

Licofitas (Equisetopsida: Lycopodiidae) de las Sierras Centrales de Argentina: un enfoque panbiogeográfico

Lycophytes (Equisetopsida: Lycopodiidae) from the Central Hills of Argentina: a panbiogeographic approach

MARCELO D. ARANA¹, JUAN J. MORRONE², MÓNICA PONCE³ & ANTONIA J. OGGERO¹

¹Orientación Plantas Vasculares, Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Ruta 36 km 601, X5804ZAB Río Cuarto, Córdoba, Argentina.

²Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apdo. postal 70-399, 04510 México, D.F., México.

³Instituto de Botánica Darwinion, Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y CONICET, casilla de correo 22, 1624 San Isidro, Argentina.

marana@exa.unrc.edu.ar

RESUMEN

Las licofitas son las plantas vasculares más antiguas, comprenden a las Lycopodiaceae, Isoëtaceae y Selaginellaceae, constituyendo un grupo monofilético separado del resto de los helechos y plantas con semilla. Debido a su falta de relaciones coevolutivas con vectores bióticos, su monofilia y su patrón morfológico altamente estable son especialmente aptas para establecer patrones biogeográficos. Con este fin se construyeron los trazos individuales de los siete taxones encontrados. El trazo generalizado resultante indica que las sierras centrales de Argentina constituyen el extremo austral de un componente biótico neotropical, presentando una relación más estrecha con las Sierras Subandinas y los Andes bolivianos y peruanos que con el Chaco (donde están incluidas), bordeando la Zona de Transición Sudamericana, la que, caracterizada por ambientes áridos, constituye una barrera exitosa para las licofitas, separando la región austral de Argentina y Chile del resto de América del Sur.

PALABRAS CLAVE: Biogeografía, Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Isoëtaceae, Chaco serrano.

ABSTRACT

Lycophytes are the most ancient lineage of vascular plants and include Lycopodiaceae, Isoëtaceae and Selaginellaceae. They are a monophyletic group separated from ferns and seed plants and are especially useful for establishing biogeographic patterns, due to their lack of coevolutionary relationships with biotic vectors, their monophyly and their remarkable morphological conservatism. The individual tracks of the seven taxa of lycophytes from central Argentina were drawn and the generalized track obtained shows that the central hills of Argentina are the austral extreme of the distribution of a Neotropical biotic component, with closer relationships with the Subandean hills and the Bolivian and Peruvian Andes than to the Chaco (where they are included), bordering the South American Transition Zone. The latter is characterized by arid environments and is a successful barrier for Lycophytes, separating the austral region of Argentina and Chile from the other parts of South America.

KEYWORDS: Biogeography, Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Isoëtaceae, Chaco serrano.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad las licofitas son las plantas vasculares más antiguas y fueron el principal componente de la vegetación del Paleozoico Tardío (Wikstrom & Kenrick 2001). Forman un grupo monofilético separado del resto de las plantas vasculares (eufilofitas), que contiene dos clados:

helechos (monilofitas) y plantas con semillas (Pryer *et al.* 2001; Smith *et al.* 2006). Si bien la diversificación de las licofitas habría comenzado hace más de 200 millones de años, durante el Paleozoico (Kenrick & Crane 1997), el linaje al que pertenecen las especies actuales posiblemente

comenzó a diferenciarse hace unos 80 millones de años, al terminar el Cretácico superior (DiMichele & Skog 1992, Bateman *et al.* 1992). En el presente existen unas 1.200 especies de licofitas, que pertenecen a tres linajes diferentes (Lycopodiaceae, Isoëtaceae y Selaginellaceae), los que habrían divergido durante el Paleozoico (Kenrick & Crane 1997). Entre ellas, las especies de *Huperzia*, *Lycopodiella* y *Lycopodium* se encuentran comúnmente en los bosques del Hemisferio Sur. El género *Selaginella* es más diverso en los trópicos, donde muchas especies crecen como epífitas, mientras que *Isoëtes* es un relicto del clado que incluye especies gigantes del Carbonífero (Bateman *et al.* 1992). La antigüedad de estas plantas y su falta en general de relaciones coevolutivas con vectores bióticos (como en los granos de polen y las semillas) sugieren que sus patrones de distribución están más relacionados con factores abióticos que en el caso de otras plantas (Barrington 1993, Ponce *et al.* 2002). Por otra parte, su monofilia y estabilidad morfológica las hacen especialmente indicadas para establecer patrones biogeográficos de las áreas en donde se encuentran.

El primer análisis general de la distribución de licofitas y helechos para el Cono Sur (De la Sota, 1973) describe tres áreas de concentración de especies: el área Noroeste (sur de Bolivia y noroeste de Argentina), Brasil meridional (sur de Brasil y noreste de Argentina) y el área Austral (sur de Chile y Argentina), cada una de ellas con una composición propia. En un análisis cuantitativo de la distribución de estos grupos a nivel de especies, géneros y familias que abarcó Argentina y Chile continental, Ponce *et al.* (2002) identifican también tres centros de alta diversidad coincidentes con los anteriores, donde se encuentra el 90% de las especies. Las licofitas, en particular, se encuentran bien representadas (15-25 especies) en los centros subtropicales del noroeste y noreste, mientras que en el sur templado no se registran Selaginellaceae, se hallan dos especies de *Isoëtes* y ocho especies de Lycopodiaceae (Ponce *et al.* 2002). A estos centros principales les sigue en importancia la región serrana central de Argentina como centro de diversidad de licofitas y helechos (85 especies). El relevamiento realizado por Arana *et al.* (2004) en esta última región incluye siete especies de licofitas, una de ellas endémica.

El área de estudio, las sierras centrales de Argentina, es la entidad orográfica más oriental de las Sierras Pampeanas y es un área de integración de elementos bióticos con distribuciones e historias biogeográficas variadas (Cabrera & Willink 1973, Morrone 2001). En el esquema biogeográfico para América Latina y el Caribe (Morrone 2006), realizado sobre la base de la distribución de numerosos taxones, incluyendo helechos, se divide América del Sur en las regiones Neotropical y Andina, y en la Zona de Transición Sudamericana. Este sector serrano del centro de Argentina se encuentra en la provincia biogeográfica del Chaco, dentro de la subregión Chaqueña, que ocupa el norte y centro de Argentina, sur de Bolivia, oeste y centro del Paraguay, y

centro y noroeste de Brasil (Morrone 2000a, 2006). La región austral de América del Sur es un territorio en donde la Diagonal Árida (norte de Chile y sureste de Argentina) y la Cordillera de los Andes son las barreras climáticas y geomorfológicas más evidentes, mientras que la primera limita el intercambio biótico entre el noroeste y el suroeste del Cono Sur, la segunda lo hace entre el este y el oeste, influyendo en la distribución de helechos y licofitas (Ponce *et al.* 2002). Estos patrones de distribución están estrechamente ligados con las glaciaciones del Pleistoceno, que afectaron unos dos tercios de los bosques de América del Sur austral, produciendo desplazamientos, compresión y extinciones (Villagrán & Hinojosa 1997).

Sobre la base de estos patrones de distribución y las características singulares de estas plantas, nuestro objetivo es analizar la distribución de las licofitas que habitan las Sierras Centrales de Argentina y establecer sus afinidades bióticas, mediante un enfoque panbiogeográfico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las Sierras Centrales de Argentina, incluidas dentro de las Sierras Pampeanas Orientales (Ramos 1999), constituyen el cuarto centro de diversidad de licofitas y helechos del cono sur de América del Sur. Están constituidas por rocas precámbricas, debiendo su existencia, como unidades orográficas, a los movimientos del Terciario, y su estructura actual se originó principalmente a partir del Mioceno Inferior. Climatológicamente se ubican dentro del dominio Semihúmedo, con tendencia al Semiseco de la llanura y la montaña, con déficit de agua en invierno. La vegetación de estos ambientes serranos corresponde al extremo sur de la expresión de la provincia biogeográfica del Chaco y consiste en bosques caducifolios xéricos, cuyas especies dominantes arbóreas son *Aspidosperma quebracho-blanco* Schldtl., *Lithrea molleoides* (Vell.) Engl. y *Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook. f. & Arn., con estratos de poáceas, cactáceas y bromeliáceas. Dicha provincia presenta estrechas relaciones con la provincia de la Pampa, y se halla amenazada por sobrepastoreo, incendios estacionales y la conversión de hábitats naturales para la agricultura, que han dado como resultado un aspecto uniforme en gran parte de la región, encontrándose sólo algunos relictos muy aislados que aún permiten reconocer parte de la flora prístina (Arana & Oggero 2009). Esta región posee un nivel de biodiversidad medio a alto, con un valor de endemismos medio, y dado el alto nivel de degradación, se necesita un esfuerzo importante de protección (Bertonatti & Corcuera 2000), para lo cual el conocimiento de su biodiversidad y relaciones biogeográficas es fundamental (Morrone 2000b). Las especies de licofitas que habitan las Sierras Centrales de Argentina se presentan en la siguiente lista florística, de acuerdo con Chase & Reveal (2009):

Clase Equisetopsida C. Agardh

Subclase Lycopodiidae Beketov

Familia Lycopodiaceae P. Beauv. ex Mirb.

Lycopodium clavatum L. subsp. *clavatum*

Lycopodium thyoides Humb. & Bonpl. ex Willd.

Phlegmariurus saururus (Lam.) B. Øllg.

Familia Isoëtaceae Rehb.

Isoëtes hieronymi U. Weber

Familia Selaginellaceae Willk.

Selaginella microphylla (Kunth) Spring

Selaginella peruviana (Milde) Hieron.

Selaginella sellowii Hieron.

Para establecer la distribución de las especies mencionadas, se reunió la información proveniente de antecedentes bibliográficos (Hieronimus 1896, Hicken 1908, 1919, Pastore 1936, Capurro 1969, De la Sota 1967, 1973, 1977, Øllgaard 1979, 1990, 1992, 1994, 1995, 2004, Tryon & Tryon 1982, Øllgaard & Windisch 1987, Rodríguez 1995, Ponce 1996, Bianco & Cantero 1988, De la Sota *et al.* 1998, Arana *et al.* 2004, Ponce *et al.* 2002, Arana & Bianco 2009, De la Sota *et al.* 2009) y de la revisión de material proveniente del área bajo estudio y depositado en los herbarios BA, CORD, MCNS, MVFA, LIL, LP, RCV, RIOC, SI y SRFA (Thiers 2008). Además se consultaron las siguientes bases de datos: TROPICOS, del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org>); IRIS, del Instituto de Botánica Darwinion (<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp>); y GBIF, de la Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.org>), todas ellas disponibles en Internet.

De acuerdo con la panbiogeografía, existe un único sistema geobiótico que evoluciona en el tiempo, en donde la diversidad biológica es un fenómeno espacio-temporal y existen líneas coincidentes de distribución de distintos taxones. Esto permite establecer homologías espaciales o biotas ancestrales y reconocer si las áreas poseen orígenes complejos, ya que los cambios tectónicos inducen cambios bióticos y los patrones de distribución son informativos acerca de la evolución biótica. El análisis panbiogeográfico se llevó a cabo graficando a mano los trazos individuales de las especies de licofitas que habitan las Sierras centrales de Argentina y superponiéndolos gráficamente para obtener trazos generalizados. Un trazo individual es la unidad básica de un estudio panbiogeográfico, constituyendo las coordenadas primarias de un taxón en el espacio, y consiste en una línea que conecta las localidades donde se distribuye una especie o taxón supraespecífico, de modo que la suma

de los segmentos que conectan las localidades sea la menor posible (criterio de distancia mínima). Desde el punto de vista topológico, un trazo individual es un árbol de tendido mínimo, que para n localidades contiene $n-1$ conexiones (Craw 1988, Morrone 2004). Los trazos generalizados o estándar resultan de la superposición de trazos individuales que conectan áreas de distribución (Zunino & Zullini 2003). Representan patrones de distribución actuales de biotas ancestrales, las cuales fueron fragmentadas por eventos geológicos o tectónicos (Craw *et al.* 1999). Los trazos generalizados equivalen a componentes bióticos (Morrone 2009) y reflejan una historia común de los taxones, es decir la existencia de una biota ancestral. La convergencia de dos o más trazos generalizados en un área determinada conforma un nodo, que representa un centro de convergencia biótica.

RESULTADOS

Se delinearon gráficamente los trazos individuales de las siete especies analizadas (Fig. 1). En los patrones distribucionales de la flora licofítica de la zona serrana de Córdoba se observa un trazo individual cosmopolita (*Lycopodium clavatum* ssp. *clavatum*) y un trazo individual gondwánico, conectando América del Sur con África y Madagascar, que corresponde a *Phlegmariurus saururus*. La conexión de las Sierras centrales con la región mesopotámica y austral brasileña está dada por el trazo individual de *Selaginella sellowii*. De las entidades encontradas, *Isoëtes hieronymi* es endémico de la provincia de Córdoba y su trazo individual está restringido a los pastizales de altura de la zona serrana. Esta especie ha sido citada para la IV Región de Coquimbo, Chile (Rodríguez 1995), pero la identidad del material chileno necesita mayores estudios, ya que su identificación es tentativa (Rodríguez com. pers.), muy probablemente sea una especie muy próxima, aún no descripta.

De acuerdo con la superposición gráfica de los trazos individuales, se puede observar un patrón distribucional principal formando un trazo generalizado (Fig. 2), en el cual las Sierras Pampeanas de Córdoba (Sierras Pampeanas *sensu stricto* o Sierras Pampeanas Orientales) constituyen el extremo austral del mismo, conectándolas con las Sierras Subandinas y los Andes bolivianos y peruanos. Este trazo generalizado se halla íntegramente dentro de la región Neotropical, pero bordeando la Zona de Transición Sudamericana. Es de destacar la ausencia de nodos, lo que indica que en la zona serrana del centro de Argentina no hay convergencia de biotas ancestrales de licofitas.

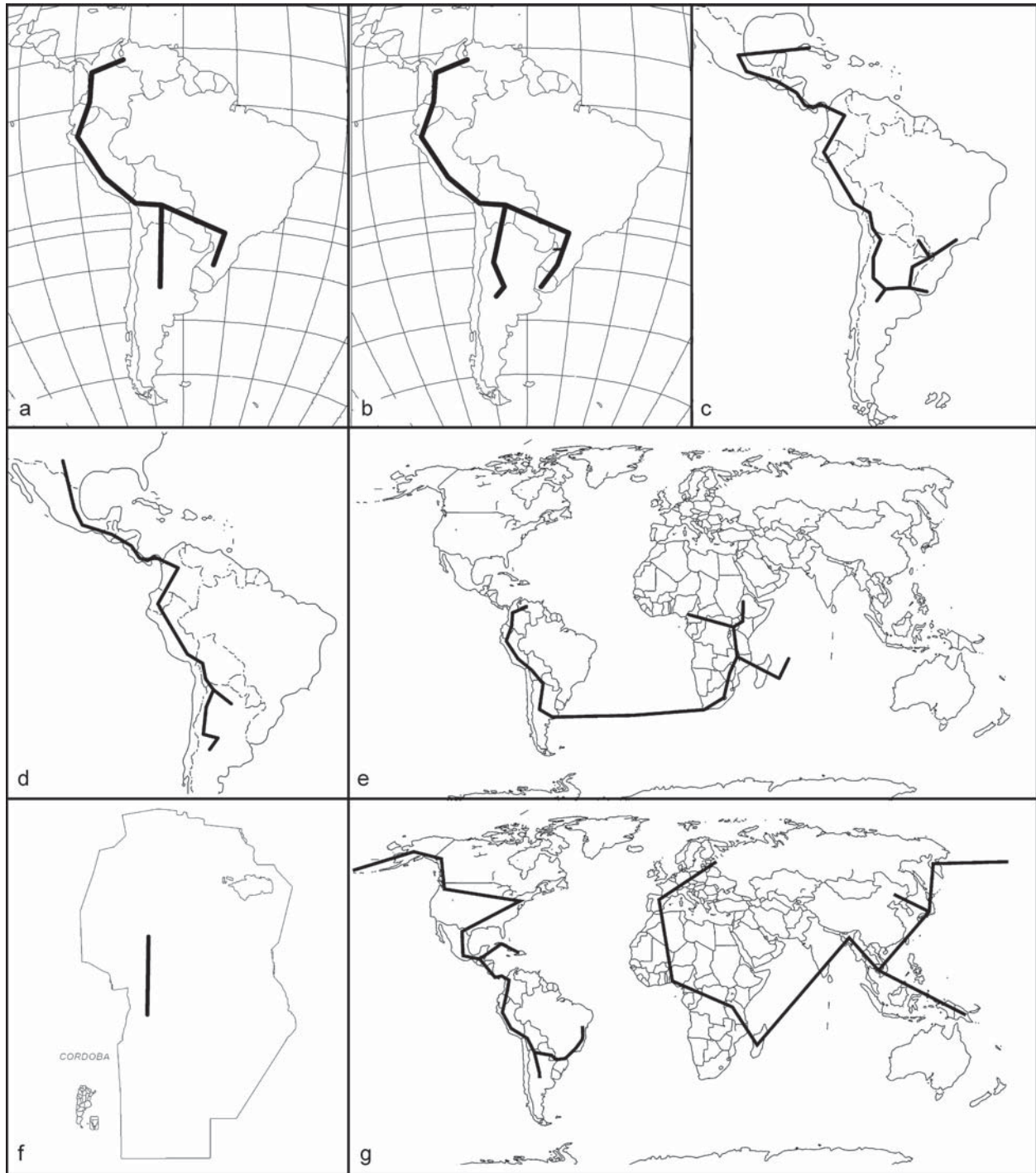


FIGURA 1. Trazos individuales de las especies de licofitas presentes en Argentina central. a, *Lycopodium thyoides*; b, *Selaginella microphylla*; c, *S. sellowii*; d, *S. peruviana*; e, *Phlegmariurus saururus*; f, *Isoetes hieronymi*; g, *Lycopodium clavatum ssp. clavatum*.

FIGURE 1. Individual tracks of lycophytes from central Argentina. a, *Lycopodium thyoides*; b, *Selaginella microphylla*; c, *S. sellowii*; d, *S. peruviana*; e, *Phlegmariurus saururus*; f, *Isoetes hieronymi*; g, *Lycopodium clavatum ssp. clavatum*.

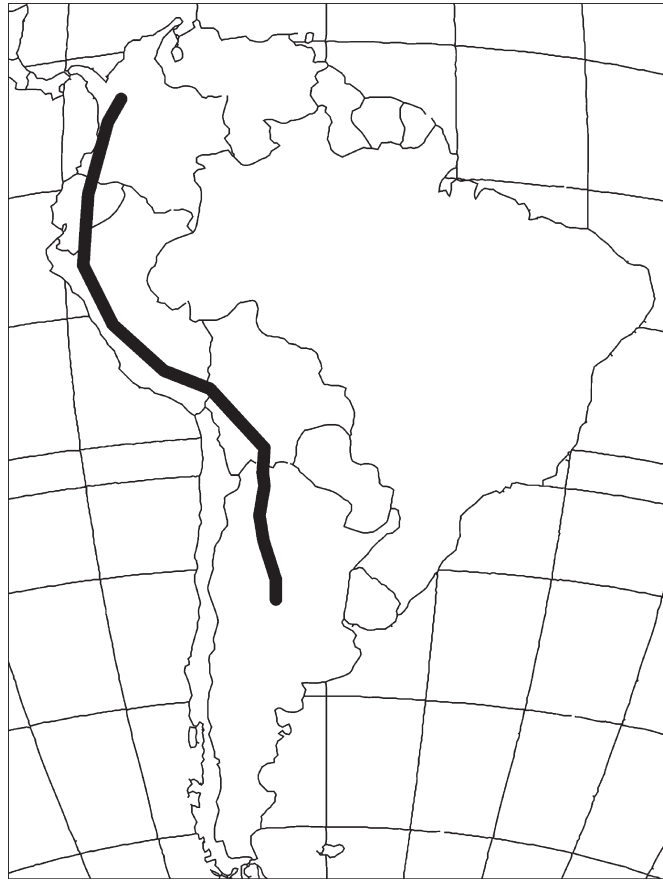


FIGURA 2. Trazo generalizado de las licofitas de Argentina central.

FIGURE 2. Generalized track of lycophytes from central Argentina.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El trazo individual de *Phlegmariurus saururus* contribuye a las relaciones del continente sudamericano con el africano. Ello apoya lo observado por otros autores (Moran & Smith 2001, Janssen *et al.* 2007) en cuanto a la conexión florística entre América del Sur y África de sus floras de helechos y licofitas.

El patrón de distribución principal encontrado muestra que las Sierras Centrales de Argentina constituyen el extremo austral del componente biótico ancestral de su flora licofitica. Estas sierras están estrechamente vinculadas con las Sierras Subandinas y Andes del Norte y, de acuerdo con Ponce *et al.* (2002), con el centro de diversidad Centro Subtropical del Noroeste (CSNO), que muestra un área más o menos coincidente con las Sierras Subandinas. Esto demuestra que la conexión biótica entre las sierras del centro argentino y Subandinas es particularmente notoria. Además, el trazo generalizado confirma que las Sierras Subandinas están vinculadas estrechamente con los Andes del Norte, tal como fue propuesto por Ponce *et al.* (2002).

Las relaciones distribucionales de la biota del Cono Sur se vieron afectadas principalmente por fenómenos climáticos y geomorfológicos, que comenzaron durante la segunda parte del Terciario (Crisci *et al.* 2001, Ponce *et al.* 2002). Durante el Cenozoico Tardío, el levantamiento de los Andes, junto con el desarrollo de corrientes frías marítimas se han asociado con la diversificación de hábitats y oportunidades evolutivas para la biota (Axelrod *et al.* 1991). A partir del Mioceno y hasta el Plioceno, el clima se fue haciendo más árido debido al lento levantamiento de los Andes y a la corriente fría de Humboldt. La última fase de la orogenia andina en el Plioceno superior causó el solevantamiento de las Sierras Pampeanas y Subandinas (Taylor 1991). Todos estos fenómenos pueden haber provocado una separación de las poblaciones hacia las regiones montañosas y serranas, las que, de acuerdo con Morán (1995), son de vital importancia para el establecimiento de helechos y licofitas, ya que poseen gran heterogeneidad de hábitats y microclimas, restringidas ahora a lo que Ponce *et al.* (2002) denominan zonas intermedias, en la cual están

incluidas las Sierras Pampeanas Orientales del centro de Argentina. En ellas se ha mantenido una riqueza apreciable de helechos y licofitas, constituyendo el extremo sur de la expresión de la biota neotropical, en el límite con la Zona de Transición Sudamericana. Estos sistemas serranos (Sierras Pampeanas-Sierras Subandinas) permitirían la migración e intercambio de especies, ya que las licofitas poseen una gran capacidad de dispersión debido a sus esporas livianas y ligeras, que se producen en gran cantidad, y no existirían barreras apreciables entre los mencionados sistemas serranos. Además, las Sierras Subandinas poseen una estrecha relación con los Andes septentrionales, con los que no tiene ninguna barrera específica (Ramos 1999). Por otra parte, la biota de la zona serrana central contrasta significativamente con la de la provincia del Chaco, en donde está incluida, debido a que es una planicie y como se mencionó los helechos en general y las licofitas en particular alcanzan mayor riqueza específica en ambientes montanos. Además el Chaco posee una aridez tal que es un impedimento para el exitoso establecimiento de los helechos en general y las licofitas en particular.

La zona austral de Argentina y Chile, que constituye uno de los centros de concentración de especies de licofitas, en especial de *Lycopodium*, pertenece a la región Andina y está claramente separada de la zona serrana central argentina por la Zona de Transición Sudamericana, que fue identificada por los patrones de distribución de diferentes taxones de plantas y animales (Morrone 2006) y sobre la cual ha sido confirmado su carácter transicional (Urtubey *et al.* 2010). Esta región, que comprende las provincias biogeográficas del Páramo Norandino, Desierto Costero Peruano, Puna, Atacama, Prepuna y Monte (Morrone, 2006), se caracteriza principalmente por poseer ambientes áridos y constituiría una barrera exitosa para la distribución de las licofitas, ya que no hay ningún trazo individual que conecte la zona austral de Argentina y Chile con la biota ancestral establecida en la Argentina central.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Benjamin Øllgaard (Department of Systematic Botany, Aarhus Universitet, Dinamarca) por sus contribuciones, así como las sugerencias de tres revisores anónimos para mejorar este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

ARANA, M., M. PONCE & N. VISCHI. 2004. Sinopsis de los helechos y grupos relacionados (Pteridophyta) de la provincia de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 39: 89-114.

ARANA, M. & C. BIANCO. 2009. Pteridófitas del centro de Argentina. Editorial UNRC: Río Cuarto. 64 pp.

ARANA, M. & A. OGGERO. 2009. *Zanthoxylum armatum*, su presencia en Argentina. *Darwiniana* 47(2): 335-338.

AXELROD, D.I., M.T.K. ARROYO & P.H. RAVEN. 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 413-446.

BARRINGTON, D. S. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 20: 275- 280.

BATEMAN, R.M., W.A. DiMICHELE & D.A. WILLARD. 1992. Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent Lycopoids from the Carboniferous of Euramerica: An essay on paleobotanical phylogenetics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 500-559.

BERTONATTI, C. & J. CORCUERA. 2000. Situación Ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires. 440 pp.

BIANCO C.A. & J.J. CANTERO. 1988. Las plantas vasculares del suroeste de la provincia de Córdoba. Parte IV. Pteridophyta. *Revista de la Universidad Nacional de Río Cuarto* 8: 5- 55.

CABRERA, A.L. & A. WILLINK. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13, Serie de Biología, OEA. Washington DC. 117 pp.

CAPURRO, R. 1969. División Pteridophyta. En A.L. Cabrera (ed.), Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 4: 123-146.

CHASE, M.W & J.L. REVEAL. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.

CRAW, R.C. 1988. Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography. In: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.), Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions, pp 405-435. Chapman & Hall: Londres & Nueva York.

CRAW, R.C., R.J. GREHAN & M. J. HEADS. 1999. Panbiogeography: Tracking the history of life. Oxford Biogeography Series 11. Oxford University Press. Nueva York. 240 pp.

CRISCI, J.V., S.E. FREIRE, G. SANCHO & L. KATINAS. 2001. Historical biogeography of the Asteraceae from Tandilia and Ventania Mountain ranges. *Caldasia* 23: 21-41.

DiMICHELE, W.A. & J.E. SKOG. 1992. The Lycopoids: A symposium. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 447-449.

HICKEN, C. 1908. Polypodiacearum Argentinarum Catalogus. *Revista del Museo de La Plata, Sección Botánica* 15: 226-282.

HICKEN, C.M. 1919. La migración de los helechos en la flora de Tucumán. Primera Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales, San Miguel de Tucumán. pp. 187-209.

HIERONYMUS, G. 1896. Beitrage zur Kenntnis der Pteridophyten Flora der Argentina und einiger agrenzender Teile von Uruguay, Paraguay und Bolivien. *Botanische Jahrbucher für Systematik* 22: 359-420.

JANSSEN, T., H. KREIER & H. SCHNEIDER. 2007. Origin and diversification of African ferns with special emphasis on Polypodiaceae. *Brittonia* 59: 159-181.

KENRICK, P. & P.R. CRANE. 1997. The origin and early diversification of land plants: A cladistic study. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 441 pp.

MORAN, R.C. 1995. The importance of mountains to Pteridophytes, with emphasis on Neotropical montane forests. In:

- S.P. Churchill (Ed.). Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Pp 359-363. New York Botanical Garden, Nueva York.
- MORAN, R.C. & A.R. SMITH. 2001. Phylogeographic relationships between Neotropical and African-Madagascan pteridophytes. *Brittonia* 53: 304-351.
- MORRONE, J.J. 2000a. What is the Chacoan subregion? *Neotropica* 46: 51-68.
- MORRONE, J.J. 2000b. La importancia de los Atlas Biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. En: F. Martín-Piera, J.J. Morrone & A. Melic (eds.), Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000. Pp. 69-78. Manuales & Tesis SEA. Zaragoza.
- MORRONE, J.J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis SEA. Zaragoza. 148 pp.
- MORRONE, J.J. 2004. La zona de Transición Sudamericana: Caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28: 41-50.
- MORRONE, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands, based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.
- MORRONE, J.J. 2009. Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies. Columbia University Press, Nueva York, 301 pp.
- ØLLGAARD, B. 1979. *Lycopodium* in Ecuador- Habits and habitats. In: K. Larsen & L.B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. pp. 381-395. Academic Press, Londres.
- ØLLGAARD, B. 1990. Lycopodiaceae. In: K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants I*. pp. 31-39. Springer-Verlag. Berlín y Heidelberg.
- ØLLGAARD, B. 1992. Neotropical Lycopodiaceae-An overview. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 687-717.
- ØLLGAARD, B. 1994. Lycopodiaceae. In: R. M. Tryon & R.G. Stolze, *Pteridophyta of Peru, Parte VI*. *Fieldiana Botany new series* 34: 16-66.
- ØLLGAARD, B. 1995. Diversity of *Huperzia* (Lycopodiaceae) in Neotropical montane forests. In: S.P. Churchill (ed.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, pp. 349-358. New York Botanical Garden, Nueva York.
- ØLLGAARD, B. 2004. Novelties in Neotropical Lycopodiaceae. *Nordic Journal of Botany* 23: 31-47.
- ØLLGAARD, B. & P.G. WINDISCH. 1987. Sinopsis das Licopodiáceas do Brasil. *Bradea* 5: 1-43.
- PASTORE, A. 1936. Las Isoetáceas argentinas. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie* 1: 1-30.
- PONCE, M. M. 1996. Pteridophyta. En: F.O. Zuloaga & O. Morrone (eds.), *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina I: Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae)*. *Monographs in Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden* 60: 1-79.
- PONCE, M., K. MEHLTRETER & E.R. DE LA SOTA. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 703-717.
- PRYER, K.M., H. SCHNEIDER, A.R. SMITH, R. CRANFILL, P.G. WOLF, J.S. HUNT & S.D. SIPES. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- RAMOS, V.A. 1999. Las provincias geológicas del territorio argentino. *Geología Argentina-Anales* 29: 41-96.
- RODRÍGUEZ, R. 1995. Pteridophyta. En: C. Marticorena & R. Rodríguez (eds.), *Flora de Chile, Vol. 1*, pp. 119-337. Ediciones de la Universidad de Concepción, Concepción.
- SMITH, A.R., K.M. PRYER, E. SCHUETTPPELZ, P. KORALL, H. SCHNEIDER & P.G. WOLF. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731.
- SOTA, E.R. DE LA. 1967. Composición, origen y vinculaciones de la flora pteridológica de las Sierras de Buenos Aires (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11: 105-128.
- SOTA, E.R. DE LA. 1973. La distribución geográfica de las pteridofitas en el cono sur de América meridional. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15: 23-34.
- SOTA, E.R. DE LA. 1977. Pteridophyta, en A. L. Cabrera (Ed.). *Flora de la provincia de Jujuy, Tomo XIII parte II*. pp. 1-275. INTA. Buenos Aires.
- SOTA, E.R. DE LA., M.M. PONCE, M.A. MORBELLI & L.A. CASSÁ DE PAZOS. 1998. Pteridophyta. En: M.N. Correa (Ed.). *Flora Patagónica, Tomo VIII, parte I*. pp. 282-370. INTA, Buenos Aires.
- SOTA, E.R. DE LA., M.L. LUNA, G.E. GIUDICE & J.P. RAMOS GIACOSA. 2009. Sinopsis de las Pteridofitas de la provincia de San Luis (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 44: 367-385.
- TAYLOR, D.W. 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 88: 69-84.
- THIERS, B.M. (ed.) 2008. *Index Herbariorum*. New York Botanical Garden, New York. (<http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp>).
- TRYON, R.M. & A.F. TRYON. 1982. *Ferns and allied plants, with special reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York, Heidelberg and Berlín.
- URTUBEY, E., T. F. STUESSY, K. TREMETSBERGER & J.J. MORRONE. 2010. The South American biogeographic transition zone: An analysis from Asteraceae. *Taxon* 59: 505-509.
- VILLAGRÁN, C. & L.F. HINOJOSA. 1997. Historia de los bosques de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- WIKSTROM, N. & P. KENRICK. 2000. Phylogeny of epiphytic *Huperzia* (Lycopodiaceae): paleotropical and Neotropical clades corroborated by plastid *rbcL* sequences. *Nordic Journal of Botany* 20: 165-171.
- WIKSTROM, N. & P. KENRICK. 2001. Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsidea): Estimating divergence times from *rbcL* sequences by use of nonparametric rate smoothing. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 177-186.
- ZUNINO, M. & A. ZULLINI. 2003. *Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 359 pp.

Recibido: 19.07.10
Aceptado: 12.11.10