. FITOGEOGRAFÍA: ÁREAS DISYUNTAS

por

LIDIA ELBA SIMÓN*

Resumen

SIMÓN, L.E. (1996). Notas sobre *Chenopodium* L. subgen. *Ambrosia* A.J. Scott (*Chenopodiaceae*). 1. Taxonomía. 2. Fitogeografía: áreas disyuntas. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 137-148.

1. Se reorganiza la sistemática del subgénero: sect. *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, *comb. & stat. nov.*, con dos subsect.: *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, *comb. & stat. nov.*, y *Roubieva* (Moq.) L.E. Simón, *comb. & stat. nov.*; sect. *Margaritaria* Brenan, donde se incluye *Ch. minutum* Aellen (antes estaba en la sect. *Adenois*); y sect. *Botryoides* C.A. Mey. con seis especies. Se tipifican todos los táxones. 2. La distribución geográfica de las especies presenta dos interesantes ejemplos de disyunción, anfialtántica y antitropical: en la sect. *Margaritaria* la relación de *Ch. congolanum*, de África tropical, y su vicariante *Ch. minutum* de Río de Janeiro a través del océano Atlántico, mientras que en la sect. *Adenois*, *Ch. chilense* ilustra el "nexo" entre California y el sur de Chile y Argentina; también se dan ejemplos en la sect. *Botryoides*. Tras un breve repaso de la Paleobiogeografía, se sugiere que los táxones americanos del subgen. *Ambrosia* derivan de dos líneas evolutivas de origen gondwánico, tempranamente aisladas en Sudamérica y en África. La mayoría de los táxones son endémicos o relictos.

Palabras clave: *Spermatophyta*, *Chenopodiaceae*, *Chenopodium*, *Chenopodium* subgen. *Ambrosia*, taxonomía, nomenclatura, fitogeografía, áreas disyuntas.

Abstract

SIMÓN, L.E. (1996). Notes on *Chenopodium* L. subgen. *Ambrosia* A.J. Scott (*Chenopodiaceae*). 1. Taxonomy. 2. Phytogeography: disjunct areas. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 137-148 (in Spanish).

1. The system for the subgenus is reordered: section *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, *comb. & stat. nov.*, with 2 subsections: *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, *comb. & stat. nov.*, and *Roubieva* (Moq.) L.E. Simón, *comb. & stat. nov.*; section *Margaritaria* Brenan to which *Ch. minutum* Aellen has been introduced (previously placed in *Adenois*); and section *Botryoides* C.A. Mey. with six species. All taxa are typified. 2. The Geographic distribution of the species shows two interesting examples of disjunct, amphiatlantic and antitropical areas: in section *Margaritaria* the relation of *Ch. congolanum* from Tropical Africa and the closely related *Ch. minutum* from Rio de Janeiro through the Atlantic Ocean. In section *Adenois*, *Ch. chilense* illustrates the "nexus" between California and Southern Chile and Argentina; examples in section *Botryoides* are also given. After a review of the Paleobiogeography, it is suggested that the American taxa of the subgenus *Ambrosia* derive from two evolutionary lines of Gondwana origin continentally isolated in South America and Africa. Most of the taxa are endemic or relict.

Key words: *Spermatophyta*, *Chenopodiaceae*, *Chenopodium*, *Chenopodium* subgen. *Ambrosia*, taxonomy, nomenclature, phytogeography, disjunct areas.

* Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle. 16, rue de Buffon. F-75005 Paris.

Durante la revisión de las especies de *Chenopodium* L. subgen. *Ambrosia* A.J. Scott he resuelto algunos problemas nomenclaturales y taxonómicos y observado ciertas particularidades en la distribución geográfica que creo oportuno adelantar.

TAXONOMÍA

Chenopodium subgen. *Ambrosia* reúne cinco secciones: *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, *Orthosporum* R. Br., *Meiomeria* (Standl.) A.J. Scott, *Margaritaria* Brenan y *Botryoides* C.A. Mey.

Subgen. *Ambrosia* A.J. Scott

Ch. subgen. *Ambrosia* A.J. Scott in Bot. Jahrb. Syst. 100(2): 211 (1978)

Tipo: *Ch. ambrosioides* L.

I. Sect. *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, comb. & stat. nov.

≡ *Ambrina* sect. *Adenois* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 39 (1840)

Ch. sect. *Ambrina* Hook. fil. in Bentham & Hook., Gen. Pl. 3: 51 (1880)

Ch. sect. *Ambrosioidia* Standl. in North Amer. Fl. 21: 26 (1916), nom. illeg.

– *Ambrina* Spach, Hist. Nat. Vég. 5: 295 (1836), sensu descr. [incluye el tipo de *Roubieva* Moq. (1834), *Ch. multifidum* L.]

Lectótipo: *Ch. ambrosioides*, designado aquí.

La sección *Adenois* no es ilegítima, ya que no incluye el tipo del género *Ambrina* Spach (*A. pinnatisecta* Spach, nom. illeg.; *Ch. multifidum* L.).

Hooker fil., al proponer la sect. *Ambrina*, incluye en dicha sección “*Ch. ambrosioides*, Linn.” y “*Ch. multifidum*, Linn.”, pero también, de forma inexplicable, incluye en el género *Roubieva* Moq., que acepta, “*R. multifida*, Moq.” (*Ch. multifidum* L.); pensamos que es un lapsus. WILSON in *Nuytsia* 4(2): 166. 1983, al reunir las secciones *Ambrina* y *Roubieva* en *Chenopodium* sect. *Ambrina*, tipifica esta última en *Ch. multifidum* L. Según el

ICBN (Art. 22.5), el tipo de la sección *Ambri-na* Hook. fil. debe ser *Ch. ambrosioides* L.

I. Subject. *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, comb. & stat. nov.

≡ *Ambrina* sect. *Adenois* Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 39 (1840)

– *Ambrina* Spach, Hist. Nat. Vég. 5: 295 (1836), p.p., excl. typ.

Lectótipo: *Ch. ambrosioides* L., designado aquí.

– *Ch.* sect. *Ambrina* sensu Hook. fil. in Bentham & Hook., Gen. Pl. 3: 51 (1880); Asch. & Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 5(1): 19 (1913); Ulbr. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 16c: 491 (1934); Aellen & Just in Amer. Midl. Naturalist 30: 50 (1943); Aellen in Revista Sudamer. Bot. 7(6/8): 262 (1943); Aellen in Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 19(1/4): 3 (1973); A.J. Scott in Bot. Jahrb. Syst. 100: 213 (1978)

– *Ambrina* sensu Moq., Chenop. Monogr. Enum. 36 (1840), p.p.

– *Ambrina* sect. *Botryois* sensu Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 36 (1840), p.p., typ. excl.

– *Ch.* sect. *Botryois* sensu Moq. in DC., Prodr. 13(2): 72 (1849), p.p., typ. excl.

– *Ch.* sect. *Ambrosioidia* sensu Standl. in North Amer. Fl. 21: 26 (1916)

Comprende 11 especies: *Ch. ambrosioides* L. (cosmopolita), *Ch. anthelminticum* L. (Norteamérica), *Ch. andicola* Phil., *Ch. Burkartii* (Aellen) Vorosch., *Ch. dunosum* L.E. Simón, *Ch. oblanceolatum* Speg., *Ch. retusum* (Juss.) Juss. ex Moq., *Ch. Sooranum* Aellen, *Ch. Venturii* (Aellen) Aellen ex Vorosch. (endémicas de Sudamérica), *Ch. chilense* Schrad. (Norteamérica: California; Sudamérica: Chile y Argentina) y *Ch. tomentosum* Thouars (Isla Tristán da Cunha).

Ia. Subject. *Roubieva* (Moq.) L.E. Simón, comb. & stat. nov.

≡ *Roubieva* Moq. in Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 2, 1: 292 (1834)

Chenopodium sect. *Roubieva* (Moq.) Rouy in Rouy et Foucaud, Fl. France 12: 53 (1910); Asch. & Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 5(1): 21 (1913); Aellen & Just in Amer. Midl. Naturalist 30: 50 (1943)

Ambrina Spach, Hist. Nat. Vég. 5: 295 (1836), nom. illeg. [incluye el tipo de *Roubieva* Moq. (1834), *Ch. multifidum* L.]

Tipo: *Ch. multifidum* L.

Chenopodium sect. *Roubieva* se atribuye erróneamente a Volkens, *Pflanzenfam.* 3(1a): 61. 1893 –cf. Ulbr. in Engl. & Prantl, *Nat. Pflanzenfam.* ed. 2, 16c: 490. 1934; Aellen in *Revista Sudamer. Bot.* 7(6/8): 262. 1943; A.J. Scott in *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 213. 1978–, y a Asch. & Graebn., *Syn. Mitteleur. Fl.* 5: 21. 1913 –cf. Wilson in *Nuytsia* 4(2): 166. 1983–. Asch. & Graebn., *Syn. Mitteleur. Fl.* 5(1): 21. 1913, atribuyen erróneamente a Volkens *Ch.* subsect. *Roubieva*.

Comprende tres especies: *Ch. multifidum* L. (cosmopolita), *Ch. Haumanii* Ulbr. y *Ch. microcarpum* (Phil.) Troncoso (endémicas de Sudamérica).

II. Sect. *Margaritaria* Brenan

≡ *Ch.* sect. *Margaritaria* Brenan in Kew Bull. 11: 165-167 (1956-57); A.J. Scott in *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 211 (1978); Wilson in *Nuytsia* 4(2): 180 (1983)

Tipo: *Ch. congolanum* (Hauman) Brenan (*Ch. glaucum* var. *congolanum* Hauman).

Comprende dos especies: *Ch. congolanum* (Hauman) Brenan (Camerún, Congo, Nigeria) y *Ch. minuatum* Aellen (Río de Janeiro).

Observaciones. Brenan creó esta sección para ubicar *Ch. congolanum*, que posee caracteres comunes a las secciones *Orthosporum* y *Botryoides*: el indumento es similar al de la primera y las inflorescencias cimosas son características de la segunda (aunque en *Ch. congolanum* son axilares y más comprimidas). Brenan dice que el ovario de esta especie es glabro; sin embargo, es glanduloso-pubescente en el ejemplar tipo, si bien las glándulas están esparcidas y son escasas. Este

carácter es importante, pues es distintivo de la sección *Adenois*. *Chenopodium* sect. *Margaritaria* resultaría un nexo entre las tres secciones.

AELLEN (1973) describió *Ch. minuatum* y lo incluyó en la sección *Ambrina* (= sect. *Adenois*); no obstante, los caracteres de esta especie son los de la sección *Margaritaria*.

III. Sect. *Botryoides* C.A. Mey.

≡ *Ch.* sect. *Botryoides* C.A. Mey. in Ledeb., Fl. Altaic. 1: 410 (1829)

Botryidium Spach, Hist. Nat. Vég. 5: 298 (1836), nom. illeg., non Wallr. (1815)

Neobotryidium Moldenke in Amer. Midl. Naturalist 35: 330 (1946)

Ambrina sect. *Botryois* Moq., *Chenop. Monogr. Enum.*: 36 (1840), nom. illeg.

Ch. sect. *Botryois* Moq. in DC., *Prodr.* 13(2): 72 (1849), nom. illeg.

Tipo: *Chenopodium Botrys* L.

III. Subsect. *Botrys* Aellen & Iljin

≡ *Ch.* subsect. *Botrys* Aellen & Iljin in Komarov, *Flora U.R.S.S.* 6: 46 (1936)

Ch. sect. *Botrys* W.D.J. Koch, *Syn. Fl. Germ. Helv.*: 607 (1837), nom. illeg.

Tipo: *Chenopodium Botrys* L.

Comprende seis especies: *Ch. Botrys* L. (norte de África, sur de Europa, Asia occidental y central, sur de Canadá y Estados Unidos), *Ch. Schraderianum* Roem. & Schult., *Ch. procerum* Moq. (África y península Arábrica), *Ch. dissectum* (Moq.) Stand., *Ch. graveolens* Willd. (endémicas de Norteamérica) y *Ch. Mandonii* (S. Watson) Aellen (endémica de Sudamérica).

1. *Chenopodium Mandonii* (S. Watson) Aellen

≡ *Teloxys Mandonii* S. Watson in Proc. Amer. Acad. 9: 91 (1874); *Ch. Mandonii* (S. Watson) Aellen in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 26: 169 (1929). Tipo: Bolivia, Larecaja, vic. Sorata, San Pedro, in incultis, 2650 m, Mandon 1026, III-IV, 1859; holotipo: US; isotipos: P, G-PAE

- = *Ch. rigidum* Lingelsh. in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 7: 241 (1909). Lectótipo: Bolivia, Pazua, in Felsspalten, 4200 m, Buchtien 1383, V 1908 US—designado aquí
- = *Ch. incisum* var. *Bangii* Murr in Bull. Herb. Boissier ser.2, 5: 991 (1904); Aellen in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 26: 39 (1929); *Ch. graveolens* var. *Bangii* (Murr) Aellen in Verh. Naturf. Ges. Basel 41: 107 (1930); Aellen & Just in Amer. Midl. Naturalist 30: 56 (1943); Aellen in Revista Sudamer. Bot. 7(6/8): 266 (1943); Planchuelo in Darwiniana 19: 542, fig. 3 E-H (1975); Múlgura de Romero, Fl. San Juan: 92, fig. 78 (1994); *Ch. incisum sensu auct.*, non Poir. [cf. Standl., Fl. Peru 13(2): 473 (1937); Soukup, Vocab. de los nombres vulgares de la Fl. Peruana: 78 (1970)]. Tipo: Bolivia, Cochabamba, Bang 1004, G-PAE; holótipo: W, destruido; lectótipo: Bang 1004, G-PAE—designado aquí
- = *Ch. foetidum* f. *pumilum* Kurtz ex R.E. Fr., Fl. Nördl. Arg.: 156 (1905); *Ch. incisum* f. *pumilum* (Kurtz ex R.E. Fr.) Aellen in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 26: 40 (1929); *Ch. graveolens* f. *pumilum* (Kurtz ex R.E. Fr.) Aellen in Verh. Naturf. Ges. Basel 41: 108 (1930); Aellen & Just in Amer. Midl. Naturalist 30: 57 (1943); Aellen in Revista Sudamer. Bot. 7(6/8): 266 (1943). Lectótipo: Argentina, Jujuy, morena in fissuris rupium, 3800 m, R.E. Fries 896a, 1901 S—designado aquí—; isótipos: G-PAE, P, US
- = *Ch. incisum* f. *rotundifolium* Aellen in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 26: 40 (1929); Aellen in Verh. Naturf. Ges. Basel 41: 108 (1930); Aellen & Just in Amer. Midl. Naturalist 30: 56 (1943); Aellen in Revista Sudamer. Bot. 7(6/8): 266 (1943). Tipo: Perú, Cuzco, Temple of Viracocha, near Tinta, 3500 m, Cook & Gilbert 208, 1915; holótipo: US; isótipo: G-PAE
- *Ch. graveolens sensu* L.E. Simón in Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 21(99): 104, fig.1-3 (1987), non Willd.

Distribución geográfica. Andes del Perú, Bolivia y la Argentina, a más de 2500 m de altitud.

IIIa. Subsect. *Teloxys* (Moq.) Aellen & Iljin

= *Ch. subsect. Teloxys* (Moq.) Aellen & Iljin in Komarov, Flora U.R.S.S. 6: 47 (1936) *Teloxys* Moq. in Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 2, 1: 289 (1834)

Ch. sect. teloxys (Moq.) Beck in Rchb., Icon. Fl. Germ. Helv. 24: 116 (1908)

Ch. sect. aristata Standl. in North Amer. Fl. 21: 26 (1916), nom. illeg.

Tipo: *Chenopodium aristatum* L.

Con una especie en Asia: *Ch. aristatum* L.

FITOGEOGRAFÍA: ÁREAS DISYUNTAS

Las especies más conocidas del subgénero *Ambrosia* son *Ch. ambrosioides* L. y *Ch. multifidum* L., aclimatadas en las regiones cálidas y templadas del Globo. Sin embargo, la mayoría de ellas no son cosmopolitas y sus modelos de distribución permiten establecer centros de especiación. Este subgénero muestra una distribución predominantemente austral; está poco representado en los trópicos y en el Hemisferio Norte, ocupando siempre áreas peridesérticas. Dos secciones poseen una distribución antitropical en el continente americano: la sección *Adenois* presenta un importante centro de diversidad en el sur de Sudamérica y algunas especies relictas en Norteamérica, mientras que la sección *Botryoides* posee un centro de diversidad en el sur de Norteamérica y una especie relictas en Sudamérica. La sección *Margaritaria* muestra una distribución anfiatlántica, con una especie en el Brasil y otra en África occidental tropical. El propósito de este trabajo es examinar las relaciones de especies o pares de especies que ocupan áreas disyuntas en los dos hemisferios del continente americano o los litorales anfiatlánticos y tratar de determinar, en lo posible, el origen de esas disyunciones.

Se considera aquí el término disyunción en sentido amplio, a nivel continental. En sentido estricto, todas las especies tienen distribuciones discontinuas. Más importante que la existencia de discontinuidades, es la distancia que separa las poblaciones y el modo cómo las grandes áreas disyuntas se han establecido y mantenido (SOLBRIG, 1972).

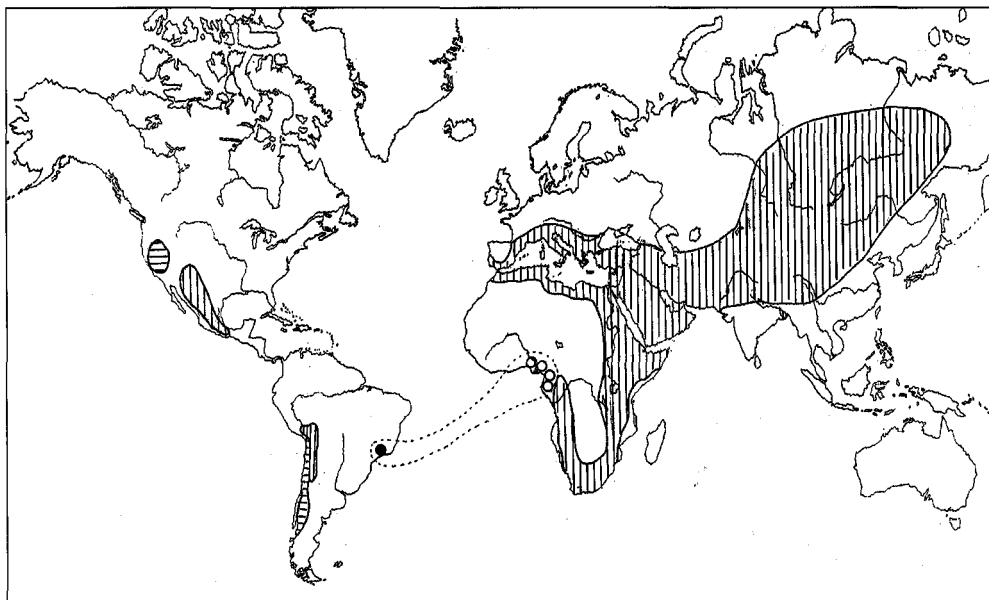


Fig. 1.—Áreas disjuntas en *Chenopodium* L. subgen. *Ambrosia* A.J. Scott. ● *C. minutum* (*Margaritaria*); ○ *C. congolatum* (*Margaritaria*); ⊖ *C. chilense*; ⊕ sect. *Botryoides*.

Distribuciones anfiatlánticas

Las similitudes de las floras de América y África fueron señaladas por WULF (1943), GOOD (1947), AUBREVILLE (1959, 1969, 1973, 1974), SCHNELL (1961, 1976, 1987), RAVEN (1972), RAVEN & AXELROD (1974).

A. La sección *Botryoides* presenta un centro de especiación en las montañas de África oriental (*Ch. Botrys*, *Ch. Schraderianum*, *Ch. procerum*) y otro en Norteamérica, México (*Ch. graveolens*, *Ch. dissectum*), y una especie en América del Sur (*Ch. Mandonii*). Las afinidades entre las floras xéricas de América y de África revisten una amplitud que excede el contexto geográfico afroamericano (SCHNELL, 1961). Géneros comunes a las floras xéricas de África y de América existen también en las regiones áridas de Asia; tal es el caso de *Ch. sect. Botryoides*, con *Ch. Botrys* que crece en el área mediterránea (tal como la delimita JOVET-AST, 1986) y *Ch. aristatum* de las regiones áridas del centro y norte asiáticos.

El indumento glandulífero y las inflorescencias de estas especies presentan variaciones, que se pueden relacionar con la distribu-

ción geográfica, y que permiten determinar estados evolutivos.

El indumento glandulífero presenta dos tipos morfológicos de tricomas:

Tipo a.—Tricoma pluricelular, con el cuerpo formado por células aplanadas y con una gran cabezuela esférica. Este tricoma se encuentra en todas las especies, en tallos, hojas y tépalos.

Tipo b.—Tricoma pluricelular columnar, con el cuerpo delgado y la cabezuela esférica pequeña. Este tricoma es muy abundante en las especies africanas (*Ch. procerum*, *Ch. Schraderianum*, *Ch. Botrys*) en tallos, hojas y tépalos; en las especies norteamericanas (*Ch. graveolens*, *Ch. dissectum*) está presente en hojas y tallos, pero es raro y a veces falta en los tépalos; en la especie sudamericana (*Ch. Mandonii*), falta.

La ausencia del tricoma *tipo a* se considera aquí un carácter más evolucionado, aunque la tendencia general en el subgénero es hacia la diversificación del indumento. La sección *Orthosporum*, grupo emparentado y probablemente derivado de la sección *Botryoides*, presenta un indumento glandulífero muy di-

versificado, que incluye siete tipos morfológicos, y entre ellos el tricoma *tipo a*, pero no el *tipo b* (SIMÓN, 1991).

Las inflorescencias, si bien son siempre racimos de racimos de cimas bíparas, presentan particularidades en los distintos grupos geográficos. En las especies africanas (*Ch. procerum*, *Ch. Schraderianum*, *Ch. Botrys*) los ejes de los racimos están muy desarrollados y las cimas presentan pocas ramificaciones; en la base de cada ramificación se desarrolla una flor cuyos tépalos son libres desde la base. *Ch. dissectum* (especie norteamericana) presenta inflorescencias como las descritas, pero las flores tienen los tépalos soldados en el tercio inferior. En *Ch. graveolens* (especie norteamericana), los ejes de los racimos se acortan, aunque continúan dominando la inflorescencia, y las cimas son más desarrolladas y presentan una flor en la base de cada ramificación; los tépalos están soldados en el tercio inferior. En *Ch. Mandonii* (especie sudamericana) los ejes de los racimos se han reducido y las cimas están muy ramificadas; solo se desarrollan las flores de las ramificaciones basales, y los ejes terminales se transforman en espinas; los tépalos están soldados en el tercio inferior.

La tendencia evolutiva (reducción de la inflorescencia, protección del óvulo y de la semilla, desarrollo de estructuras de protección contra los herbívoros) que resulta del análisis de los caracteres estudiados permite inferir que las especies más primitivas se encuentran en África, y la más evolucionada, en América del Sur.

B. La sección *Margaritaria* Brenan reúne dos especies: *Ch. congolanum* (Camerún, Congo, Nigeria) y *Ch. minuatum* (Río de Janeiro, Brasil). Esta última solo es conocida por el material de la recolección original, y aunque el carácter de puerto y de gran ciudad de la localidad típica podría sugerir una introducción reciente (si existieran colecciones de *Ch. minuatum* en África), no se conocen otros ejemplares que puedan confirmarlo. La especie más próxima es *Ch. congolanum*, pero tiene las suficientes diferencias para mantener su rango específico. Es posible también que

Ch. congolanum haya sido introducida en el Brasil y que por deriva genética haya dado origen a *Ch. minuatum*, tal como sugiere C. Sastre (comm. pers.) para *Polygala antillensis* Chodat. La introducción accidental de *Ch. congolanum* en el Brasil podría haber ocurrido después del año 1500, cuando los portugueses en su ruta hacia la India hacían escala allí y en el Cabo de Buena Esperanza. En la guerra por el dominio de Angola (siglo xvii), los soldados portugueses que intervinieron fueron llevados desde el Brasil. Un importante intercambio de plantas pudo haberse producido entonces, e incrementado posteriormente con el tráfico de esclavos entre los dos países (MERRILL, 1954).

PEDERSEN (1990) reconoce una distribución similar para especies del género *Alternanthera* Forssk. (*Amaranthaceae*), familia ésta muy emparentada con las quenopodiáceas.

Distribuciones antitropicas

En las áreas extratropicales de Norteamérica y Sudamérica un cierto número de táxones presentan áreas disyuntas, pues no están presentes en las zonas tropicales intermedias (táxones antitropicos, según TIBELL, 1994). Diversos autores se han ocupado de estas áreas: GRISEBACH, 1878; JOHNSTON, 1940; WULF, 1943; WEBERBAUER, 1945; GOOD, 1947; CHAMBERS, 1963; CONSTANCE, 1963; HECKARD, 1963; ORNDUFF, 1963; RAVEN, 1963, 1972; MOORE, 1972; SOLBRIG, 1972; VAN STEENIS, 1972; WERGER, 1973; RAVEN & AXELROD, 1974; TIBELL, 1994.

Los ejemplos de disyunciones antitropicas son numerosos y ocurren a diferentes niveles taxonómicos. En *Ch.* subgen. *Ambrosia* se presentan las siguientes disyunciones:

A. *Chenopodium chilense* (sect. *Adenois*) en Bolivia y Chile; a la altura del paralelo 39° S, pasa a Argentina en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (las citas al norte del Río Colorado, en Argentina—GIUSTI, 1967; PLANCHUELO, 1975; L.E. SIMÓN, 1987; MÚLGURA DE ROMERO, 1994—, corresponden a *Ch. soolanum* Aellen). Si bien habita preferentemente en las montañas, también se en-

cuentra en la costa, casi al nivel del mar. En Norteamérica, ha sido citada como adventicia para el norte de California –sub *Ch. vagans* Standl., por STANDLEY (1916), MUNZ & KECK (1959) y MUNZ (1968)–. Su presencia en el litoral californiano sugiere que se trate de una planta introducida, aunque se encuentre tanto en Chile como en California en la costa y en las montañas –*Montia fontana* L. (*Portulacaceae*) en América y Europa representa un ejemplo análogo (LOURTEIG, 1991)–. Por otra parte, el comportamiento de *Ch. chilense*, cuya área queda circunscrita a la región del norte de California, no se asemeja al de otras especies emparentadas, las que una vez introducidas se extienden rápidamente, al encontrar en los ambientes perturbados por la actividad humana las condiciones para prosperar. No obstante, la introducción reciente debida a la acción humana no se puede descartar, sobre todo teniendo en cuenta las rutas marítimas establecidas entre California, el Perú, Chile y la Argentina desde 1769, cuando España comenzó la colonización de la Alta California. Más tarde, el descubrimiento de oro atrajo a numerosos chilenos, quienes voluntaria o accidentalmente introdujeron especies tales como *Medicago sativa* L. (alfalfa), *Cuscuta suaveolens* Ser., *Stipa brachychaeta* Godr. y otras (RAVEN, 1963).

Si bien el área total de la sección *Adenois* presenta continuidad en la zona tropical, debido a las especies cosmopolitas (*Ch. ambrosioides* y *Ch. multifidum*), muestra dos centros de mayor diversificación: uno importante en Sudamérica, con 10 especies endémicas de las regiones áridas y semiáridas del subcontinente, y otro en Norteamérica, con dos especies: *Ch. chilense* y *Ch. anthelminticum*. No sería extraño, pues, que *Chenopodium chilense* haya ocupado un área extensa en épocas pasadas y que su distribución actual sea relictual. En general podría decirse que el área de toda la sección se habría extendido considerablemente a lo largo del continente americano. Las especies cosmopolitas, que hoy viven en las regiones tropicales intermedias, no pueden, a mi entender, ser consideradas como relictas, sino como especies oportunistas que deben la extensión reciente de su área a la ac-

ción humana: el hombre destruye los ambientes naturales y erosiona el suelo, y, así, se extienden estas especies pioneras que pueden prosperar en ambientes perturbados.

B. Chenopodium sect. *Botryoides* presenta un área disyunta antitropical en América con tres táxones en el hemisferio Norte y uno en el hemisferio Sur. Si bien gran parte del área de estas especies está situada dentro de la franja tropical, solo se las encuentra a gran altitud. *Ch. graveolens* (sect. *Botryoides*) crece en el sur de Norteamérica. *Ch. graveolens* var. *graveolens* habita en las montañas del centro y sur de México (San Luis Potosí, Michoacán, Hidalgo, Veracruz, Puebla y Oaxaca), por encima de los 2000 m, siendo abundante entre los 2250-2900 m. *Ch. graveolens* var. *neomexicanum* (Aellen) Aellen vive en el sur de los Estados Unidos (Arizona, Nuevo México, oeste de Texas, sur de Colorado), norte y centro de México (Hidalgo, Chihuahua, Michoacán), por encima de los 2000 m. Es evidente que *Ch. graveolens* var. *neomexicanum* es una variedad en vías de diferenciación: he visto ejemplares que presentan caracteres intermedios, testimonio de que aún hay intercambio de genes entre las poblaciones. *Ch. dissectum* (Moq.) Standl., especie próxima, es también endémica de las montañas del centro de México.

En Sudamérica vive *Ch. Mandonii*, en las montañas del Perú, de Bolivia y del noroeste de la Argentina (Jujuy hasta San Juan), por encima de los 2500 m; estrechamente emparentada con *Ch. graveolens* e inicialmente descrita como variedad de la misma. Los caracteres que las diferencian (reducción de la inflorescencia por falta de desarrollo de las flores laterales, transformación de ejes terminales en espinas, ausencia de un tricoma glandulífero que está presente en las otras especies) permiten, además, considerarla como la especie más evolucionada del grupo. El aislamiento habría permitido la especiación alopatrica de *Ch. Mandonii*, vicariante geográfico de *Ch. graveolens* y especie relictal de un área que debe de haberse extendido a lo largo de la cordillera, sin discontinuidad en los trópicos.

Esbozo de la historia paleobiogeográfica

Según RENOUS (1981), la distribución geográfica es un estado espacial instantáneo en la distribución temporal de una especie o de un grupo, animal o vegetal. Es el resultado de la historia filogenética del grupo y de la evolución geológica del Globo. Para interpretar las distribuciones actuales enunciadas es necesario remontarse al pasado geológico y a los orígenes de la angiospermia.

Hacia el Cretácico medio probablemente la mayoría de las angiospermas habría hecho su aparición y se iniciaría su diversificación actual (RAVEN, 1979), aunque de acuerdo con las hipótesis recientes acerca del origen de las angiospermas (CRANE, 1985; DOYLE & DONOGHUE, 1986; MARTIN *et al.*, 1989; WOLFE *et al.*, 1989), con los restos fósiles de polen (POCOCK & VASANTHY, 1988) y los de leño (VOZENIN-SERRA & CHEBOLDAEFF-SALARD, 1992, 1993), esto podría haber ocurrido mucho antes.

Las *Chenopodiales* (*Centrospermae*) se habrían diferenciado en el oeste de la Gondwana, cuando América y África estaban aún en contacto (TURNER, 1973) y a principios del Terciario las *Chenopodiaceae* experimentarían la fase más activa de su diversificación (STEBBINS, 1976).

Durante el Jurásico tardío se iniciaría la separación gradual entre África y Sudamérica, con la formación del Atlántico. Hace 90 millones de años el nordeste del Brasil (Sergipe) y África (Gabón) estarían separados por un angosto estrecho. La distancia entre los puntos más próximos de África y Sudamérica sería hacia fines del Cretácico de unos 800 km; no obstante existirían aún numerosas islas entre ambos continentes que servirían de nexos (LE PICHON & HAYES, 1971). Un istmo conectaría el nordeste del Brasil con Nigeria, el cual desaparecería hace unos 70-72 millones de años, en el Cretácico superior (OJEDA, 1982; RAND & MABESONE, 1982), con la unión del Atlántico norte con el sur, completándose así la separación de Sudamérica y África. El movimiento de las placas cambió las latitudes de los continentes, lo que originó cambios en el clima (SRIVASTAVA, 1994) y, en consecuencia, en la repartición de los seres vivos; los

que, una vez dislocadas sus áreas originales, continuaron su evolución separadamente (TERMIER & TERMIER, 1980). El grupo ancestral, antecesor del subgénero *Ambrosia*, se encontraría en los dos subgrupos que habrían dado origen a la sección *Adenois* en Sudamérica y a la sección *Botryoides* en África. Como vestigios de los últimos contactos posibles entre los dos continentes y de las nuevas condiciones climáticas en la zona de escisión, quedarían las especies de la sección *Margaritaria*, que reúne caracteres de las otras dos secciones. Es posible que un ancestro de estas especies haya pasado de un continente al otro, cuando las comunicaciones eran aún posibles, y que por especiación alopatrica se hayan originado las especies vicariantes actuales. VAN DER HAMMEN & WYMSTRA (1964) describieron *Verrutricolporitis rotundiporis*, hallado en la región del Caribe en el Eoceno superior, y especialmente común en el Mioceno inferior asociado al de *Rhizophora*. Este polen se parece al del género actual *Crenea* Aublet y aparece en Nigeria en la base del Mioceno, es relativamente abundante en el Mioceno inferior en las regiones litorales, y desaparece estratigráficamente en el Mioceno medio (GERMERAAD *et al.*, 1968; LOURTEIG, 1986). Esto podría constituir una prueba de los citados intercambios.

La sección *Botryoides*, de origen probablemente africano, como lo indica la presencia en este continente de las especies más primitivas, habría llegado a Norteamérica por la ruta de Laurasia y no por Sudamérica. La distribución geográfica actual de las especies (*Ch. procerum*; *Ch. Schraderianum*, en África; *Ch. Botrys*, en África, en la región mediterránea y en América del Norte; *Ch. aristatum*, en Asia; *Ch. graveolens* y *Ch. dissectum*, en América del Norte, y una única especie, *Ch. Mandonii*, en América del Sur) sugiere esta hipótesis. RZEDOWSKI (1991a) plantea esta posibilidad para varios endemismos mexicanos cuyas especies afines viven en África. Si bien el Tethys parece haber separado Eurasia de África durante gran parte del Cretácico y del Terciario inferior, habrían existido conexiones terrestres intermitentes (RAVEN, 1979). Durante el Cretácico, un fragmento gondwáni-

co desprendido de África, la placa apuliana, se habría desplazado a través del Tethys uniendo Europa y África. Esta vía continental, en gran parte sumergida, habría permitido el paso de fauna y flora entre África y Laurasia a través del Tethys durante el Cretácico y el Paleogeno (RAGE, 1988). Un grupo ancestral de especies africanas pudieron, así, haber pasado a Norteamérica por las rutas nórdicas (ruta de Thule y de Geer), que pasaban al norte de la incipiente apertura del Atlántico norte. Aunque estas vías están situadas a grandes latitudes, el clima cálido que reinaba a principios del Terciario permitía los intercambios (RAGE, 1988; RZEDOWSKI, 1991a). Esta hipótesis permite explicar el porqué las especies de la sección *Botryoides* de México y del sur de Estados Unidos son más primitivas que la especie sudamericana. Y podría inducirnos a pensar que *Ch. Botrys* (sur de Canadá, Estados Unidos) no sería una especie de reciente introducción, debido al uso como planta medicinal, sino que podría haber seguido la misma ruta. Hacia fines del Cretácico y hasta que se estableció el puente continental que es América Central, probablemente a fines del Terciario (SCHNELL, 1987), el territorio mexicano constituía una península, una prolongación terrestre que se estrecharía paulatinamente y con condiciones climáticas que serían diferentes y contrastarían con las de la parte ancha del continente (RZEDOWSKI, 1991b). Éste parece ser un mecanismo efectivo de aislamiento ecológico que favorece la especiación y la endemización, aunque en el caso de México su funcionamiento habría estado afectado por la presencia de archipiélagos (ROSEN, 1985) que permitían el intercambio florístico con Sudamérica (RZEDOWSKI, 1991b). Este concepto de "islas ecológicas" fue planteado por SASTRE & LOURTEIG (1986) y retomado por SASTRE (1994). Estas condiciones de insularidad favorecerían la especiación del grupo ancestral confinado en esta región, originando el centro de diversidad actual. PALACIOS CHÁVEZ & RZEDOWSKI (1993) citan polen fósil de quenopodiáceas y/o amarantáceas en estratos del Mioceno inferior de la región de Pichucalco, Chiapas (México). El polen de las quenopodiáceas actuales es muy homogéneo y muestra, además, gran si-

milidad con el "tipo *Amaranthus*" de las amarantáceas (CUADRADO, 1993; QUIROZ-GARCÍA & *al.*, 1994). No obstante, este hallazgo probaría la existencia en la época, y quizá también la presencia en el sitio, de grupos muy emparentados con las especies del subgénero *Ambrosia*.

Durante el Terciario ocurrieron notables oscilaciones climáticas que comenzaron con una disminución generalizada de la temperatura y un desecamiento del clima. El Mioceno fue un período de aridez a nivel mundial: en esa época alcanzaron una gran extensión la estepa, la sabana, los desiertos y semidesiertos, que habría condicionado la especiación y la diversificación de la flora de estas regiones. En Sudamérica, la aparición de la corriente de Humboldt, a consecuencia de la glaciación de la Antártida, determinó la desertización de una amplia zona del litoral pacífico, generando el desierto costero chileno-peruano. Durante el Mioceno, en vastas regiones de la Argentina y este de Bolivia el clima semiárido y árido estimuló la aparición de elementos vegetales adaptados a esas condiciones (CABRERA, 1978). Los importantes movimientos orogénicos que tuvieron lugar a lo largo del Terciario, elevaron las cimas de las cordilleras preexistentes (AUBOUIN & *al.*, 1973). En los Andes del Perú, Bolivia y noroeste de la Argentina se inició la diferenciación de la biota propia de la Puna a partir de elementos de bajas altitudes y de otros provenientes de zonas semiáridas más australes (DORST, 1962; PINTO ESCOBAR, 1993). A mi entender, es durante este período y debido a este proceso evolutivo de colonización de nuevos ambientes cuando comienza la diversificación de la sección *Adenois*.

Las variaciones paleoclimáticas que ocurrieron durante los períodos geológicos posteriores, produjeron una alternancia entre períodos secos y húmedos. Durante los períodos glaciares, una gran parte de Sudamérica (Amazonia, cuenca del Orinoco, vastas regiones de Colombia) sufrió una aridización, lo que causó condiciones predesérticas y aun desérticas (VAN DER HAMMEN, 1979, 1984; TRICART, 1993). Esto favoreció la expansión de los vegetales adaptados a condiciones xéri-

cas; así, la sección *Adenois* pudo haber extendido su área hacia el norte y la sección *Botryoides* hacia el sur. Durante los períodos interglaciares húmedos, el restablecimiento del bosque y de la selva húmeda determinó el aislamiento de los sectores semiáridos y los consiguientes modelos de distribución de las especies tal como se los conoce hoy.

CONCLUSIONES

1. La paleogeografía y los procesos paleoclimáticos, como en todo lo referente a la biota en general, han desempeñado un papel importante en la especiación y distribución del subgénero *Ambrosia*.

2. Es posible hipotetizar acerca de un doble origen de los táxones americanos de *Ch.* subgen. *Ambrosia*: si bien las dos líneas evolutivas partirían del mismo grupo ancestral gondwánico, habrían quedado aisladas tempranamente debido a la separación de los continentes; una habría evolucionado en Sudamérica y la otra en África.

3. El centro de especiación mexicano, de origen gondwánico, habría evolucionado en África y llegado a Norteamérica a través de la Laurasia, radiando posteriormente a Sudamérica.

4. El centro de especiación del sur de Sudamérica, de origen gondwánico, habría evolucionado en Sudamérica, con una activa diversificación durante el Terciario, radiando posteriormente hacia el norte.

5. Las disyunciones observadas en la sección *Margaritaria* deben relacionarse con la separación de los continentes (a menos que se encuentre la prueba de una introducción reciente).

6. Las disyunciones antitropicas americanas observadas en las secciones *Adenois* (*Ch. chilense*) y *Botryoides* (*Ch. Mandonii*, *Ch. graveolens*, *Ch. dissectum*) deben relacionarse con procesos paleoclimáticos que han provocado alternancias entre períodos secos y húmedos.

7. La mayor parte de los táxones de este subgénero son endémicos y otros presentan carácter relictos. El área de las especies cos-

mopolitas se ha extendido debido a la acción humana.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las autoridades del Real Jardín Botánico de Bruselas el envío del material tipo de *Chenopodium congolanum*; a la Dra. Alicia Lourteig, su constante ayuda y guía y la lectura crítica del manuscrito; al Dr. Claude Sastre, sus valiosos comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AELLEN, P. (1973). Zum Formenkreis von *Chenopodium* L. Sect. *Ambrosia* (Spach) Benth. und Hook. und Sect. *Nigrescentia* Aellen. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 19(1/4): 1-12.
- AUBOUIN, J., V. BORRELLO, G. CECIONI, R. CHARRIER, P. CHOTIN, J. FRUTOS, R. THIELE & J.C. VICENTE (1973). Esquisse paléogéographique et structurale des Andes Méridionales. *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dynam.* ser. 2, 15(1/2): 11-72.
- AUBRÉVILLE, A. (1959). Étude comparée de la famille des Légumineuses dans la flore de la forêt équatoriale africaine et dans la flore de la forêt amazonienne. *Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 314/316: 43-56.
- AUBRÉVILLE, A. (1969). Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. *Adansonia* ser. 2, 9(2): 189-247.
- AUBRÉVILLE, A. (1973). Distribution des Conifères dans la Pangée. Essais. *Adansonia* ser. 2, 13(2): 125-133.
- AUBRÉVILLE, A. (1974). Origines polytopiques des Angiospermes Tropicales (2.^e partie). *Adansonia* ser. 2, 14(2): 145-198.
- CABRERA, A.L. (1978). La vegetación de Patagonia y sus relaciones con la vegetación altoandina y puneña. In: C. Troll & W. Laver (eds.), *Geocological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains*: 229-343, figs. 1-4, fotos 1-16. Wiesbaden.
- CHAMBERS, K. (1963). Amphitropical species pairs in *Microseris* and *Agroseris* (Compositae: Chicoriaceae). *Quart. Rev. Biol.* 38(2): 124-140.
- CONSTANCE, L. (1963). Amphitropical relationships in the herbaceous Flora of the Pacific Coast of North and South America: a Symposium. *Quart. Rev. Biol.* 38(2): 109-116.
- CRANE, P. (1985). Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of Angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 716-793.
- CUADRADO, G. (1993). Granos de polen de *Chenopodiaceae* del nordeste argentino, Géneros *Atriplex*, *Chenopodium*, *Holmbergia*, *Salicornia* y *Suaeda*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 29(1/2): 15-23.
- DORST, J. (1962). Considérations sur le peuplement avien des Hautes Andes péruviennes. *Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 342: 23-27.

- DOYLE, J. & M. DONOGHUE (1986). Seed plant phylogeny and the origin of Angiosperms: an experimental cladistic approach. *Bot. Rev. (Lancaster)* 52(4): 321-431.
- GERMERAAD, J., C. HOPPING & J. MÜLLER (1968). Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 6: 189-348.
- GIUSTI, L. (1967). Chenopodiaceae. In: A.L. Cabrera (ed.), *Flora de la provincia de Buenos Aires* 3: 81-127. Buenos Aires.
- GOOD, R. (1947). *The geography of the flowering plants*. London.
- GRISEBACH, A. (1878). *La végétation du globe* 2: 1-905. Paris.
- HECKARD, L.R. (1963). The Hydrophyllaceae. *Quart. Rev. Biol.* 38(2): 117-123.
- JOHNSTON, I. (1940). The floristic significance of shrubs common to North and South American deserts. *J. Arnold Arb.* 21: 356-363.
- JOVET-AST, S. (1986). Les Riccia de la région méditerranéenne. *Cryptog. Bryol. Lichénol.* 7(3): 287-431.
- LE PICHON, X. & D. HAYES (1971). Marginal offsets, fracture zones and the early opening of the South Atlantic. *J. Geophys. Res.* 76: 6283-6292.
- LOURTEIG, A. (1986). Revisión del género *Crenea* Aublet (Litráceas). *Caldasia* 15(71/75): 121-142.
- LOURTEIG, A. (1991). El género *Montia* (Portulacaceae) en el Hemisferio Austral. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 18(68): 41-48.
- MARTIN, W., A. GIERL & H. SAEDLER (1989). Molecular evidence for pre-Cretaceous Angiosperm origins. *Nature* 339: 46-48.
- MERRILL, E.D. (1954). The Botany of Cook's voyages. *Chron. Bot.* 14(5/6): 164-384.
- MOORE, D. (1972). Connections between cool temperate floras, with particular reference to Southern South America. In: D.H. Valentine (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*: 115-138. London, New York.
- MÚLGURA DE ROMERO, M. (1994). Chenopodiaceae. In: R. Kiesling & al. (eds.), *Flora de San Juan* 1: 86-109, figs. 78-90. Buenos Aires.
- MUNZ, P.A. (1968). *Chenopodium*. In: *Supplement to A California Flora*: 73-75. Berkeley, Los Angeles.
- MUNZ, P.A. & D. KECK (1959). Chenopodiaceae. In: *A California Flora*: 366-384, fig. 38. Berkeley, Los Angeles.
- OJEDA, H.A. (1982). Structural framework, stratigraphy and evolution of Brazilian marginal basins. *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.* 66(6): 732-749.
- ORNDUFF, R. (1963). Experimental studies in two genera of Helenieae (Compositae): *Blennosperma* y *Lastenia*. *Quart. Rev. Biol.* 38(2): 141-150.
- PALACIOS CHÁVEZ, R. & J. RZEDOWSKI (1993). Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principios del Mioceno medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Bot. Mex.* 24: 1-96.
- PEDERSEN, T. (1990). Studies in South American Amaranthaceae III (including one Amphi-Atlantic species). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Sér. 4, 12 B, Adansonia 1: 69-97.
- PINTO ESCOBAR, P. (1993). *Vegetación y flora de Colombia*: 1-72. Bogotá.
- PLANCHUELO, A. (1975). Estudio de los frutos y las semillas del género *Chenopodium* en Argentina. *Darwiniana* 19(2/4): 528-565.
- POCOCK, S & G. VASANTHY (1988). Cometipollis reticulata, a new pollen with angiosperm features from Upper Triassic (Carnian) sediments of Arizona (U.S.A.), with notes on Equisetospores. *Rev. Paleobot. Palynol.* 55: 337-356.
- QUIROZ-GARCÍA, D., R. PALACIOS-CHÁVEZ & M. ARREGUÍN-SÁNCHEZ (1994). Flora polínica de Chamela, Jalisco (familias Amaranthaceae, Combretaceae, Loasaceae, Martyniaceae, Papaveraceae, Tiliaceae y Violaceae). *Acta Bot. Mex.* 29: 61-81.
- RAGE, J.C. (1988). Histoire paléobiogéographique des vertébrés terrestres depuis la fin du Paléozoïque, principaux événements. *Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 64(1): 3-17.
- RAND, H.M. & J.M. MABESOOONE (1982). Northeastern Brazil and the final separation of South America and Africa. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 38: 163-183.
- RAVEN, P. (1963). Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *Quart. Rev. Biol.* 38: 151-177.
- RAVEN, P. (1972). Plant species disjunctions: A Summary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 234-246.
- RAVEN, P. (1979). Plate tectonics and Southern Hemisphere Biogeography. In: K. Larsen & L. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*: 3-24. London.
- RAVEN, P. & D. AXELROD (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- RENOUS, S. (1981). Développement de l'aspect historique de la Biogéographie par la superposition de deux thèses: proposition d'une hypothèse phylogénétique bâtie selon les principes hennigiens et théorie de la dérive des continents. *Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 57(3): 81-102.
- ROSEN, D. (1985). Geological hierarchies and biogeography congruence in the Caribbean. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72(4): 636-659.
- RZEDOWSKI, J. (1991a). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* 14: 3-22.
- RZEDOWSKI, J. (1991b). El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Bot. Mex.* 15: 47-64.
- SASTRE, C. (1994). Paléoclimats, spéciation et taxonomie. Quelques exemples chez les Ochnacées néotropicales. *Mém. Soc. Biogéogr.* ser. 3, 4: 3-10
- SASTRE, C. & A. LOURTEIG (1986). Endémovariance en Amérique tropicale: implication dans la spéciation. *Bull. Écol.* 17(3): 35-45.
- SCHNELL, R. (1961). Le problème des homologues phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* 11(2): 137-242.
- SCHNELL, R. (1976). *Introducción a la phytogéographie des pays tropicaux* 3. *La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Vol. 1. Paris.
- SCHNELL, R. (1987). *La flore et la végétation de l'Amérique tropicale*. Vol. 2. Paris.

- SCOTT, A.J. (1978). A review of the classification of *Chenopodium* L. and related genera (Chenopodiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 100(2): 205-220.
- SIMÓN, L. (1987). Morfología, distribución y valor diagnóstico de los pelos glandulares en especies de *Chenopodium* L. (Chenopodiaceae). *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 21(99): 99-110.
- SIMÓN, L. (1991). *Caracteres epidérmicos foliares en la sistemática de las especies argentinas del género Chenopodium* L. (Chenopodiaceae). Tesis doctoral, Fac. Ci. Nat., La Plata, Argentina.
- SOLBRIG, O. (1972). New approaches to the study of disjunctions with special emphasis on the American Amphitropical desert disjunctions. In: D.H. Valentine (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*: 85-100. London, New York.
- SRIVASTAVA, S.K. (1994). Evolution of Cretaceous phytoprovinces, continents and climates. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 82: 197-224.
- STANDLEY, P. (1916). Chenopodiaceae. In: *North American Flora* 21(1): 1-93. New York.
- STEBBINS, G. (1976). *Flowering Plants: Evolution above the species level*. Cambridge, Massachussets.
- TERMIER, H. & G. TERMIER (1980). Connections et ruptures des masses continentales a partir du Trias: repercussions sur la répartition des êtres vivants. *Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 492: 69-79.
- TIBELL, L. (1994). Distribution patterns and dispersal strategies of Caliciales. *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 159-202.
- TRICART, J. (1993). Paléoclimats et paléomilieus de part et d'autre de l'Atlantique Équatoriale (Afrique occidentale, Nord-Est de l'Amérique du Sud). *Biogéographica* 69(2): 51-72.
- TURNER, B. (1973). Chemosystematic data: their use in the study of disjunctions. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 152-164.
- VAN DER HAMMEN, T. (1979). Flora, vegetation and climate in the Colombian Cordillera Oriental. In: K. Larsen & L. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*: 25-32. London.
- VAN DER HAMMEN, T. (1984). Datos sobre la historia del clima, vegetación y glaciación de la Sierra Nevada de Santa Marta. In: T. van der Hammen & P.M. Ruiz (eds.), *Studies on tropical Andean ecosystems* 2: 561-573.
- VAN DER HAMMEN, T. & T. WYMSTRA (1964). A palynological study of the Tertiary and Upper Cretaceous of British Guiana. *Leidse Geol. Mededel.* 30: 183-241.
- VAN STEENIS, C. (1972). Nothofagus, key Genus to plant geography. In: D.H. Valentine (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*: 275-288. London, New York.
- VOZENIN-SERRA, C. & M. CHEBOLDAEFF-SALARD (1992). Les bois mineralisés permo-triasiques de Nouvelle Calédonie. Implications phylogénétiques et paléogéographiques. *Palaeontographica* 225 B(1/2): 1-25.
- VOZENIN-SERRA, C. & M. CHEBOLDAEFF-SALARD (1993). Paléoxylologie du Trias Supérieur de Nouvelle Calédonie: les bois à vaisseaux fibriformes et leur intérêt phylogénétique. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris ser. 2*, 316: 861-865, lám. 1.
- WEBERBAUER, A. (1945). *El mundo vegetal de los Andes peruanos*. Lima.
- WERGER, M. (1973). Las disyunciones anfitrópicas en las floras xerofíticas norte y sudamericanas. *Darwiniana* 18(1/2): 9-18.
- WILSON, P. (1983). A taxonomic revision of the tribe Chenopodieae (Chenopodiaceae) in Australia. *Nuytsia* 4(2): 135-262, figs. 1-7, mapas 1-34.
- WOLFE, K., M. GOUY, Y. YANG, P. SHARP & W. LI (1989). Date of the monocot-dicot divergence estimated from chloroplast DNA sequence data. *Proc. Natl. Acad. U.S.A.* 86: 6201-6205.
- WULFF, E. (1943). *An introduction to historical plant geography*. Waltham, Mass.