

# Hacia una fitogeografía histórica del Desierto de Atacama<sup>1</sup>

Federico Luebert<sup>2</sup>

## RESUMEN

El concepto de elemento florístico es fundamental en biogeografía histórica. En este trabajo se revisan los límites que han sido planteados para el Desierto de Atacama en términos florísticos, así como las relaciones fitogeográficas que diferentes autores han propuesto para el área. En un intento por identificar elementos florísticos en el Desierto de Atacama, la literatura filogenética es revisada e integrada con el conocimiento sobre la distribución de linajes presentes en el Desierto de Atacama. Cuatro elementos florísticos fueron identificados: (i) neotropical, (ii) chileno central, (iii) transandino y (iv) antitropical. Estos elementos son discutidos en el contexto de los posibles orígenes geográficos de la flora del Desierto de Atacama.

**Palabras clave:** Ambientes áridos, Andes, biogeografía, Chile, neotrópico, Perú.

## ABSTRACT

The concept of floristic element is fundamental in historical biogeography. In this work the floristic boundaries of the Atacama Desert as well as the biogeographical relationships that have been proposed for the area are reviewed. In an attempt to identify floristic elements of the Atacama Desert, the phylogenetic literature is reviewed and integrated with the knowledge about the geographical distribution of lineages present in the Atacama Desert. Four floristic elements were identified: (i) neotropical, (ii) Central Chilean, (iii) transandean and (iv) antitropical. These elements are discussed in the context of the possible geographical origins of the Atacama Desert flora.

**Key words:** Arid environments, Andes, Biogeography, Chile, Neotropics, Peru.

La biogeografía es la búsqueda de los patrones y causas de la distribución de las especies. De acuerdo con Cox & Moore (2000), dos grandes ramas pueden ser diferenciadas dentro de la biogeografía: biogeografía ecológica y biogeografía evolutiva. La primera se ocupa del estudio de los factores ecológicos de la distribución de las especies, mientras que la segunda estudia las causas históricas (en sentido evolutivo) de la distribución de las especies y ha sido por lo tanto también llamada biogeografía histórica (por ejemplo,

Crisci *et al.*, 2003). La investigación en biogeografía histórica puede ser abordada al menos desde dos perspectivas: áreas y linajes. La primera es generalmente desarrollada a través del estudio comparativo de floras locales y regionales de diferentes lugares, tanto actuales como fósiles, mientras que la segunda se enfoca en el estudio comparativo de la distribución de grupos de organismos relacionados. Ambos enfoques son necesarios y complementarios para comprender la distribución de las especies, pero requieren diferentes tipos

<sup>1</sup> Artículo recibido el 19 de julio de 2010, aceptado el 21 de diciembre de 2010 y corregido el 5 de enero de 2011.

<sup>2</sup> Institut für Biologie-Botanik, Freie Universität Berlin (Alemania). E-mail: f.luebert@fu-berlin.de

Departamento de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

de información y utilizan métodos a veces radicalmente distintos.

El estudio más tradicional de áreas, iniciado con los trabajos de von Humboldt & Bonpland (1805), ha evolucionado hasta nuestros días y diversificado en varias escuelas de pensamiento con crecientes grados de complejidad en aproximaciones y herramientas metodológicas, como panbiogeografía (Croizat, 1952; Craw *et al.*, 1999), biogeografía cladística (Nelson & Platnick, 1981) y macroecología (Brown & Lomolino, 1998). La fitogeografía aborda el estudio de las áreas utilizando como unidades básicas de análisis los inventarios florísticos locales, que pueden ser analizados y comparados a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica para formular hipótesis acerca de sus relaciones y orígenes. Un concepto biogeográfico central en el estudio de áreas es el de 'elemento florístico', definido como un grupo de taxones que comparten un área geográfica, una ecología y una historia común (Wulf, 1943), en términos de cuya composición se puede comparar diferentes floras. Pero la identificación de elementos florísticos ya es una tarea difícil. Una posible aproximación para definir elementos florísticos es el uso de grupos de taxones relacionados (por ejemplo, géneros) con patrones similares de distribución de modo que varios de tales grupos pueden considerarse como pertenecientes a un elemento florístico (por ejemplo Qian, 2001). Un aspecto complejo es la evaluación de las relaciones entre taxones, que históricamente se ha efectuado en términos de la membresía de un taxón (por ejemplo una especie) a otro taxón de rango superior (por ejemplo un género). Este es uno de los puntos en que el estudio biogeográfico de áreas está fuertemente ligado al de linajes.

El desarrollo de nuevas herramientas y métodos en las últimas tres o cuatro décadas ha posibilitado a los biogeógrafos la evaluación de hipótesis de relaciones, sobre la base de las que se pueden inferir patrones y procesos biogeográficos. El principal avance fue el descubrimiento de la sistemática filogenética, tradicionalmente asociado con el trabajo de Hennig (1950). Desde entonces se han desarrollado numerosas metodologías para inferir filogenias. La creciente disponibilidad de datos moleculares para los taxónomos, especialmente en las últimas dos décadas, ha

gatillado un desarrollo explosivo en investigación filogenética. El uso de datos moleculares para inferir filogenias se ha convertido en una herramienta estándar para la mayoría de los botánicos y zoólogos. En tiempos recientes se ha prestado mayor atención al uso de filogenias para evaluar hipótesis evolutivas, más allá de la identificación de grados de relación entre taxones, las que incluyen hipótesis biogeográficas (Hovenkamp, 1997; Ronquist, 1997; Ree & Smith, 2008).

La existencia de numerosas filogenias publicadas es una oportunidad para estudiar la biogeografía del Desierto de Atacama. Este es uno de los lugares más secos del planeta (Walter & Breckle, 2004). A pesar de ello alberga una gran variedad de plantas vasculares, que ha atraído a botánicos desde el inicio de las exploraciones en el área durante el siglo XIX. Las primeras observaciones botánicas en el Desierto de Atacama provienen de colectores europeos como Cuming (en 1828-1829), Meyen (en 1831) y Gaudichaud (en 1832), pero solo se volvió botánicamente bien conocido cuando los trabajos de Philippi (1860), Reiche (1907) y Johnston (1929) fueron publicados. La flora del Desierto de Atacama consiste de unas 550 especies de plantas vasculares (Dillon & Hoffmann, 1997), la mayoría de las cuales están distribuidas a lo largo de la costa, donde reciben mayor humedad, producto de la influencia tanto de precipitaciones como de neblinas costeras (Rundel *et al.*, 1991; Muñoz-Schick *et al.*, 2001; Luebert y Pliscoff, 2006; Schulz, 2009). La mayoría de los taxones vegetales que habitan en el Desierto de Atacama están representados por solo unas pocas especies, pero algunos de los que parecen constituir grupos naturales con un número considerablemente mayor de especies (por ejemplo, *Copiapoa* (Cactaceae), *Heliotropium* sect. *Cochranea* (Heliotropiaceae), *Nolana* (Solanaceae), *Oxalis* sect. *Carnosae* (Oxalidaceae), *Solanum* sect. *Regmandra* (Solanaceae) tienen su centro de diversidad en esta zona.

Muchos estudios han contribuido a la biogeografía del Desierto de Atacama con la publicación de floras regionales y locales, y algunos han abordado preguntas biogeográficas desde el punto de vista de su flora (Ricardi, 1957; Rundel *et al.*, 1991; Armesto & Vidie-

lla, 1993; Richter, 1995; Dillon, 2005; Pinto y Luebert, 2009), pero solo recientemente se han tratado cuestiones biogeográficas desde el punto de vista de los linajes en un contexto filogenético explícito (Katinas & Crisci, 2000; Gengler-Nowak, 2002; Luebert & Wen, 2008; Luebert *et al.*, 2009; Dillon *et al.*, 2009).

El propósito de este trabajo es presentar una síntesis de los resultados de los estudios biogeográficos relacionados con el Desierto de Atacama basados en su flora. En este sentido se discutirán las relaciones biogeográficas con otras floras regionales y los límites espaciales a los que el Desierto de Atacama ha sido circunscrito basándose en dichos criterios. En una segunda parte se presentarán las relaciones biogeográficas de taxones del Desierto de Atacama para los que existe información sobre sus relaciones filogenéticas, en un intento por identificar los principales patrones (elementos florísticos) que de ellos se desprenden.

## Límites y relaciones biogeográficas de la flora del Desierto de Atacama

### Límites

La extensión del Desierto de Atacama en términos de su flora, vegetación y clima tiene diferentes connotaciones que varían con los autores que se han referido al tema. Por ejemplo, Rauh (1985) incluye solo las áreas interiores desprovistas de vegetación del norte de Chile; Walter & Breckle (2004) incluyen todo el norte de Chile desde los 28°S hacia el norte y desde el nivel del mar hasta las altas montañas de los Andes; Takhtajan (1986) incluye estas zonas dentro de su provincia Andina Central, que se extiende desde el centro de Perú hasta el norte de Chile e incluye también las altas montañas, denominación similar a la adoptada por Lailhacar (1986) y Katinas *et al.* (1999); Smith & Johnston (1945) lo circunscriben a la porción austral de lo que denominan Desierto Pacífico, que incluye las zonas bajas (ca. < 2.000-3.000 m) del norte de Chile desde los 30° S hacia el norte. Esta última noción ha sido aceptada por la mayoría de los autores (por ejemplo, Börgel, 1973; Udvardy, 1975; Rundel *et al.*, 1991; Gajardo, 1994; Rivas-Martínez *et al.*,

1999; Morrone, 2001) y es la que se adopta en el presente trabajo.

El límite norte del Desierto de Atacama se ha ubicado tradicionalmente cerca del actual límite administrativo entre Chile y Perú (Rundel *et al.*, 1991; Galán de Mera *et al.*, 1997; Dillon, 2005; Pinto y Luebert, 2009). Aparentemente la transición florística entre el norte de Chile y sur de Perú es más abrupta en la costa que en las zonas interiores, y se ha propuesto que intercambios de flora norte-sur habrían ocurrido a lo largo de las faldas occidentales de los Andes en las partes más elevadas del Desierto de Atacama (Moreno *et al.*, 1994), lo que se ve apoyado por nuevos hallazgos florísticos en el sur de Perú (Schwarzer *et al.*, 2010).

Hacia las partes altas, el límite podría ser situado entre 2.000-3.000 m de elevación, dependiendo de la latitud, que es la zona donde comienzan a dominar los tolares, vegetación compuesta de una flora principalmente alto-andina (Villagrán *et al.*, 1981; Arroyo *et al.*, 1988; Rivas-Martínez y Tovar, 1993; Luebert y Gajardo, 2000; Luebert y Gajardo, 2005). El límite superior de lo que Gajardo (1994) denomina *Desierto Andino* coincide con esta transición.

El límite sur del Desierto de Atacama es más difuso. La mayoría de los autores lo establecen hacia la latitud de 30° S (Rundel *et al.*, 1991; Rivas-Martínez y Tovar, 1993; Gajardo, 1994; Morrone, 2001), pero es posible extenderlo, de manera discontinua, algo más al sur de acuerdo con la fisonomía de la vegetación, incluyendo lo que Gajardo (1994) denomina *Matorral Estepario Costero* y *Matorral Estepario Interior* (Luebert y Plissock, 2006). La escasez de estudios de flora locales en la zona limítrofe (i.e., 29° S-32° S) hace difícil una evaluación detallada en este momento.

De acuerdo con las consideraciones expuestas, el área del Desierto de Atacama se presenta en la Figura N° 1. Ella incluye las formaciones vegetacionales de Desierto absoluto, Matorral desértico y Matorral bajo desértico que se encuentran bajo la influencia de ombroclimas hiperárido, árido y semiárido (Luebert y Plissock, 2006). Descripciones detalladas de la vegetación y bioclimas exis-

tentes están disponibles en Di Castri y Hajek (1975), Lailhacar (1986), Rundel *et al.* (1991), Gajardo (1994), Amigo & Ramírez (1998), Luebert y Pliscoff (2006) y Pliscoff y Luebert (2008), a los que el lector es referido.

### *Relaciones biogeográficas*

Varios autores han propuesto relaciones fitogeográficas estrechas entre el Desierto de Atacama y el Desierto Peruano (Johnston,

1929; Ricardi, 1957; Rundel *et al.*, 1991), incluyendo ambas unidades en una misma provincia biogeográfica llamada Desierto Pacífico (Smith & Johnston, 1945; Udvardy, 1975; Rivas-Martínez y Tovar, 1993). Estas relaciones parecen obvias si se consideran las condiciones de aridez a lo largo de la costa del norte de Chile y Perú, y el hecho de que numerosos géneros de plantas se distribuyen en ambas unidades, por ejemplo, *Heliotropium*, *Nolana*, *Palaua* (véase Rundel *et al.*, 1991).

Figura N° 1  
Ubicación del Desierto de Atacama en Sudamérica



Nota: área negra indica Desierto de Atacama en Sudamérica; gris oscuro indica el área sobre 3.000 m de elevación, que muestra la extensión principal de los Andes.

Otros autores, sin embargo, han argumentado que, a pesar de las relaciones biogeográficas entre los desiertos de Atacama y de Perú, ellos conforman unidades biogeográficas separadas, o se relacionan entre sí en un nivel superior. Al respecto Rundel *et al.* (1991) indican la existencia de una barrera fitogeográfica a la latitud de Arica, lo cual se ve apoyado en los trabajos de Galán de Mera *et al.* (1997), Dillon (2005) y Pinto y Luebert (2009). Morrone (2001) considera el Desierto Peruano como una unidad separada del Desierto de Atacama y los reúne solo en el nivel de la Subregión Páramo Puneña de la Región Andina, incluyendo en esta última Región también a Chile central, el sur de Chile y la Patagonia.

Algunos botánicos han propuesto también relaciones biogeográficas con el Chaco argentino (Rundel *et al.*, 1991; Rivas-Martínez y Tovar, 1993), basándose en el hecho de que algunos géneros se encuentran distribuidos de manera disyunta en ambos lados de los Andes (por ejemplo, *Bulnesia* Gay, *Flourensia* DC., *Larrea* Cav., *Leptoglossis* Benth.). Apoyándose principalmente en la distribución de artrópodos, Morrone (2004; 2006) incluye el Desierto de Atacama en la denominada Zona de Transición Sudamericana, que además contiene todas las provincias de la Subregión Páramo Puneña de Morrone (2001) (i.e. Páramo Norandino, Desierto Peruano Costero Puna y Prepuna, esta última equivalente a lo que en este trabajo se denomina Andes mediterráneos, *vide* Gajardo (1994), Rivas-Martínez *et al.* (1999), y la provincia del Monte (Subregión Chaqueña). Una Zona de Transición se caracteriza por presentar un elenco mixto de elementos biogeográficos (Morrone, 2004). En concordancia con lo anterior, el análisis de Katinas *et al.* (1999) informa del carácter mixto de la provincia de la Puna (en la que estos autores incluyen al Desierto de Atacama), sobre la base del análisis panbiogeográfico de plantas y animales.

La mayor parte de los trabajos mencionados, sin embargo, no hacen uso explícito de estudios filogenéticos, quizás porque ellos se han hecho más frecuentes solo en el último tiempo. El uso de filogenias en biogeografía no es una idea nueva y ha sido planteado desde los comienzos de esta disciplina, estando ya explícito en el trabajo de Hennig

(1950). Los estudios filogenéticos pueden ser de utilidad para evaluar las relaciones de parentesco dentro de los taxones cuya distribución es analizada en estudios biogeográficos.

## Relaciones biogeográficas de linajes presentes en el Desierto de Atacama

A continuación se exponen las relaciones biogeográficas de diferentes linajes presentes en el Desierto de Atacama. Para ello se compilieron filogenias de taxones que incluyen especies presentes en el Desierto de Atacama. (actualizado a Julio de 2010). Sólo se consideraron las filogenias que tienen una representación de taxones y una resolución y soporte estadístico que permiten identificar relaciones biogeográficas. Filogenias con poca representación o no suficientemente resueltas fueron descartadas. Un total de 53 linajes fueron revisados, que representan aproximadamente el 40% de la flora vascular del Desierto de Atacama.

### Áreas

A cada una de las especies o taxones supraespecíficos se le asignó un área o áreas de distribución de acuerdo con la literatura taxonómica disponible. Las relaciones biogeográficas se establecieron para cada linaje en función de las áreas que son ocupadas por los taxones que se encuentran relacionados con los presentes en el Desierto de Atacama en el nivel del nodo basal. Consecuentemente, si dentro de un linaje todas las especies están presentes en el Desierto de Atacama, se consideró la distribución del grupo hermano correspondiente. Las siguientes áreas fueron consideradas en el análisis:

- a) Andes Tropicales: Zonas andinas sobre ~2.500 m de elevación del N de Chile, NO de Argentina, Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela.
- b) Desierto Peruano: Incluye las zonas bajas (~< 2.500 m) de la vertiente occidental de los Andes de Perú y S de Ecuador.
- c) Islas Galápagos.
- d) NO de Sudamérica: Zonas bajas (~< 2.500 m) del centro y N de Ecuador, Colombia, Venezuela y S de Panamá.
- e) América Central.
- f) Caribe.

- g) Norteamérica: N de México y S de Estados Unidos.
- h) Chaco: Zonas bajas (~< 2.500 m) de la vertiente oriental de los Andes del centro y S de Argentina, S de Bolivia y S de Paraguay.
- i) Región Paranense: SE de Brasil, Uruguay, NE de Argentina.
- j) Chile central: Zonas bajas (~< 2.000 m) de Chile central entre 31° y 38°S.
- k) Andes Mediterráneos: Zonas andinas sobre ~2.500 m de elevación del centro de Chile y Argentina, entre 25° y 38°S.
- l) Patagonia: Estepas de la vertiente oriental de los Andes (500 m) en el S de Argentina (S de 36°S) y, marginalmente, S de Chile.
- m) Sur de Chile: Zona de los bosques valdivianos, subantárticos, norpatagónicos y magallánicos del sur de Chile y Argentina.
- n) Archipiélago de Juan Fernández.
- o) Región Indo-Pacífica: Oceanía, Archipiélago malayo, S de Asia, Madagascar y E de África.

Para cada taxón se identificaron áreas de distribución principal y marginal. La segunda es definida como una parte pequeña (10%) del rango geográfico de distribución de un taxón en uno de los extremos del mismo.

### Taxones

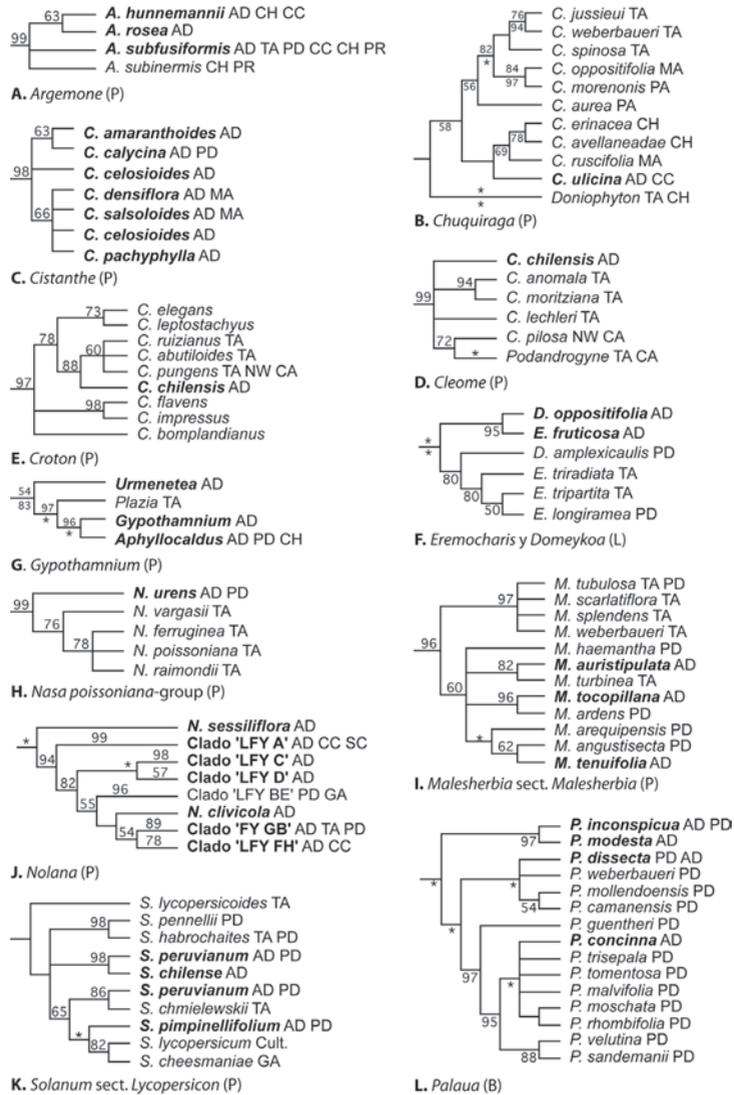
En la siguiente lista se describen las relaciones filogenéticas y las áreas de distribución de los taxones estudiados. Se indica entre paréntesis cuadrado el número de especies presentes en el Desierto de Atacama y el número total de especies del taxón. Este último valor fue obtenido generalmente de las referencias que se indican, con excepción de los indicados con \*, que fueron obtenidos de Mabberley (2008). Las Figuras N° 2 a N° 4 presentan ejemplos de las filogenias que se describen en el texto. No se incluyeron en las figuras ninguna de las filogenias en las que solo dos taxones están involucrados (i.e., una sola especie presente en el Desierto de Atacama y su especie hermana). El Cuadro N° 1 presenta un resumen de las filogenias descritas en el texto.

- 1) *Argemone* L. [4 / ~30\*] (Papaveraceae): Figura N° 2A. Las cuatro especies presentes en Chile se encuentran en el Desierto de Atacama, dos de las cuales extienden su distribución a Chile central, el Desierto

Peruano, los Andes tropicales, las regiones chaqueña y paranense (Ownbey, 1961; Zuloaga *et al.*, 2008). Tres de ellas fueron incluidas en el análisis filogenético basado en ITS de Schwarzbach & Kadereit (1999), el que las resuelve en un clado junto con *A. subinermis* (G. B. Ownbey) Schwarzbach, de las regiones chaqueña y paranense (Ownbey, 1961).

- 2) *Aristolochia* L. [2 / 120\*] (Aristolochiaceae). Una de las dos especies presentes en el Desierto de Atacama (*A. chilensis* Bridges ex Lindl.) está incluida en el trabajo de Neinhuis *et al.* (2005), que se basa en secuencias de *trnL-trnF*, donde se resuelve como hermana de *A. fimbriata* Cham. Esta última especie se distribuye en las regiones paranense y chaqueña (Ahumada, 1967, 1975).
- 3) *Asteriscium* Cham. & Schldtl. (incl. *Gymnophyton* Clos) [6 / 14] (Apiaceae): Figura N° 3A. El estudio de Nicolas & Plunkett (2009), basado en las regiones plastidiales *rpl16* y *trnD-trnT*, muestra un clado bien resuelto que incluye las especies tradicionalmente adscritas a los géneros *Asteriscium* y *Gymnophyton*, clado que a su vez es hermano con el género *Pozoa* Lag. De acuerdo con Mathias & Constance (1962), las especies de este clado que no están presentes en el Desierto de Atacama se distribuyen principalmente en Chile central y en los Andes mediterráneos, con representación marginal en la región chaqueña, los Andes tropicales y en la Patagonia.
- 4) *Balsamocarpon* Clos [1 / 1] (Fabaceae). En el análisis de *trnL-trnF* presentado por Bruneau *et al.* (2008), este género monotípico es resuelto, aunque con moderado soporte, en relación de grupo hermano con *Zuccagnia* Cav., otro género monotípico distribuido en la región chaqueña (Ulibarri, 2005).
- 5) *Bomarea* Mirb. (incl. *Leontochir* Phil.) [1 / ~100\*] (Alstroemeriaceae). Los trabajos filogenéticos de Agesen & Sanso (2003) y Alzate *et al.* (2008) muestran que *Bomarea* es parafilético en relación con *Leontochir*. Este último es endémico del Desierto de Atacama y, basado en una filogenia molecular con ITS, *trnH-psbA*, *rpoB-trnC*

Figura N° 2  
Relaciones filogenéticas y biogeográficas de taxa presentes en el  
Desierto de Atacama con afinidades tropicales



Taxones presentes en el Desierto de Atacama están marcados en negrita. Las siglas a la derecha de los nombres de los taxones representan sus áreas de distribución (abreviados como en Cuadro N° 1; AD, Desierto de Atacama; para detalles ver texto). Bajo las filogenias entre paréntesis a la derecha del nombre del taxón, (P) indica análisis de parsimonia, (L) indica análisis de máxima verosimilitud y (B) indica análisis bayesiano. Solo se indican valores de bootstrap (sobre las ramas) y probabilidad posterior bayesiana (bajo las ramas) cuando son proporcionados en las referencias originales y son mayores a 50%.; asterisco indica 100%.

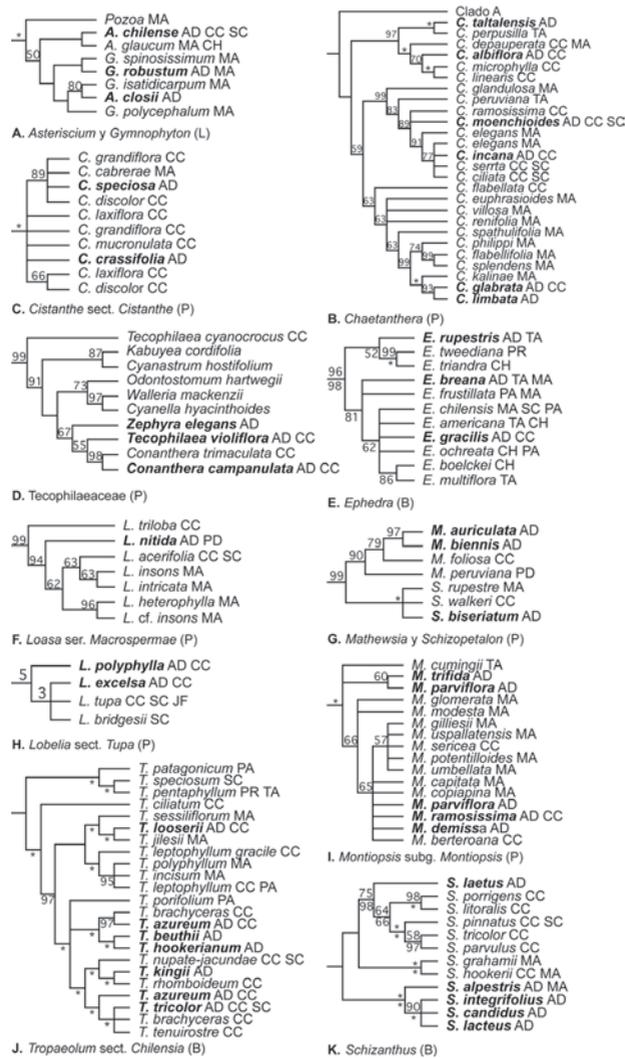
Fuente: A, *Argemone*, modificado de Schwarzbach & Kadereit (1999, Fig. 4); B, *Chuquiraga*, modificado de Gruenstaedl et al. (2009, Fig. 2 derecha); C, *Cistanthe* sects. *Amaranthoides* y *Philippiamra*, modificado de Hershkovitz (2006, Fig. 10); D, *Cleome*, modificado de Sánchez-Acebo (2005, Fig. 1); E, *Croton*, modificado de Berry et al. (2005, Fig. 4); F, *Eremocharis* y *Domeykoa*, modificado de Nicolas & Plunkett (2009, Fig. 4); G, *Gypothamnium*, modificado de Luebert et al. (2009, Fig. 2); H, *Nasa poissoniana*-group, modificado de Weigend et al. (2004, Fig. 1); I, *Malesherbia* sect. *Malesherbia*, modificado de Gengler-Nowak (2003, Fig. 2); J, *Nolana*, modificado de Tu et al. (2008, Fig. 2); K, *Solanum* sect. *Lycopersicon*, modificado de Spooner et al. (2005, Fig. 9); L, *Palaua*, modificado de Huertas et al. (2007, Fig. 5).

Cuadro N° 1  
Taxones presentes en el Desierto de Atacama con estudios filogenéticos y  
distribución de grupos relacionados

Taxón	TA	PD	GA	NW	CA	CB	CH	PR	CC	MA	PA	SC	JF	NA	IP
<b>Relaciones tropicales:</b>															
<i>Argemone</i>	X	X					X	X	X						
<i>Bomarea</i>	X														
<i>Chuquiraga</i>	X						X								
<i>Cistanthe</i> sect. <i>Amaranthoides</i>		X								x					
<i>Cleome</i>	X			x	X										
<i>Croton</i>	X			x	x										
<i>Encelia</i>		X	X												
<i>Eremocharis</i>	X	X													
<i>Gypothamnium</i>	X	x					X								
<i>Heliotropium</i> sect. <i>Cochranea</i>	X	X	x	x	X	X	X	X		X	x			X	X
<i>Hoffmannseggia</i> <i>prostrata</i>		X													
<i>Krameria</i>	X	x							x						
<i>Malesherbia</i> sect. <i>Malesherbia</i>	X	X													
<i>Nasa</i>	X	X													
<i>Nolana</i>	x	X	x						x			x			
<i>Oxalis</i>	X	x			x				x						
<i>Oziro</i>	X	X					X		X						
<i>Palaua</i>		X													
<i>Pasithea</i>	X	x							X						X
<i>Prosopis</i> ser. <i>Cavernicarpae</i>	X														
<i>Solanum</i> sect. <i>Lycopersicon</i>	X	X	x												
<i>Solanum</i> sect. <i>Regmandra</i>		X							x						
<i>Tarasa</i>	X	X													
<b>Relaciones mediterráneas:</b>															
<i>Asteriscium</i>	x						x		X	X	x				
<i>Chaetanthera</i>	x								X	X		x			
<i>Cistanthe</i> ( <i>Grandiflora</i> -group)									X	x					
<i>Conanthera</i>									X	X					
<i>Ephedra</i>	x						X	x	X	X	X	x			
<i>Homalocarpus</i>		x							X	X					
<i>Loasa</i> ser. <i>Macrospermae</i>		x							X	x					
<i>Lobelia</i> sect. <i>Tupa</i>									X			X	X		
<i>Malesherbia</i> sect. <i>Parvistella</i>									X						
<i>Mathewsia</i>		x							X						
<i>Montiopsis</i> subg. <i>Montiopsis</i>	x								x	X					
<i>Oxyphyllum</i>	x	x							X	X					
<i>Puya</i> (yellow <i>Puya</i> )									X						
<i>Schizanthus</i>									X	X		x			
<i>Schizopetalon</i>									X	X					
<i>Tecophilaea</i>									X						
<i>Tropaeolum</i> sect. <i>Chilensia</i>									X	X	x	x			
<i>Zephyra</i>									X						
<b>Disyunciones transandinas</b>															
<i>Aristolochia</i>							X	X	x						
<i>Balsamocarpon</i>							X								
<i>Bulnesia</i>							X								
<i>Dinemandra/Dinemagonum</i>					X		X	X				X			
<i>Fuchsia</i>							X	X	X						
<i>Monttea</i>							X		x	X					
<i>Suaeda</i>		X					X				x				
<b>Disyunciones antitropicales</b>															
<i>Bryantiella</i>		X												X	
<i>Cistanthe</i> ( <i>Rosulatae</i> -group)		X							x	X				x	
<i>Fagonia</i>		X												X	
<i>Hoffmannseggia</i> <i>glauca</i>	X						X			X	X			X	
<i>Pintoa</i>		x					X		x		x			X	
<i>Tiquilia</i> subg. <i>Tiquilia</i>		X	x											x	

X indica distribución principal, x indica distribución marginal. Para detalles ver texto. TA, Andes Tropicales; PD, Desierto Peruano; GA, Islas Galápagos; NW, Noroeste Sudamérica; CA, América Central; CB, Caribe; NA, Norteamérica; CH, Región Chaqueña; PR, Región Paranense; CC, Chile central; MA, Andes Mediterráneos, PA, Patagonia; SC, Sur de Chile; JF, Archipiélago Juan Fernández; IP, Región Indo-Pacífica.

Figura N° 3  
Relaciones filogenéticas y biogeográficas de taxa presentes en el  
Desierto de Atacama con afinidades mediterráneas



Taxones presentes en el Desierto de Atacama están marcados en negrita. Las siglas a la derecha de los nombres de los taxones representan sus áreas de distribución (abreviados como en Cuadro N° 1; AD, Desierto de Atacama; para detalles ver texto). Bajo las filogenias entre paréntesis a la derecha del nombre del taxón, (P) indica análisis de parsimonia, (L) indica análisis de máxima verosimilitud y (B) indica análisis bayesiano. Solo se indican valores de bootstrap (sobre las ramas) y probabilidad posterior bayesiana (bajo las ramas) cuando son proporcionados en las referencias originales y son mayores a 50% (excepto en H, donde se indica soporte de Bremer); asterisco indica 100%.

Fuente: A, *Asteriscium y Gymnophyton*, modificado de Nicolas & Plunkett (2009, Fig. 4); B, *Chaetanthera*, modificado de Hershkovitz et al. (2006a, Fig. 3); C, *Cistanthe* sect. *Cistanthe* (*Grandiflora*-group), modificado de Hershkovitz (2006, Figs. 2 y 12); D, Tecophilaeaceae, modificado de Brummitt et al. (1998, Fig. 11 (weighted bootstrap)); E, *Ephedra*, modificado de Rydin & Korall (2009, Fig. 2); F, *Loasa* ser. *Macrospermae*, modificado de Weigend et al. (2004, Fig. 1); G, *Mathewsia y Schizopetalon*, modificado de Warwick et al. (2009, Fig. 3); H, *Lobelia* sect. *Tupa*, modificado de Knox et al. (2008, Fig. 1); I, *Montiopsis* subg. *Montiopsis*, modificado de Hershkovitz (2006, Fig. 19); J, *Tropaeolum* sect. *Chilensia*, modificado de Hershkovitz et al. (2006b, Fig. 2); K, *Schizanthus*, modificado de Pérez et al. (2006, Fig. 2A).

- y *matK*, hermano con *Bomarea involu-crosa* Baker (Alzate *et al.*, 2008), que se distribuye en los Andes del sur de Perú y norte de Chile (Ricardi, 1961).
- 6) *Bryantiella* J.M. Porter [1 / 2\*] (Polemoniaceae): Figura N° 4D. Este género con dos especies, una de ellas en el Desierto de Atacama, ha sido resuelto como polifilético en el análisis filogenético con ITS y *trnL-trnF* de Porter *et al.* (2010). La especie atacameña (*B. glutinosa* (Phil.) J. M. Porter) se distribuye también en el Desierto Peruano (Gibson, 1967) y aparece más bien relacionada con el género *Dayia* J. M. Porter del SO de Norteamérica (Mabberley, 2008). Se trataría por lo tanto de una diyunción antitropical.
  - 7) *Bulnesia* Gay [1 / ~9] (Zygophyllaceae): Figura N° 4A. El análisis de Comas *et al.* (1998), basado en electroforesis de proteínas de semillas, muestra a *Bulnesia chilensis* Gay, endémica del Desierto de Atacama, en un clado junto a especies que se distribuyen principalmente en la región chaqueña, con representación marginal en los Andes tropicales.
  - 8) *Chaetanthera* Ruiz & Pav. [7 / 44] (Asteraceae): Figura N° 3B. Hershkovitz *et al.* (2006a), usando secuencias de ITS, muestran la monofilia de *Chaetanthera*. Las especies presentes en el Desierto de Atacama se encuentran en su clado B, que tiene su centro de distribución en Chile central y en los Andes mediterráneos, con algunas especies también presentes en la Puna y en el sur de Chile (Davies, 2010).
  - 9) *Chuiraga* Juss. (incl. *Doniophyton* Wedd.) [1 / 25] (Asteraceae): Figura N° 2B. Gruenstaeudl *et al.* (2009), basándose en 7 marcadores moleculares plastidiales y uno nuclear, muestran que la única especie presente en el Desierto de Atacama, *C. ulicina* (Hook. & Arn.) Hook. & Arn., está asociada con especies de distribución en Chile central, Andes mediterráneos, Patagonia y región chaqueña (Gruenstaeudl *et al.*, 2009).
  - 10) *Cistanthe* Spach sects. *Amaranthoides* (Reiche) Carolin ex Hershk. (excl. *Cistanthe ambigua* (S. Watson) Carolin ex Hershk. (Hershkovitz, 2006)) y *Philippimra* (Kuntze) Hershk. [~5 / ~5] (Montiaceae): Figura N° 2C. Este clado resuelto sobre la base de ITS y *ycf3-trnS* (Hershkovitz, 2006) presenta especies distribuidas en el Desierto de Atacama, algunas de las cuales extienden su distribución al Desierto Peruano (*C. calycina* (Phil.) Carolin ex Hershk.) y marginalmente a los Andes mediterráneos (*C. densiflora* (Barnéoud) Hershk.) (Hershkovitz, 1991).
  - 11) *Cistanthe* Spach sect. *Cistanthe* (*Grandiflora*-group (Hershkovitz, 2006)) [~5 / ~8] (Montiaceae): Figura N° 3C. Grupo monofilético (basado en *ycf3*, Hershkovitz, 2006) con especies presentes en el Desierto de Atacama, en Chile central y marginalmente en los Andes mediterráneos (Hershkovitz, 1991, 2006).
  - 12) *Cistanthe* Spach sect. *Cistanthe* (*Rosulatae*-group (Hershkovitz, 2006)) [~9 / ~20] (Montiaceae): Figura N° 4E. Grupo monofilético (basado en ITS y *ycf3*; Hershkovitz, 2006), que aparte de incluir especies presentes en el Desierto de Atacama, se distribuye principalmente en el Desierto Peruano (no incluidas en el análisis de Hershkovitz (2006)) y en los Andes mediterráneos, con presencia marginal en Chile central, e incluso en Baja California (*C. maritima* (Nutt.) Carolin ex Hershk.) (Hershkovitz, 1991).
  - 13) *Cleome* L. ('Andean clade', incl. *Podandrogyne* Ducke (Sánchez-Acebo, 2005; Inda *et al.*, 2008)) [1 / ~27] (Cleomaceae): Figura N° 2D. Sobre la base de un estudio filogenético usando secuencias de *trnH-psbA*, las especies presentes en el 'clado andino' (Sánchez-Acebo, 2005), que se agrupan junto a *C. chilensis* DC., endémica del Desierto de Atacama. La mayor parte de las especies de este clado se distribuyen principalmente en los Andes tropicales y en América central (Sánchez-Acebo, 2005; Woodson, 1948).
  - 14) *Conanthera* Ruiz & Pav. [2 / 5\*] (Tecophilaeaceae): Figura N° 3D. Género probablemente monofilético (según filogenia basada en *rbcl*, Brummitt *et al.*, 1998), cuyas especies se distribuyen en el De-

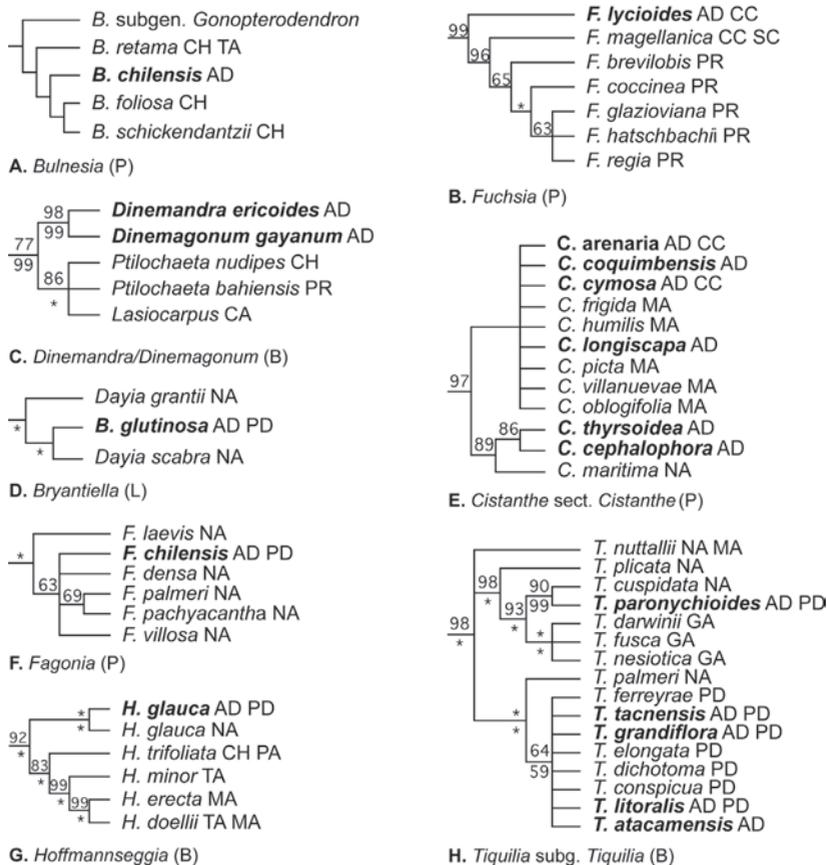
sierto de Atacama y en Chile central (Zuloaga *et al.*, 2008).

- 15) *Croton* L. [1 / 800-1200\*] (Euphorbiaceae): Figura N° 2E. *C. chilensis* Müll. Arg., endémica del Desierto de Atacama, forma un clado con especies de distribución tropical andina, de acuerdo con una

filogenia basada en ITS y *trnL-trnF* (Berry *et al.*, 2005).

- 16) *Dinemandra* A.Juss. ex Endl. [1 / 1] y *Dinemagonum* A.Juss. [1 / 1] (Malpighiaceae): Figura N° 4C. Estos dos géneros monotípicos y endémicos del Desierto de Atacama (Simpson, 1989b) son resueltos

Figura N° 4  
Relaciones filogenéticas y biogeográficas de taxa presentes en el Desierto de Atacama con disyunciones transandinas (A-C) y atitropicales (D-H)



Taxones presentes en el Desierto de Atacama están marcados en negrita. Las siglas a la derecha de los nombres de los taxones representan sus áreas de distribución (abreviados como en Cuadro N° 1; AD, Desierto de Atacama; para detalles ver texto). Bajo las filogenias entre paréntesis a la derecha del nombre del taxón, (P) indica análisis de parsimonia, (L) indica análisis de máxima verosimilitud y (B) indica análisis bayesiano. Solo se indican valores de bootstrap (sobre las ramas) y probabilidad posterior bayesiana (bajo las ramas) cuando son proporcionados en las referencias originales y son mayores a 50%; asterisco indica 100%.

Fuente: A, *Bulnesia*, modificado de Comas *et al.* (1998, Fig. 1b); B, *Fuchsia*, modificado de Berry *et al.* (2004, Fig. 2); C, *Dinemandra* y *Dinemagonum*, modificado de Zhang *et al.* (2010, Fig. 2 (CYC2B)); D, *Bryantiella*, modificado de Porter *et al.* (2010, Fig. 5); E, *Cistanthe* sect. *Cistanthe* (*Rosulatae*-group), modificado de Hershkovitz (2006, Figs. 3 y 16); F, *Fagonia*, modificado de Beier *et al.* (2004, Fig. 4); G, *Hoffmannseggia glauca*, modificado de Simpson *et al.* (2005, Fig. 1); H, *Tiquilia* subg. *Tiquilia*, modificado de Moore *et al.* (2006, Fig. 4).

- como hermanos en una filogenia basada en secuencias de *CYC2B*, los que a su vez se presentan en relación hermana con los géneros *Ptilochaeta* Turcz. (5 especies) y *Lasiocarpus* Leibm. (4 especies) (Zhang *et al.*, 2010). Estos dos últimos géneros se distribuyen en las regiones chaqueña y paranense, y en Mesoamérica, respectivamente (Niedenzu, 1928), conformando así una doble disyunción.
- 17) *Encelia* Adans. [1 / 13-14\*] (Asteraceae). La única especie presente en el Desierto de Atacama, *E. canescens* Lam., extiende su distribución al Desierto Peruano (Brako & Zarucchi, 1993) y es hermana a *E. hispida* Anderss., endémica de las islas Galápagos (filogenia molecular basada en ITS y ETS, Fehlberg & Ranker, 2007).
- 18) *Ephedra* L. [3 / ~50] (Ephedraceae): Figura N° 3E. Las especies sudamericanas forman un clado en el análisis filogenético de Rydin & Korall (2009) con siete marcadores moleculares (ver, sin embargo, Ickert-Bond *et al.* (2009). Dos subclados presentan especies distribuidas en el Desierto de Atacama. En el primero, *E. rupestris* Benth. está relacionada con especies de los Andes tropicales y las regiones chaqueña y paranense (Hunziker, 1995). En el otro clado, donde se encuentran *E. Ébreana* Phil. y *E. gracilis* Phil., las distribuciones son principalmente en los Andes mediterráneos, Chile central y la Patagonia, aunque también en los Andes tropicales y la región chaqueña, así como en el sur de Chile (Hunziker, 1995; Matthei, 1995)
- 19) *Eremocharis* Phil. (incl. *Domeykoa* Phil.) [3 / 13] (Apiaceae): Figura N° 2F. Basándose en los marcadores plastidiales *rp16* y *trnD-trnT*, Nicolas & Plunkett (2009) muestran que *Domeykoa* y *Eremocharis* forman un solo clado. En total, tres especies se encuentran presentes en el Desierto de Atacama, mientras que el resto se distribuyen principalmente en el Desierto Peruano y en los Andes tropicales de Perú (Mathias & Constance, 1962).
- 20) *Fagonia* L. [1 / 34] (Zygophyllaceae): Figura N° 4F. Este género presenta un clado bien apoyado con secuencias de ITS y *trnL* (Beier *et al.*, 2004) que incluye la especie presente en el Desierto de Atacama (*F. chilensis* Hook. & Arn.) y un conjunto de especies distribuidas en el SO norteamericano (Beier, 2005). De acuerdo con Beier (2005), *F. chilensis* extiende su distribución al Desierto Peruano.
- 21) *Fuchsia* L. [1 / 106\*] (Onagraceae): Figura N° 4B. Este género presenta una especie de distribución en el área sur del Desierto de Atacama (*F. lycioides* Andrews). El análisis filogenético de Berry *et al.* (2004) con marcadores nucleares y plastidiales muestra una relación hermana de esta especie con *Fuchsia* sect. *Quelusia* (Vand.) DC. (9 especies), de distribución disyunta en el centro y sur de Chile y en el sur de Brasil (Berry, 1989).
- 22) *Gypothamnium* Phil. [1 / 1] (Asteraceae): Figura N° 2G. Género monotípico y endémico del Desierto de Atacama. Se encuentra en un clado en el que las especies se distribuyen en los Andes tropicales y en el Chaco, así como también en el Desierto de Atacama, según estudio con cuatro marcadores moleculares (Luebert *et al.*, 2009), y marginalmente en el Desierto Peruano (Schwarzer *et al.*, 2010).
- 23) *Heliotropium* L. sect. *Cochranea* (Miers) Kuntze [17 / 17] (Heliotropiaceae). Este grupo monofilético es endémico del Desierto de Atacama con una especie también en el Desierto Peruano (Luebert & Wen, 2008). El grupo hermano se encuentra ampliamente distribuido en el Neotrópico, ausente en Chile central y sur, y presenta algunas especies en la región Indo-Pacífica (Luebert, 2010).
- 24) *Hoffmannseggia* Cav. [2 / 24\*] (Fabaceae): Figura N° 4G. Género con una especie endémica de los Desiertos de Atacama y Perú (*H. prostrata* Lag. ex DC.), cuya especie hermana (*H. miranda* Sandwith) se distribuye en el Desierto Peruano (Simpson & Ulibarri, 2006), relación bien apoyada en una filogenia basada en ITS, *trnL-trnF* y *rbcl* (Simpson *et al.*, 2005). Los datos de Simpson *et al.* (2004a) indican que *H. arequipensis* Ulibarri, también del Desierto Peruano (Simpson & Ulibarri, 2006), podría estar en este clado. *H.*

- glauca* (Ortega) Eifert también alcanza el Desierto de Atacama y presenta una distribución antitropical con presencia en Norteamérica, la región chaqueña y la Patagonia (Simpson & Ulibarri, 2006), y se incluye en un clado con especies de distribución en los Andes tropicales y mediterráneos, la región chaqueña y la Patagonia (Simpson *et al.*, 2005).
- 25) *Homalocarpus* Hook. & Arn. [3 / 6] (Apiaceae). Grupo monofilético (Nicolas & Plunkett, 2009) con tres especies en el Desierto de Atacama y el resto en Chile central (Mathias & Constance, 1965). Schwarzer *et al.* (2010) han citado recientemente la presencia de *Homalocarpus digitatus* (Phil.) Math. & Const. en el Desierto Peruano.
- 26) *Krameria* Loefl. [1 / 18] (Krameriaceae). Utilizando secuencias de ITS y morfología, Simpson *et al.* (2004b) identificaron la relación hermana entre la única especie de este género presente en el Desierto de Atacama (*K. cistoidea* Hook. & Arn.) y *K. lappacea* (Dombey) Burdet & B.B. Simpson. La primera se extiende también marginalmente a Chile central, mientras que la segunda tiene una distribución tropical andina con algunas localidades en el Desierto Peruano (Simpson, 1989a).
- 27) *Loasa* Adans. ser. *Macrospermae* Urb. & Gilg [1 / ~7] (Loasaceae): Figura N° 3F. Esta serie aparece bien apoyada como monofilética en el análisis de Weigend *et al.* (2004) con *trnL*. Una especie (*L. nitida* Desr.) ocurre en el Desierto de Atacama y en el Desierto Peruano (Grau & Bayer, 1994), mientras que el resto se concentra en Chile central y en los Andes mediterráneos, alcanzando marginalmente el sur de Chile (Grau, 1996).
- 28) *Lobelia* L. sect. *Tupa* (G. Don) Benth. [2 / 4] (Campanulaceae): Figura N° 3H. Grupo monofilético según una filogenia basada en el marcador plastidial *atpB-rbcL* (Knox *et al.*, 2008). Dos especies alcanzan el Desierto de Atacama, las que a su vez se distribuyen en Chile central, mientras que las otras dos especies se encuentran en Chile central, Juan Fernández, y el sur de Chile (Lammers, 2000).
- 29) *Malesherbia* Ruiz & Pav. sect. *Malesherbia* [3 / 13] (Malesherbiaceae): Figura N° 2I. Sobre la base de una filogenia con ITS, Gengler-Nowak (2003) apoya la monofilia de esta sección, en la que tres especies están presentes en el Desierto de Atacama y el resto se distribuye principalmente en los Andes tropicales, así como en el Desierto Peruano (Ricardi, 1967).
- 30) *Malesherbia* sect. *Parvistella* Gengler [1 / 1] (Malesherbiaceae). Clado compuesto por una sola especie (Gengler-Nowak, 2003) que se distribuye en el Desierto de Atacama y en Chile central (Ricardi, 1967).
- 31) *Mathewsia* Hook. & Arn. [5 / 10] (Brassicaceae): Figura N° 3G. Género aparentemente monofilético según estudio filogenético con ITS y *ndhF* (Warwick *et al.* 2009), con especies que se distribuyen en el Desierto de Atacama y principalmente en Chile central, aunque algunas alcanzan marginalmente el Desierto Peruano (Rollins, 1966).
- 32) *Monttea* Gay [1 / 3\*] (Plantaginaceae). La filogenia disponible para este género, basada en tres marcadores plastidiales (*trnL-trnF*, *rps16*, *matK-trnK*), solo incluye la especie atacameña (*M. chilensis* Gay, que se extiende marginalmente a Chile central), que es hermana con el género monotípico *Melosperma* Benth. (Albach *et al.*, 2005). Las afinidades entre las especies de *Monttea* y *Melosperma* son adicionalmente apoyadas por su inusual tipo de nectario y la presencia de elaióforos (Sérsic & Cocucci, 1999). *Melosperma* se distribuye en los Andes mediterráneos, mientras que el resto de las especies de *Monttea*, en la región chaqueña (Sérsic & Cocucci, 1999; Zuloaga *et al.*, 2008).
- 33) *Montiopsis* Kuntze subg. *Montiopsis* [3 / ~15] (Montiaceae): Figura N° 3I. De acuerdo con el análisis filogenético basado en ITS y *ycf3* (HersHKovitz, 2006), este subgénero es monofilético, con su centro de diversidad en los Andes mediterráneos y distribución marginal en los Andes tropicales y Chile central (Ford, 1993; HersHKovitz, 2006).
- 34) *Nasa* Weigend (*Nasa poissoniana*-group (Henning & Weigend, 2009)) [1 / 7]

- (Loasaceae): Figura N° 2H. Este grupo se individualiza como monofilético en el análisis de *trnL* de Weigend *et al.* (2004) y es consistentemente resuelto como monofilético en análisis posteriores con más marcadores moleculares (Tilo Henning, comunicación personal). Una especie (*N. urens* (Jacq.) Weigend) alcanza el Desierto de Atacama, mientras que el resto se distribuyen tanto en los Andes tropicales de Perú y Bolivia como en el Desierto Peruano (Henning & Weigend, 2009).
- 35) *Nolana* L. f. [49 / 89] (Solanaceae): Figura N° 2J. Este género está compuesto por alrededor de seis grandes clados (Tu *et al.*, 2008). Algunos de ellos son principalmente atacameños y otros tienen su distribución centrada en el Desierto Peruano, con incursiones en las Islas Galápagos y en los Andes tropicales; dos clados atacameños extienden marginalmente su distribución a Chile central, mientras que una especie (*N. paradoxa* Lindl., Clado 'LFY A') llega incluso al sur de Chile (Dillon *et al.*, 2009).
- 36) *Oxalis* L. sects. *Carnosae* Reiche y *Giganteae* Lourteig [12 / 14] (Oxalidaceae). Estas dos secciones forman un grupo monofilético de acuerdo con el análisis filogenético basado en *rbcL*, *trnT-trnF*, *psbA-trnH*, *trnS-trnG* e ITS, centrado en el Desierto de Atacama, y marginalmente en el Desierto Peruano y Chile central (Heibl *et al.*, unpubl.). Su grupo hermano, '*Oxalis tuberosa* alliance' (Heibl *et al.*, unpubl.), tiene su distribución centrada en los Andes tropicales y alcanza marginalmente también Centroamérica (Emshwiler, 2002).
- 37) *Oxyphyllum* Phil. [1 / 1] (Asteraceae). Género monotípico que, según análisis filogenéticos con cuatro marcadores moleculares, se relaciona con especies cuyo centro de distribución es Chile central (Luebert *et al.*, 2009), aunque también se extienden marginalmente en los Andes mediterráneos y tropicales (Crisci, 1974, 1976; Ricardi y Weldt, 1974).
- 38) *Oziro* Raf. [1 / 5] (Asparagaceae). Género probablemente monofilético (Pfosser & Speta, 1999), cuyas especies se distribuyen principalmente en los Andes tropicales, la región chaqueña, el Desierto Peruano y Chile central (Guaglianone y Arroyo-Leuenberger, 2002).
- 39) *Palaua* Cav. [4 / 15] (Malvaceae): Figura N° 2L. Este género ha sido confirmado como monofilético en un análisis con *psbA-trnH* e ITS (Huertas *et al.*, 2007). Las especies tienen su centro de distribución en el Desierto Peruano y cuatro alcanzan el Desierto de Atacama (Marticorena, 2005).
- 40) *Pasithea* D. Don [1 / 1] (Xanthorrhoeaceae). Este género monotípico es frecuente en Chile central y alcanza el Desierto de Atacama y también el Desierto Peruano. Análisis filogenéticos con cuatro marcadores plastidiales (*atpB*, *ndhF*, *rbcL*, *trnL-trnF*, Wurdack & Dorr, 2009) muestran que este género es hermano con un clado de distribución principalmente tropical Andina e Indo-Pacífica.
- 41) *Pintoa* Gay [1 / 1] (Zygophyllaceae). Género monotípico y endémico del Desierto de Atacama. Sobre la base de análisis filogenéticos con *rbcL* se ha sugerido que se encuentra en relación hermana con el género *Larrea* Cav. (Lia *et al.*, 2001). Este último posee una distribución disyunta principalmente en la región chaqueña y en Norteamérica, con algunas poblaciones en el Desierto Peruano, Chile central y la Patagonia (Hunziker *et al.*, 1972).
- 42) *Prosopis* L. ser. *Cavenicarpae* (Burkart) Burkart [1 / 2] (Fabaceae). Esta serie se compone de dos especies que forman un clado en el análisis filogenético con *matK-trnK*, *trnL-trnF*, *trnS-psbC*, *G3pdh* y *NIA* de Catalano *et al.* (2008). Una de las especies, *P. tamarugo* Phil., es endémica del Desierto de Atacama, mientras que la otra, *P. ferox* Griseb., se distribuye en los Andes del norte de Argentina y sur de Bolivia (Burkart, 1976).
- 43) *Puya* Molina ('yellow' *Puya* (Jabaily y Sytsma, 2010)) [3 / 3] (Bromeliaceae). Las especies de este grupo se distribuyen en el Desierto de Atacama y se extienden en su distribución a Chile central. Es un clado bien resuelto de acuerdo con la filogenia molecular basada en

- secuencias de *PHYC* (Jabaily & Sytsma, 2010). Es posible que estas especies estén también relacionadas con el grupo 'blue' *Puya* (filogenia basada en secuencias de *matK+trnS-trnG+rps16+PHYC*; Jabaily & Sytsma, 2010), pero eventos de hibridación y/o captura de cloroplasto parecen estar confundiendo las señales filogenéticas plastidiales y nucleares. En consecuencia el grupo 'blue' *Puya*, distribuido principalmente en Chile central, puede ser considerado como hermano de 'yellow' *Puya*.
- 44) *Schizanthus* Ruiz & Pav. [5 / 12] (Solana-ceae): Figura N° 3K. Este género, cuyas relaciones filogenéticas fueron estudiadas en el análisis filogenético con secuencias de ITS, *waxy* y *trnF/ndh* de Pérez *et al.* (2006) tiene cinco representantes en el Desierto de Atacama, mientras que el resto se distribuyen en los Andes mediterráneos y Chile central, alcanzando marginalmente el sur de Chile (Grau & Gronbach, 1984).
- 45) *Schizopetalon* Sims [7 / 10] (Brassica-ceae): Figura N° 3G. Grupo probablemente monofilético (según el análisis filogenético con ITS y *ndhF* de Warwick *et al.*, 2009), cuyas especies se encuentran principalmente en el Desierto de Atacama y se extienden a Chile central y a los Andes mediterráneos (Al-Shehbaz, 1989).
- 46) *Solanum* L. sect. *Lycopersicon* (Mill.) Wettst. [4 / 13] (Solanaceae): Figura N° 2K. Esta sección es un grupo monofilético con 4 especies presentes en el Desierto de Atacama; el resto se distribuye principalmente en el Desierto Peruano y los Andes tropicales de Perú y Ecuador, alcanzando las islas Galápagos (Spooner *et al.*, 2005; Peralta *et al.*, 2008).
- 47) *Solanum* L. sect. *Regmandra* Ugent ex D'Arcy [8 / 11] (Solanaceae). Grupo aparentemente monofilético, según análisis filogenético con *ndhF* (Bohs, 2005), y morfológicamente homogéneo (Bennett, 2008). Aparte de las especies presentes en el Desierto de Atacama, el grupo se extiende principalmente al Desierto Peruano y, marginalmente, a Chile central (Bennett, 2008).
- 48) *Suaeda* Forssk. ex J.F.Gmel. [2 / ~100\*] (Chenopodiaceae). Una de las especies presentes en el Desierto de Atacama (*S. foliosa* Moq.) fue resuelta en un análisis filogenético con *atpB-rbcL* y *psbB-psbH* como hermana con *S. divaricata* Moq. (Schütze *et al.*, 2003). *S. foliosa* extiende su distribución al Desierto Peruano (Teillier, 1996), mientras que *S. divaricata* se distribuye en la región chaqueña y, marginalmente, en la Patagonia (Tolaba, 2006; Zuloaga *et al.*, 2008).
- 49) *Tarasa* Phil. [4 / 30] (Malvaceae). Este género, de distribución principalmente tropical andina, parece ser polifilético (Tate & Simpson, 2003). Cuatro especies alcanzan marginalmente el Desierto de Atacama en su porción altitudinal superior (Marticorena, 2005). Ellas se relacionan, de acuerdo con un análisis filogenético basado en secuencias de ITS, *psbA-trnH*, *trnT-trnL* y *matK-trnK* (Tate & Simpson, 2003), con especies distribuidas en los Andes tropicales, y una de ellas (*T. operculata* (Cav.) Krapov.) se presenta en un clado aparte en relación hermana con *T. thyrsoidea* Krapov. del Desierto Peruano. Dos especies atacameñas (*T. congestiflora* (I.M. Johnst.) Krapov. y *T. pediculata* Krapov.) aparecen relacionadas con el género *Nototriche* Turcz., también de distribución tropical andina, en la filogenia plastidial, lo que podría indicar flujo génico entre *Tarasa* y *Nototriche* en el sur de Perú (Tate & Simpson, 2003).
- 50) *Tiquilia* Pers. subg. *Tiquilia* [5 / 19] (Ehretiaceae): Figura N° 4H. Subgénero monofilético basado en análisis filogenético con secuencias de *matK*, *ndhF*, *rps16*, ITS, y *waxy* (Moore *et al.*, 2006). Las especies presentes en el Desierto de Atacama forman clados que se extienden hasta el Desierto Peruano, las que a su vez presentan un patrón de disyunción con Norteamérica y las islas Galápagos (Richardson, 1977; Moore *et al.*, 2006).
- 51) *Tecophilaea* Bertero ex Colla [1 / 2\*] (Tecophilaeaceae): Figura N° 3D. Género aparentemente polifilético (Brummitt *et al.*, 1998), en el que la especie presente en el Desierto de Atacama (*T. violiflora* Bertero ex Colla) tiene su centro de dis-

tribución en Chile central, al igual que los taxa relacionados con ella (Zuloaga *et al.*, 2008).

- 52) *Tropaeolum* L. sect. *Chilensia* Sparre (excl. *Tropaeolum speciosum* Poepp. & Endl., incl. *Magallana* Cav. (Andersson & Andersson, 2000; Hershkovitz *et al.*, 2006b) [6 / 22] (Tropaeolaceae): Figura N° 3J. Hershkovitz *et al.* (2006b) aportan evidencia molecular con secuencias de ITS para la monofilia y relaciones filogenéticas en esta sección. Siete especies se encuentran en el Desierto de Atacama, mientras que las especies relacionadas se distribuyen principalmente en Chile central y los Andes mediterráneos y se extienden marginalmente a la Patagonia y el sur de Chile (Sparre & Andersson, 1991).
- 53) *Zephyra* D. Don [2 / 2\*] (Tecophilaeaceae): Figura N° 3D. Este género, endémico del Desierto de Atacama (Zuloaga *et al.*, 2008), parece estar relacionado, sobre la base de una filogenia de rbcL (Brummitt *et al.*, 1998), con otros géneros que extienden su distribución a Chile central.

Numerosos estudios filogenéticos que incluyen representantes vegetales del Desierto de Atacama fueron consultados, pero no incluidos en la presente revisión, ya sea por ser muy incompletos o por falta de resolución filogenética. Estudios incompletos incluyen los tratamientos sobre representantes de la familia Cactaceae *Browningia* Britton & Rose, *Copiapoa* Britton & Rose y *Eulychnia* Phil. (Nyffeler, 2002; Ritz *et al.*, 2007), *Bridgesia* Bertero ex Cambess. (Sapindaceae) (Buerki *et al.*, 2009), *Skytanthus* Meyen (Apocynaceae) (Potgieter & Albert, 2001), *Sicyos* L. (Cucurbitaceae) (Kocyan *et al.*, 2007) y *Bakerolimon* Lincz. (Plumbaginaceae) (Lledó *et al.*, 2005). Estudios en los que falta resolución filogenética incluyen los géneros *Alstroemeria* L. (Alstroemeriaceae) (Aagesen & Sanso, 2003), *Cordia* L. (Cordiaceae) (Gottschling *et al.*, 2005), *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) (Steinmann & Porter, 2002), *Huidobria* Gay (Loasaceae) (Hufford *et al.*, 2003; Weigend *et al.*, 2004), *Phrodus* Miers (Solanaceae) (Levin & Miller, 2005), *Sisymbrium* L. s.l. y *Sibara* O.E. Schulz (Warwick *et al.*, 2002, 2009; Al Shehbaz, 2010; Couvreur *et al.*, 2010).

## Elementos florísticos y posibles orígenes de la flora del Desierto de Atacama

En el Cuadro N° 1 se han agrupado los taxones de acuerdo con patrones de relaciones biogeográficas definidos por las áreas de distribución principal de los linajes relacionados con los presentes en el Desierto de Atacama. Cuatro patrones de distribución de taxa relacionados fueron identificados: Relaciones tropicales (Figura N° 2), Relaciones mediterráneas (Figura N° 3), Disyunciones transandinas (Figura N° 4A-C) y Disyunciones antitropicales (Figura N° 4D-H). Estos patrones son una generalización arbitraria, pero pueden resultar de utilidad para orientar la discusión sobre su significado en términos de la historia y los orígenes de la flora del Desierto de Atacama, y relacionarlos con lo que otros autores han escrito sobre el tema, expuesto en la sección anterior.

Los cuatro patrones identificados podrán ser considerados como elementos florísticos del Desierto de Atacama: (i) elemento neotropical, (ii) elemento chileno central, (iii) elemento transandino y (iv) elemento antitropical, respectivamente. Es claro, sin embargo, que tales elementos no son excluyentes y en su heterogeneidad se sobreponen unos con otros. Las relaciones biogeográficas propuestas por los diferentes autores (véase sección "Relaciones biogeográficas") se ven reflejadas en estos elementos florísticos. Afinidades con el Desierto Peruano correspondientes al elemento neotropical; relaciones fitogeográficas con la región chaqueña en el elemento transandino; relaciones biogeográficas con Norteamérica en el elemento antitropical (previamente mencionadas por Rundel *et al.*, 1991). Sorpresivamente, el elemento chileno central ha sido poco enfatizado en la literatura, aunque resulta obvio dada la adyacencia entre Chile central y los Andes mediterráneos, y el Desierto de Atacama. Más aún, los resultados confirman lo planteado por Katinas *et al.* (1999) y Morrone (2004, 2006) sobre el carácter biogeográfico mixto en que se encuentra esta área.

En el contexto del elemento neotropical, la presencia de linajes relacionados tanto en el Desierto de Atacama como en el Desierto

Peruano resulta intuitivamente natural, dada la contigüidad de ambos territorios. Sin embargo, la existencia de una discontinuidad florística a la latitud del límite administrativo entre Chile y Perú (Rundel *et al.*, 1991; Galán de Mera *et al.*, 1997; Dillon, 2005; Pinto y Luebert, 2009) parece estar en contradicción con lo anterior. Dicha discontinuidad ha sido, no obstante, planteada solo para floras costeras. En efecto, esta discontinuidad parece deberse al gradiente de aridez que se observa en la costa del norte de Chile y Perú, que alcanza su máximo hacia el límite chileno-peruano, tanto en términos de precipitaciones (Galán de Mera *et al.*, 1997; Luebert y Pliscoff, 2006) como de neblinas costeras (Cereceda & Schemenauer, 1991) y de situaciones de relieve favorables para la condensación de las masas de aire provenientes del océano (Paskoff, 1979).

Es interesante notar algunos patrones asociados con el elemento neotropical, como es la presencia conjunta de varios linajes tanto en los Desiertos de Atacama y Perú como en los Andes tropicales (Cuadro N° 1). Esto podría ser una indicación de que las conexiones entre ambos desiertos podrían haberse producido a través de las faldas occidentales de los Andes, tal como ha sido planteado por varios autores (Moreno *et al.*, 1994; Gengler-Nowak, 2002; Luebert *et al.*, 2009; Pinto y Luebert, 2009). Diferentes líneas de evidencia apoyan esta hipótesis. En primer lugar, las faldas occidentales de la Cordillera de los Andes reciben más humedad que la costa debido al debilitamiento de la influencia de la corriente de Humboldt, y a las lluvias de verano generadas en la cuenca amazónica y de tormentas convectivas que se originan en los Andes tropicales (Garreaud, 2009) que ocasionalmente alcanzan la vertiente occidental y generan por lo tanto una tendencia de aumento de precipitaciones con la elevación en el norte de Chile (Houston & Hartley, 2003). Estas condiciones de mayor humedad podrían estar favoreciendo permanentemente la ocurrencia de intercambios florísticos norte-sur a lo largo de las faldas occidentales andinas. Es posible que tales condiciones se hayan mantenido al menos desde el Plioceno, cuando el efecto de la corriente de Humboldt se intensificó (Ibaraki, 1997), probablemente en conexión con el alzamiento de los Andes (Sepulchre *et al.*, 2009), que habría alcanzado una elevación

cercana a la actual en ese mismo periodo (Garzzone *et al.*, 2008). En segundo lugar, dataciones moleculares de linajes que presentan este patrón de distribución coinciden en un origen y diversificación Pliocénica (Gengler-Nowak, 2002; Moore & Jansen, 2006; Luebert & Wen, 2008). En tercer lugar, evidencia florística reciente indica la presencia de varias especies de distribución subandina en el norte de Chile (*i.e.*, en la Precordillera) que también alcanzan la Precordillera del sur de Perú (por ejemplo, *Aphyllocladus Édenticulatus* Cabrera (Asteraceae), *Reyesia juniperoides* (Werderm.) D'Arcy (Solanaceae), *Tiquilia tacnensis* A.T. Richardson (Ehretiaceae), Schwarzer *et al.*, 2010), datos que se han hecho disponibles solo en los últimos años, probablemente debido a una intensificación de las recolecciones botánicas en dicha área.

La presencia de linajes compartidos entre el Desierto de Atacama y los Andes tropicales, sin presencia en otras áreas (Cuadro N° 1) también da cuenta de posibles conexiones andinas. La colonización de ambientes costeros desde los Andes parece ser un proceso relativamente simple, por ejemplo, a través de acarreo o aluviones que podrían transportar propágulos. El proceso contrario, es decir, la colonización de ambientes andinos desde la costa, podría resultar más complejo. Por una parte, transporte pasivo de propágulos desde la costa hacia los Andes podría ocurrir a través de vientos ascendentes. La ocurrencia diaria de vientos ascendentes ha sido reportada para los valles del centro y norte de Chile (Kalthoff *et al.*, 2002; Rutllant *et al.*, 2003; Houston, 2006) y norte de Perú (Howell, 1953). Por otra parte, debido a las condiciones actuales de aridez entre la costa y los Andes, la Pampa Desértica podría constituir una barrera para movimientos desde la costa hacia los Andes. Dichas condiciones de aridez en la Pampa Desértica parecen no haber cambiado al menos durante los últimos 3.000 años (Holmgren *et al.*, 2008). El transporte de propágulos en ambas direcciones también podría ser efectuado por animales nativos (guanacos) o introducidos (cabras). Varios estudios filogenéticos muestran conexiones directas Andes-Costa entre linajes estrechamente relacionados en el norte de Chile (Gengler-Nowak, 2002; Luebert & Wen, 2008; Luebert *et al.*, 2009; Tu *et al.*, 2008), pero ellos no explican la existencia de espe-

cies relacionadas en la costa del Desierto de Atacama y los Andes tropicales separadas por varios cientos de kilómetros (por ejemplo, *Cleome*, *Croton*). Una hipótesis para explicar la distribución de estos linajes podría ser continuidad en el rango geográfico y posterior extinción en los Andes tropicales del sur o, como ha sido planteado por otros autores (Schwarzer *et al.*, 2010), dispersión a larga distancia.

Algunos linajes del elemento neotropical se distribuyen continuamente en el Desierto de Atacama, los Andes tropicales, la región chaqueña y en algunos casos también otras áreas de Sudamérica. Si bien este tipo de distribución no puede ser encasillado como una disyunción transandina, las posibles causas de tales distribuciones podrían responder a factores similares. Asimismo varios linajes de distribución esencialmente neotropical alcanzan Norteamérica, con distribución también en Mesoamérica y/o el Caribe. Este tipo de distribución podría dar luces para explicar las disyunciones antitropicales. Ambos patrones se discuten más adelante.

El elemento chileno central es quizás el más simple de explicar, aunque también el menos mencionado en la literatura. Estudios palinológicos (por ejemplo Villagrán & Varela, 1990; Villa-Martínez y Villagrán, 1997) han detectado fases secas durante el Holoceno de Chile central, que parecen estar relacionadas con la expansión de linajes desde el área del Desierto de Atacama hacia el sur. Intercambios florísticos norte-sur, tanto a lo largo de la costa como en las faldas de las cordilleras andina y costera, parecen ser posibles dada la inexistencia de grandes barreras para tales intercambios. Como es esperable, la mayoría de los componentes atacameños del elemento chileno central tienden a distribuirse en la zona sur del Desierto de Atacama y en algunos casos alcanzan marginalmente los Andes tropicales y el Desierto Peruano (Cuadro N° 1). Muchos de estos linajes podrían haberse originado en los ambientes más áridos de Chile central y haberse dispersado hacia las áreas más húmedas del Desierto de Atacama desde ahí, ya sea a través de la costa o a través de los Andes. La presencia de muchos linajes chileno centrales en los Andes hace pensar que migraciones a lo largo de las faldas andinas, con colonización posterior de

ambientes costeros podrían haberse producido de una manera similar a lo ya mencionado para los Andes tropicales. En el análisis de Urtubey *et al.* (2010), sobre la base de filogenias de géneros de Asteraceae, el Desierto de Atacama aparece relacionado con Chile central, los Andes mediterráneos, la Patagonia, el sur de Chile y la provincia del Monte de la región chaqueña. Algunos linajes del elemento chileno central aquí analizados coinciden con ese patrón (véase Cuadro N° 1), pero es necesario señalar que no es el único.

Los linajes del elemento disyunto transandino están generalmente distribuidos en las zonas áridas y semiáridas a ambos lados de los Andes. La explicación más parsimoniosa para esta distribución parece ser la vicarianza andina, es decir, la formación de las disyunciones se produce a través del alzamiento andino, que generaría una barrera para la dispersión, promoviendo la diferenciación de especies en ambas vertientes. Roig-Juñent *et al.* (2006) plantean esta hipótesis para la fauna de artrópodos en las zonas áridas de Sudamérica. La cronología del alzamiento andino es actualmente materia de controversia (compárese por ejemplo, Garzzone *et al.*, 2008; Ehlers & Poulsen, 2009), pero parece haber acuerdo en que la elevación actual se habría alcanzado hacia finales del Mioceno o comienzos del Plioceno. No existen dataciones moleculares para los linajes estudiados, pero otros trabajos en linajes distribuidos de manera disjunta a ambos lados de los Andes (por ejemplo, *Drimys* J. R. Forst. & G. Forst) estiman el origen de la disyunción hacia el Mioceno medio o tardío (Marquínez *et al.*, 2009). Los linajes distribuidos en el Desierto de Atacama, el Chaco y los Andes tropicales y/o mediterráneos podrían ser explicados de la misma manera y afirmar que las áreas andinas fueron colonizadas con posterioridad a la vicarianza desde las áreas basales de uno o ambos lados de la cordillera. Dispersión a larga distancia para estos últimos casos, vía corredores transandinos, no podría ser descartada a priori.

Finalmente, las disyunciones antitropicales constituyen el patrón más difícil de explicar a primera vista por la gran cantidad de kilómetros que separan Norte y Sudamérica. Linajes continuamente distribuidos en el Neotrópico y en Norteamérica (*i.e.*, con pre-

sencia continua en Mesoamérica) entregan evidencia de las posibilidades de intercambios florísticos entre ambos subcontinentes vía Mesoamérica. Dichos intercambios han sido ampliamente documentados vía Istmo de Panamá (Morley, 2003, y referencias ahí citadas), que habría estado disponible desde el Plioceno medio (Marshall *et al.*, 1979). Islas de hábitats áridos en América Central y el noroeste de Sudamérica podrían haber sido usadas por plantas de ambientes desérticos para la dispersión vía "stepping-stone" (Solbrig, 1972). Extinciones posteriores en Mesoamérica podrían explicar el patrón disyunto que se observa hoy. Varios autores (por ejemplo, Raven, 1963; Hunziker, 1975; Dillon, 1984; Simpson *et al.*, 2005; Moore *et al.*, 2006) han sugerido dispersión a larga distancia para explicar este patrón de distribución. El transporte de propágulos por aves ha sido sugerido como un probable medio de dispersión a larga distancia entre Norte y Sudamérica (Cruden, 1966). Sin embargo, Solbrig (1972) argumenta que las aves no son muy probables medios de dispersión de plantas entre ambientes desérticos, porque no hay aves migratorias de desiertos, y se debería asumir que ellas usan el centro o la periferia de zonas desérticas como puntos de parada.

La presente revisión pretende constituir un avance en la sistematización del conocimiento sobre el origen de la flora del Desierto de Atacama. Parece natural que el próximo paso en esta dirección sea la integración de este conocimiento a través de metodologías de análisis biogeográfico más formales (por ejemplo, análisis de compatibilidad de cladogramas de áreas, análisis de tasas de diversificación de linajes) que permitan mejorar nuestra comprensión de la evolución biogeográfica del Desierto de Atacama. Sin embargo, falta aún mucha información básica. Bastantes áreas críticas carecen de inventarios detallados de flora (por ejemplo el área limítrofe sur del Desierto de Atacama, la Precordillera de la Región de Atacama, el área costera de la Provincia de Huasco), que permitan evaluar los límites y las transiciones florísticas tanto dentro del Desierto de Atacama como con sus áreas vecinas. Muchos grupos no cuentan con estudios filogenéticos o ellos son aún incompletos o carecen de resolución al nivel de especies o comple-

jos supraespecíficos, entre ellos, grupos de gran diversidad en el Desierto de Atacama, como *Atriplex* L. (Amaranthaceae), *Copiapoa* (Cactaceae), *Cristaria* Cav. (Malvaceae), *Cryptantha* Lehm. ex G. Don (Boraginaceae), *Cruckshanksia* Hook. & Arn. (Rubiaceae), *Haageocereus* Backeb. (Cactaceae), *Lycium* L. (Solanaceae), *Spergularia* (Pers.) J. Presl & C. Presl (Caryophyllaceae), *Tillandsia* L. (Bromeliaceae), *Viola* L. (Violaceae), entre otros. Si se pretenden avances reales en la biogeografía histórica del Desierto de Atacama, estos aspectos requieren ser abordados.

## Agradecimientos

Agradezco al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por el apoyo financiero, al Prof. Dr. Hartmut H. Hilger por las facilidades otorgadas para trabajar en su grupo de investigación en la Freie Universität Berlin, y a Andrés Moreira-Muñoz por la invitación a publicar este trabajo. Christoph Heibl (Munich) y Tilo Henning (Berlín) aportaron información no publicada sobre *Oxalis* y *Nasa*, respectivamente. Mi gratitud a Suzanne Warwick, Anne Bruneau y Catarina Rydin por su gentileza en el envío de referencias, y a Maximilian Weigend y Markus Ackermann por compartir referencias e información. Agradecimientos especiales a Michael Dillon, Patricio Pliscoff y Nicolás García por su ayuda y por la revisión crítica del manuscrito.

## Referencias bibliográficas

- AAGESEN, L. & SANZO, A. M. The phylogeny of the Alstroemeriaceae, based on morphology, rps16 intron, and rbcL sequence data. *Systematic Botany*, 2003, vol. 28, N° 1, p. 47-69.
- AHUMADA, L. Z. Revisión de las Aristolochiaceae argentinas. *Opera Lilloana*, 1967, vol. 16, p. 1-145.
- AHUMADA, L. Z. Aristolochiáceas. En: REITZ, R. P. (ed.). *Flora Illustrada Catarinense*, vol. 1. Santa Catarina: Itajaí, 1975, p. 1-55.
- AL-SHEHBAZ, I. A. Systematics and phylogeny of *Schizopetalon* (Brassicaceae). *Harvard Papers in Botany*, 1989, vol. 1, p. 10-46.

AL-SHEHBAZ, I.A. A synopsis of the genus *Sibara* (Brassicaceae). *Harvard Papers in Botany*, 2010, vol. 15, N°1, p. 139-147.

ALBACH, D. C.; MEUDT, H. M. & OXELMAN, B. Piecing together the 'new' Plantaginaceae. *American Journal of Botany*, 2005, vol. 92, N° 2, p. 297-315.

ALZATE, F.; MORT, M. E. & RAMÍREZ, M. Phylogenetic analyses of *Bomarea* (Alstroemeriaceae) based on combined analyses of nrDNA ITS, psbA-trnh, rpoB-trnC and matK sequences. *Taxon*, 2008, vol. 57, p. 853-862.

AMIGO, J. & RAMÍREZ, C. A bioclimatic classification of Chile: woodland communities in the temperate zone. *Plant Ecology*, 1998, vol. 136, N° 1, p. 9-26.

ANDERSSON, L. & ANDERSSON, S. A molecular phylogeny of Tropaeolaceae and its systematic implications. *Taxon*, 2000, vol. 49, N° 4, p. 721-736.

ARMESTO, J. & VIDIELLA, P. E. Plant life-forms and biogeographic relations of the flora of Lagunillas (30°S) in the fog-free Pacific coastal desert. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1993, vol. 80, p. 499-511.

ARROYO, M. T. K.; SQUEO, F. A.; ARMESTO, J. J. & VILLAGRÁN, C. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: Results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1988, vol. 75, N° 1, p. 55-78.

BEIER, B. A. A revision of the desert shrub *Fagonia* (Zygophyllaceae). *Systematics and Biodiversity*, 2005, vol. 3, N° 3, p. 221-263.

BEIER, B.A.; NYLANDER, J. A. A.; CHASE, M. W. & THULIN, M. Phylogenetic relationships and biogeography of the desert plant genus *Fagonia* (Zygophyllaceae), inferred by parsimony and Bayesian model averaging. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004, vol. 33, N° 1, p. 91-108.

BENNETT, J. R. Revision of *Solanum* section *Regmandra* (Solanaceae). *Edinburgh Journal of Botany*, 2008, vol. 65, N° 1, p. 69-112.

BERRY, P. E. A systematic revision of *Fuchsia* sect. *Quelusia* (Onagraceae). *Annals*

*of the Missouri Botanical Garden*, 1989, vol. 76, N° 2, p. 532-584.

BERRY, P. E.; HAHN, W. J.; SYTSMA, K. J.; HALL, J. C. & MAST, A. Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany*, 2004, vol. 91, N° 4, p. 601-614.

BERRY, P. E.; HIPPI, A. L.; WURDACK, K. J.; VAN EE, B. & RIINA, R. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonaeae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and trnL-trnF DNA sequence data. *American Journal of Botany*, 2005, vol. 92, N° 9, p. 1520-1534.

BOHS, L. Major clades in *Solanum* based on ndhF sequence data. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 2005, vol. 104, p. 27-49.

BÖRGEL, R. The coastal Desert of Chile. In: AMIRAN, D. y WILSON, A. (eds.), *Coastal deserts. Their natural and human environments*. Tucson: The University of Arizona Press, 1973, p. 111-114.

BRAKO, L. & ZARUCCHI, J. L. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 1993, vol. 45, p. 1-1286.

BROWN, J. H. S. & LOMOLINO, M. V. *Biogeography*. Massachusetts: Sinauer Associates, 1998.

BRUMMITT, R. K.; BANKS, H.; JOHNSON, M. A. T.; DOCHERTY, K. A.; JONES, K.; CHASE, M. W. & RUDALL, P. J. Taxonomy of Cyanastroideae (Tecophilaeaceae): A multidisciplinary approach. *Kew Bulletin*, 1998, vol. 53, N° 4, p. 769-803.

BRUNEAU, A.; MERCURE, M.; LEWIS, G. P. & HERENDEEN, P. S. Phylogenetic patterns and diversification in the caesalpinoid legumes. *Botany*, 2008, vol. 86, N° 7, p. 697-718.

BUERKI, S.; FOREST, F.; ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P.; CALLMANDER, M. W.; NYLANDER, J. A. A.; HARRINGTON, M.; SANMARTÍN, I.; KÜPFER, P. & ÁLVAREZ,

N. Plastid and nuclear DNA markers reveal intricate relationships at subfamilial and tribal levels in the soapberry family (Sapindaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, vol. 51, N° 2, p. 238-258.

BURKART, A. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum*, 1976, vol. 57, N°3-4, p. 219-249, 450-525.

CATALANO, S. A.; VILARDI, J. C.; TOSTO, D. & SAIDMAN, B. O. Molecular phylogeny and diversification history of *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2008, vol. 93, N° 3, p. 621-640.

CERECEDA, P. & SCHEMENAUER, R. The occurrence of fog in Chile. *Journal of Applied Meteorology*, 1991, vol. 30, p. 1097-1105.

COMAS, C. I.; CONFALONIERI, V. A. & HUNZIKER, J. H. The genus *Bulnesia* revisited: A cladistic analysis of seed protein data. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1998, vol. 26, N° 6, p. 611-618.

COUVREUR, T. L. P.; FRANZKE, A.; AL-SHEHBAZ, I. A.; BAKKER, F. T.; KOCH, M. A. & MUMMENHOFF, K. Molecular phylogenetics, temporal diversification, and principles of evolution in the Mustard Family (Brassicaceae). *Molecular Biology and Evolution*, 2010, vol. 27, N° 1, p. 55-71.

COX, C. B. & MOORE, P. D. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Science, 2000.

CRAW, R. C.; GREHAN, J. R. & HEADS, M. J. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford: Oxford University Press, 1999.

CRISCI, J. V. Revision of the genus *Moscharia* (Compositae, Mutisieae) and a reinterpretation of its inflorescence. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 1974, vol. 205, p. 163-173.

CRISCI, J. V. Revisión del género *Leucheria* (Compositae: Mutisieae). *Darwiniana*, 1976, vol. 20, p. 9-126.

CRISCI, J. V.; KATINAS, L. y POSADAS, P. *Historical biogeography: an introduction*. Cambridge: Harvard University Press, 2003.

CROIZAT, L. *Manual of phytogeography, or an account of plant-dispersal throughout the world*. The Hague: Dr. W. Junk, 1952.

CRUDEN, R. W. Birds as agents of long-distance dispersal for disjunct plant groups of the temperate western hemisphere. *Evolution*, 1966, vol. 20, N° 4, p. 517-532.

DAVIES, A. M. R. *A systematic revision of Chaetanthera Ruiz & Pav., and the reinstatement of Oriastrum Poepp. & Endl. (Asteraceae: Mutisieae)*. Munich: Doktorarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität, 2010.

DI CASTRI, F. y HAJEK, E. *Bioclimatología de Chile*. Santiago: Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile, 1975.

DILLON, M. O. A systematic study of *Flourensia* (Asteraceae, Heliantheae). *Fieldiana, Botany, New Series*, 1984, vol. 16, p. 1-67.

DILLON, M. O. The Solanaceae of the lomas formations of coastal Peru and Chile. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 2005, vol. 104, p. 131-155.

DILLON, M. O. & HOFFMANN, A. E. Lomas formations of the Atacama Desert, northern Chile. In: DAVIS, S.; HEYWOOD, V.; HERRERA-MACBRYDE, O.; VILLA-LOBOS, J. & HAMILTON, A. (eds.). *Centres of plant diversity, a guide and strategy for their conservation*, vol. 3: The Americas. Cambridge: IUCN Publications Unit, 1997, p. 528-535.

DILLON, M. O.; TU, T. Y.; XIE, L.; QUIPUSCOA-SILVESTRE, V. & WEN, J. Biogeographic diversification in *Nolana* (Solanaceae), a ubiquitous member of the Atacama and Peruvian deserts along the western coast of South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 2009, vol. 47, N° 5, p. 457-476.

EHLERS, T. A. & POULSEN, C. J. Influence of Andean uplift on climate and

paleoaltimetry estimates. *Earth and Planetary Science Letters*, 2009, vol. 281, N°3-4, p. 238-248.

EMSHWILLER, E. Biogeography of the *Oxalis tuberosa* alliance. *Botanical Review*, 2002, vol. 68, N° 1, p. 128-152.

FEHLBERG, S.D. & RANKER, T.A. Phylogeny and biogeography of *Encelia* (Asteraceae) in the Sonoran and Peninsular Deserts based on multiple DNA sequences. *Systematic Botany*, 2007, vol. 32, N° 3, p. 692-699.

FORD, D. New combinations in *Montiopsis* Kuntze (Portulacaceae). *Phytologia*, 1993, vol. 74, N° 4, p. 273-278.

GAJARDO, R. *La Vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica*. Santiago: Editorial Universitaria, 1994.

GALÁN DE MERA, A.; VICENTE ORELLANA, J. & LUCAS GARCÍA, J. Phytogeographical sectoring of the peruvian coast. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1997, vol. 6, p. 349-367.

GARREAUD, R. D. The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, 2009, vol. 22, p. 3-11.

GARZIONE, C. N.; HOKE, G. D.; LIBARKIN, J. C.; WITHERS, S.; MACFADDEN, B.; EILER, J.; GHOSH, P. & MULCH, A. Rise of the Andes. *Science*, 2008, vol. 320, N° 5881, p. 1304-1307.

GENGLER-NOWAK, K. M. Reconstruction of the biogeographical history of Malesherbiaceae. *Botanical Review*, 2002, vol. 68, N° 1, p. 171-188.

GENGLER-NOWAK, K. M. Molecular phylogeny and taxonomy of Malesherbiaceae. *Systematic Botany*, 2003, vol. 28, N° 2, p. 333-344.

GIBSON, D. Flora of Peru: Polemoniaceae. *Field Museum of Natural History Botanical Series*, 1967, vol. 13, N° 5A, 2, p. 112-131.

GOTTSCHLING, M.; MILLER, J. S.;

WEIGEND, M. & HILGER, H. H. Congruence of a phylogeny of Cordiaceae (Boraginales) inferred from ITS1 sequence data with morphology, ecology, and biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2005, vol. 92, N° 3, p. 425-437.

GRAU, J. Andine Permutationen über drei nahe verwandte *Loasa*-Arten Zentralchiles. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien Serie B*, 1996, vol. 98, p. 463-476.

GRAU, J. & BAYER, E. *Loasa nitida* Desr. neu für Chile. *Sendtnera*, 1994, vol. 2, p. 431-439.

GRAU, J. & GRONBACH, E. Untersuchungen zur Variabilität in der Gattung *Schizanthus* (Solanaceae). *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München*, 1984, vol. 20, p. 111-203.

GRUENSTAEUDL, M.; URTUBEY, E.; JANSEN, R. K.; SAMUEL, R.; BARFUSS, M. H. J. & STUESSY, T. F. Phylogeny of Barnadesioideae (Asteraceae) inferred from DNA sequence data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, vol. 51, N° 3, p. 572-587.

GUAGLIANONE, E. R. & ARROYO-LEUENBERGER, S. The South American genus *Oziro* (Hyacinthaceae-Oziroëoideae). *Darwiniana*, 2002, vol. 40, N° 1-4, p. 61-76.

HEIBL, C.; BAHNWEG, G. & RENNER, S. Arid-adapted *Oxalis* diversity predates environmental heterogeneity in the South American southern cone. *Systematic Biology*, unpubl. mscr.

HENNIG, W. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950.

HENNING, T. & WEIGEND, M. Systematics of the *Nasa poissoniana* group (Loasaceae) from Andean South America. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, vol. 161, N° 3, p. 278-301.

HERSHKOVITZ, M. A. Taxonomic notes on *Cistanthe*, *Calandrinia*, and *Talinum* (Portulacaceae). *Phytologia*, 1991, vol. 70, N° 3, p. 209-225.

HERSHKOVITZ, M. A. Ribosomal and chloroplast DNA evidence for diversification of Western American Portulacaceae in the Andean region. *Gayana Botánica*, 2006, vol. 63, N° 1, p. 13-74.

HERSHKOVITZ, M. A.; ARROYO, M. T. K.; BELL, C. & HINOJOSA, L. F. Phylogeny of *Chaetanthera* (Asteraceae: Mutisieae) reveals both ancient and recent origins of the high elevation lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006a, vol. 41, N° 3, p. 594-605.

HERSHKOVITZ, M. A.; HERNÁNDEZ-PELLICER, C. C. & ARROYO, M. T. K. Ribosomal DNA evidence for the diversification of *Tropaeolum* sect. *Chilensia* (Tropaeolaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2006b, vol. 260, N° 1, p. 1-24.

HOLMGREN, C. A.; ROSELLO, E.; LATORRE, C. & BETANCOURT, J. L. Late-Holocene fossil rodent middens from the Arica region of northernmost Chile. *Journal of Arid Environments*, 2008, vol. 72, N° 5, p. 677-686.

HOUSTON, J. The great Atacama flood of 2001 and its implications for Andean hydrology. *Hydrological Processes*, 2006, vol. 20, N° 3, p. 591-610.

HOUSTON, J. & HARTLEY, A. J. The central Andean west-slope rainshadow and its potential contribution to the origin of hyper-aridity in the Atacama Desert. *International Journal of Climatology*, 2003, vol. 23, N° 12, p. 1453-1464.

HOVENKAMP, P. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics*, 1997, vol. 13, N° 1-2, p. 67-79.

HOWELL, W. Local weather of the Chicama Valley (Peru). *Theoretical and Applied Climatology*, 1953, vol. 5, N° 1, p. 41-51.

HUERTAS, M. L.; SCHNEIDER, J. V. & ZIZKA, G. Phylogenetic analysis of *Palaua* (Malveae, Malvaceae) based on plastid and nuclear sequences. *Systematic Botany*, 2007, vol. 32, N° 1, p. 157-165.

HUFFORD, L.; MCMAHON, M. M.; SHERWOOD, A. M.; REEVES, G. & CHASE, M. W. The major clades of Loasaceae: phylogenetic analysis using the plastid matK and trnL-trnF regions. *American Journal of Botany*, 2003, vol. 90, N° 8, p. 1215-1228.

HUNZIKER, J. H. On the geographical origin of *Larrea divaricata* (Zygophyllaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1975, vol. 62, N° 2, 497-500.

HUNZIKER, J. H. 7a. Ephedraceae. En: CONICET. *Flora Fanerogámica Argentina*, vol. 4. Córdoba: PROFLOTA (CONICET), 1995, p. 15-23.

HUNZIKER, J. H.; PALACIOS, R. A.; VALESI, A. G. D. & POGGIO, L. Species disjunctions in *Larrea*: Evidence from morphology, cytogenetics, phenolic compounds, and seed albumins. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1972, vol. 59, N° 2, p. 224-233.

IBARAKI, M. Closing of the central American seaway and neogene coastal upwelling along the pacific coast of South America. *Tectonophysics*, 1997, vol. 281, N° 1-2, p. 99-104.

ICKERT-BOND, S. M.; RYDIN, C. & RENNER, S. S. A fossil-calibrated relaxed clock for *Ephedra* indicates an Oligocene age for the divergence of Asian and New World clades and Miocene dispersal into South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 2009, vol. 47, N° 5, p. 444-456.

INDA, L.; TORRECILLA, P.; CATALÁN, P. & RUIZ-ZAPATA, T. Phylogeny of *Cleome* L. and its close relatives *Podandrogynne* Ducke and *Polanisia* Raf. (Cleomoideae, Cleomaceae) based on analysis of nuclear ITS sequences and morphology. *Plant Systematics and Evolution*, 2008, vol. 274, N° 1, p. 111-126.

JABAILY, R. S. & SYTSMA, K. J. Phylogenetics of *Puya* (Bromeliaceae): Placement, major lineages, and evolution of Chilean species. *American Journal of Botany*, 2010, vol. 97, N° 2, p. 337-356.

JOHNSTON, I. M. Papers on the flora of northern Chile. *Contributions from the Gray*

*Herbarium of Harvard University*, 1929, vol. 85, p. 1-172.

KALTHOFF, N.; BISCHOFF-GAUSS, I.; FIEBIG-WITTMACK, M.; FIEDLER, F.; THÜRAUF, J.; NOVOA, E.; PIZARRO, C.; CASTILLO, R.; GALLARDO, L.; RONDANELLI, R. & KOHLER, M. Mesoscale wind regimes in Chile at 30°S. *Journal of Applied Meteorology*, 2002, vol. 41, N° 9, 953-970.

KATINAS, L. & CRISCI, J. V. Cladistic and biogeographic analyses of the genera *Moscharia* and *Polyachyrus* (Asteraceae, Mutisieae). *Systematic Botany*, 2000, vol. 25, N° 1, p. 33-46.

KATINAS, L.; MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Australian Journal of Botany*, 1999, vol. 47, N° 1, p. 111-130.

KNOX, E. B.; MUASYA, A. M. & MUCHHALA, N. The predominantly South American clade of Lobeliaceae. *Systematic Botany*, 2008, vol. 33, p. 462-468.

KOCYAN, A.; ZHANG, L. B.; SCHAEFER, H. & RENNER, S. S. A multi-locus chloroplast phylogeny for the Cucurbitaceae and its implications for character evolution and classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, vol. 44, N° 2, p. 553-577.

LAILHACAR, S. Las grandes formaciones vegetales de las zonas desértica y mediterráneas perárida y árida de Chile: con énfasis en sus aptitudes forrajeras. *Boletín de la Sociedad Chilena de la Ciencia de Suelo*, 1986, vol. 5, p. 145-231.

LAMMERS, T. Revision of *Lobelia* sect. *Tupa* (Campanulaceae: Lobelioideae). *Sida*, 2000, vol. 19, N° 1, p. 87-110.

LEVIN, R. A. & MILLER, J. S. Relationships within tribe Lycieae (Solanaceae): Paraphyly of *Lycium* and multiple origins of gender dimorphism. *American Journal of Botany*, 2005, vol. 92, N° 12, p. 2044-2053.

LIA, V. V.; CONFALONIERI, V. A.; COMAS, C. I. & HUNZIKER, J. H. Molecular phylogeny of *Larrea* and its allies (Zygophyllaceae):

Reticulate evolution and the probable time of creosote bush arrival to North America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, vol. 21, N° 2, p. 309-320.

LLEDÓ, M. D.; CRESPO, M. B.; FAY, M. F. & CHASE, M. W. Molecular phylogenetics of *Limonium* and related genera (Plumbaginaceae): Biogeographical and systematic implications. *American Journal of Botany*, 2005, vol. 92, N° 7, p. 1189-1198.

LUEBERT, F. *Systematics, ecology and evolution of Heliotropium sect. Cochranea (Heliotropiaceae) and the biogeography of the Atacama Desert*. Tesis Doctoral, Berlin: Freie Universität Berlin, 2010.

LUEBERT, F. y GAJARDO, R. Vegetación de los Andes áridos del norte de Chile. *Lazaroa*, 2000, vol. 21, p. 111-130.

LUEBERT, F. y GAJARDO, R. Vegetación alto-andina de Parinacota (norte de Chile) y una sinopsis de la vegetación de la Puna meridional. *Phytocoenologia*, 2005, vol. 35, N° 1, p. 79-128.

LUEBERT, F. y PLISCOFF, P. *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile*. Santiago: Editorial Universitaria, 2006.

LUEBERT, F. & WEN, J. Phylogenetic analysis and evolutionary diversification of *Heliotropium* sect. *Cochranea* (Heliotropiaceae) in the Atacama Desert. *Systematic Botany*, 2008, vol. 33, N° 2, p. 390-402.

LUEBERT, F.; WEN, J. & DILLON, M. O. Systematic placement and biogeographical relationships of the monotypic genera *Gypothamnium* and *Oxyphyllum* (Asteraceae: Mutisioideae) from the Atacama Desert. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, vol. 159, N° 1, p. 32-51.

MABBERLEY, D. J. *Mabberley's plant book. A portable dictionary of plants, their classification and uses*. 3a edición. Cambridge: Cambridge University Press, 2008.

MARQUÍNEZ, X.; LOHMANN, L. G.; SALATINO, M. L. F.; SALATINO, A. & GONZÁLEZ, F. Generic relationships and

dating of lineages in Winteraceae based on nuclear (ITS) and plastid (rps16 and psbA-trnH) sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, vol. 53, N° 2, p. 435-449.

MARSHALL, L. G.; BUTLER, R. F.; DRAKE, R. E.; CURTIS, G. H. & TEDFORD, R. H. Calibration of the Great American Interchange. *Science*, 1979, vol. 204, N° 4390, p. 272-279.

MARTICORENA, A. Malvaceae (excepto *Cristaria*). En: MARTICORENA, C. y RODRÍGUEZ, R. (eds.). *Flora de Chile*, vol. 2, fasc. 3. Concepción: Universidad de Concepción, 2005, p. 22-105.

MATHIAS, M. E. & CONSTANCE, L. A revision of *Asteriscium* and some related hydrocotyloid Umbelliferae. *University of California Publications in Botany*, 1962, vol. 33, N° 2, p. 99-184.

MATHIAS, M. E. & CONSTANCE, L. A revision of the genus *Bowlesia* Ruiz & Pav. (Umbelliferae-Hydrocotyloideae) and its relatives. *University of California Publications in Botany*, 1965, vol. 38, p. 1-73.

MATTHEI, O. Ephedraceae. En: MARTICORENA, C. y RODRÍGUEZ, R. A. (eds.). *Flora de Chile*, vol. 1. Concepción: Universidad de Concepción, 1995, p. 328-337.

MOORE, M. J. & JANSEN, R. K. Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, vol. 39, N° 3, p. 668-687.

MOORE, M. J.; TYE, A. & JANSEN, R. K. Patterns of long-distance dispersal in *Tiquilia* subg. *Tiquilia* (Boraginaceae): implications for the origins of amphitropical disjuncts and Galapagos islands endemics. *American Journal of Botany*, 2006, vol. 93, N° 8, p. 1163-1177.

MORENO, P. I.; VILLAGRÁN, C.; MARQUET, P. A. & MARSHALL, L. G. Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 1994, vol. 67, p. 487-502.

MORLEY, R. J. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2003, vol. 6, N°1-2, p. 5-20.

MORRONE, J. J. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*, vol. 3. Zaragoza: Manuales & Tesis SEA, 2001.

MORRONE, J. J. La zona de transición Sudamericana: Caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena*, 2004, vol. 28, N° 1, p. 41-50.

MORRONE, J. J. 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*, 2006, vol. 51, p. 467-494.

MUÑOZ-SCHICK, M.; PINTO, R.; MESA, A. y MOREIRA-MUÑOZ, A. 'Oasis de neblina' en los cerros costeros del sur de Iquique (norte de Chile) durante el evento El Niño 1997-98. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2001, vol. 74, N° 2, p. 389-405.

NEINHUIS, C.; WANKE, S.; HILU, K. W.; MÜLLER, K. & BORSCH, T. Phylogeny of Aristolochiaceae based on parsimony, likelihood, and Bayesian analyses of trnL-trnF sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 2005, vol. 250, N° 1, p. 7-26.

NELSON, G. & PLATNICK, N. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press, 1981.

NICOLAS, A. N. & PLUNKETT, G. M. The demise of subfamily Hydrocotyloideae (Apiaceae) and the re-alignment of its genera across the entire order Apiales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, vol. 53, N° 1, p. 134-151.

NIEDENZU, F. Malpighiaceae, pars II. En: Engler, A. (Ed.), *Das Pflanzenreich*, vol. IV.141. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1928, p. 248-970.

NYFFELER, R. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany*, 2002, vol. 89, N° 2, p. 312-326.

OWNBEY, G. The genus *Argemone* in South America and Hawaii. *Brittonia*, 1961, vol. 13, N° 1, p. 91-109.

PASKOFF, R. Sobre la evolución de geomorfológica del gran acantilado costero del Norte Grande de Chile. *Revista de Geografía Norte Grande*, 1979, vol. 6, p. 7-22.

PERALTA, I. E.; SPOONER, D. M. & KNAPP, S. Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; Solanaceae). *Systematic Botany Monographs*, 2008, vol. 84, p. 1-186.

PÉREZ, F.; ARROYO, M. T. K.; MEDEL, R. & HERSHKOVITZ, M. A. Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 2006, vol. 93, N° 7, p. 1029-1038.

PFOSSER, M. & SPETA, F. Phylogenetics of Hyacinthaceae based on plastid DNA sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1999, vol. 86, N° 4, p. 852-875.

PHILIPPI, R. A. *Viaje al desierto de Atacama hecho de orden del Gobierno de Chile en el verano de 1853-54*. Halle, 1860.

PINTO, R. y LUEBERT, F. Datos sobre la flora vascular del desierto costero de Arica y Tarapacá, Chile, y sus relaciones fitogeográficas con el sur de Perú. *Gayana Botánica*, 2009, vol. 66, N° 1, p. 28-49.

PLISCOFF, P. y LUEBERT, F. Ecosistemas terrestres. En: ROVIRA, J.; UGALDE, J. Y STUTZIN, M. (eds.), *Biodiversidad de Chile: Patrimonio y desafíos*. Santiago: Comisión Nacional de Medio Ambiente, 2008, p. 74-87.

PORTER, J. M.; JOHNSON, L. A. & WILKEN, D. Phylogenetic systematics of *Ipomopsis* (Polemoniaceae): Relationships and divergence times estimated from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*, 2010, vol. 35, N° 1, p. 181-200.

POTGIETER, K. & ALBERT, V. A. Phylogenetic relationships within Apocynaceae s.l. based on trnL intron and

trnL-F spacer sequences and propagule characters. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2001, vol. 88, N° 4, p. 523-549.

QIAN, H. Floristic analysis of vascular plant genera of North America north of Mexico: Spatial patterning of phytogeography. *Journal of Biogeography*, 2001, vol. 28, N° 4, p. 525-534.

RAUH, W. The Peruvian-Chilean deserts. In: EVENARI, M.; NOY-MEIR, I. y GOODALL, D. (eds.). *Ecosystems of the World: Hot Deserts and Arid Shrublands*, vol. 12A. Amsterdam: Elsevier, 1985, p. 239-267.

RAVEN, P. H. Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *The Quarterly Review of Biology*, 1963, vol. 38, N° 2, p. 151-177.

REE, R. H. & SMITH, S. A. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 2008, vol. 57, N° 1, p. 4-14.

REICHE, K. *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile*. *Vegetation der Erde*, 1907, vol. 8, p. 1-374.

RICARDI, M. Fitogeografía de la costa del departamento de Taltal. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 1957, vol. 32, p. 3-9.

RICARDI, M. Dos Bomarea nuevas para la flora de Chile. *Gayana Botánica*, 1961, vol. 1, p. 7-15.

RICARDI, M. Revisión taxonómica de las Malesherbiáceas. *Gayana Botánica*, 1967, vol. 16, p. 1-139.

RICARDI, M. y WELDT, E. Revisión del género *Polyachyrus* (Compositae). *Gayana Botánica*, 1974, vol. 26, p. 1-41.

RICHARDSON, A. T. Monograph of the genus *Tiquilia* (*Coldenia*, sensu lato), Boraginaceae: Ehretioideae. *Rhodora*, 1977, vol. 79, p. 467-572.

RICHTER, M. Klimaökologische Merkmale der Küstenkordillere in der Region

Antofagasta (Nordchile). *Geokodynamik*, 1995, vol. 16, p. 283-332.

RITZ, C. M.; MARTINS, L.; MECKLENBURG, R.; GOREMYKIN, V. & HELLWIG, F. H. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *American Journal of Botany*, 2007, vol. 94, N° 8, p. 1321-1332.

RIVAS-MARTÍNEZ, S.; SÁNCHEZ-MATA, D. & COSTA, M. North American boreal and western temperate forest vegetation. *Itinera Geobotanica*, 1999, vol. 12, p. 5-316.

RIVAS-MARTÍNEZ, S. y TOVAR, O. Síntesis biogeográfica de los Andes. *Collectanea Botánica*, 1993, vol. 14, p. 515-521.

ROIG-JUÑENT, S.; DOMÍNGUEZ, M. C.; FLORES, G. E. & MATTONI, C. Biogeographic history of South American arid lands: A view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid Environments*, 2006, vol. 66, N° 3, p. 404-420.

ROLLINS, R. The genus *Mathewsia* (Cruciferae). *Acta Botanica Neerlandica*, 1966, vol. 15, p. 102-116.

RONQUIST, F. Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 1997, vol. 46, N° 1, p. 195-203.

RUNDEL, P. W.; DILLON, M. O.; PALMA, B.; MOONEY, H.; GULMON, S. L. & EHLERINGER, J. R. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso*, 1991, vol. 13, N° 1, p. 1-50.

RUTLLANT, J. A.; FUENZALIDA, H. & ACEITUNO, P. Climate dynamics along the arid northern coast of Chile: The 1997-1998 Dinámica del Clima de la Región de Antofagasta (DICLIMA) experiment. *Journal of Geophysical Research*, 2003, vol. 108, N° D17, p. 4538.

RYDIN, C. & KORALL, P. Evolutionary relationships in *Ephedra* (Gnetales), with

implications for seed plant phylogeny. *International Journal of Plant Sciences*, 2009, vol. 170, N° 8, p. 1031-1043.

SÁNCHEZ-ACEBO, L. A phylogenetic study of the New World *Cleome* (Brassicaceae, Cleomoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2005, vol. 92, N° 2, p. 179-201.

SCHULZ, N. *Loma-Formationen der Kysten-Atacama/Nordchile unter besonderer Berücksichtigung rezenter Vegetations- und Klimaveränderungen*. Doktorarbeit, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, 2009.

SCHÜTZE, P.; FREITAG, H. & WEISING, K. An integrated molecular and morphological study of the subfamily Suaedoideae Ulbr. (Chenopodiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2003, vol. 239, N° 3, p. 257-286.

SCHWARZBACH, A. E. & KADEREIT, J. W. Phylogeny of prickly poppies, *Argemone* (Papaveraceae), and the evolution of morphological and alkaloid characters based on ITS nrDNA sequence variation. *Plant Systematics and Evolution*, 1999, vol. 218, N° 3, p. 257-279.

SCHWARZER, C.; CÁCERES HUAMANÍ, F.; CANO, A.; DE LA TORRE, M. & WEIGEND, M. 400 years for long-distance dispersal and divergence in the Atacama Desert - insights from the Huaynaputina pumice slopes of Moquegua. *Journal of Arid Environments*, 2010, vol. 74, N° 11, p. 1540-1551.

SEPULCHRE, P.; SLOAN, L. C.; SNYDER, M. & FIECHTER, J. Impacts of Andean uplift on the Humboldt Current system: A climate model sensitivity study. *Paleoceanography*, 2009, vol. 24, N° 4, p. PA4215.

SÉRSIC, A. N. & COCUCCI, A. A. An unusual kind of nectary in the oil flowers of *Monttea*: its structure and function. *Flora*, 1999, vol. 194, N° 4, p. 393-404.

SIMPSON, B. B. Krameriaceae. *Flora Neotropica*, 1989a, vol. 49, p. 1-109.

SIMPSON, B. B. Pollination biology and taxonomy of *Dinemandra* and *Dinemagonum* (Malpighiaceae). *Systematic Botany*, 1989b, vol. 14, N° 3, p. 408-426.

SIMPSON, B. B.; TATE, J. A. & WEEKS, A. Phylogeny and character evolution of *Hoffmannseggia* (Caesalpinieae: Caesalpinioideae: Leguminosae). *Systematic Botany*, 2004a, vol. 29, N° 4, p. 933-946.

SIMPSON, B. B.; TATE, J. A. & WEEKS, A. The biogeography of *Hoffmannseggia* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Caesalpinieae): A tale of many travels. *Journal of Biogeography*, 2005, vol. 32, N° 1, p. 15-27.

SIMPSON, B. B. & ULIBARRI, E. A. A synopsis of the genus *Hoffmannseggia* (Leguminosae). *Lundellia*, 2006, vol. 9, p. 7-33.

SIMPSON, B. B.; WEEKS, A.; HELFGOTT, D. M. & LARKIN, L. L. Species relationships in *Krameria* (Krameriaceae) based on ITS sequences and morphology: Implications for character utility and biogeography. *Systematic Botany*, 2004b, vol. 29, N° 1, p. 97-108.

SMITH, A. & JOHNSTON, I. A phytogeographic sketch of Latin America. En: VERDOORN, F. (ed.). *Plant and plant science in Latin America*. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica Company, 1945, p. 11-18.

SOLBRIG, O. T. The floristic disjunctions between the "Monte" in Argentina and the "Sonoran Desert" in Mexico and the United States. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1972, vol. 59, N° 2, p. 218-223.

SPARRE, B. & ANDERSSON, L. A taxonomic revision of the Tropaeolaceae. *Opera Botanica*, 1991, vol. 108, p. 1-140.

SPOONER, D. M.; PERALTA, I. E. & KNAPP, S. Comparison of AFLPs with other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes [*Solanum* L. section *Lycopersicon* (Mill.) Wettst.]. *Taxon*, 2005, vol. 54, p. 46-61.

STEINMANN, V. W. & PORTER, J. M. Phylogenetic relationships in Euphorbieae

(Euphorbiaceae) based on ITS and ndhF sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2002, vol. 89, N° 4, p. 453-490.

TAKHTAJAN, A. *Floristic regions of the world*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1986.

TATE, J. A. & SIMPSON, B. B. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Systematic Botany*, 2003, vol. 28, N° 4, p. 723-737.

TEILLIER, S. Las especies del género *Suaeda* (Chenopodiaceae) en Chile. *Gayana Botánica*, 1996, vol. 53, N° 2, p. 265-276.

TOLABA, J.A. Flora del Valle de Lerma: Chenopodiaceae Vent. *Aportes Botánicos de Salta, Serie Flora*, 2006, vol. 7, N° 18, p. 1-48.

TU, T.; DILLON, M. O.; SUN, H. & WEN, J. Phylogeny of *Nolana* (Solanaceae) of the Atacama and Peruvian deserts inferred from sequences of four plastid markers and the nuclear LEAFY second intron. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2008, vol. 49, N° 2, p. 561-573.

UDVARDY, M. D. F. *A classification of the biogeographical provinces of the world*. Morges, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1975.

ULIBARRI, E. A. *Zuccagnia punctata* (Leguminosae): ¿nuevo o viejo endemismo argentino? *Darwiniana*, 2005, vol. 43, p. 212-215.

URTUBEY, E.; STUESSY, T. F.; TREMETSBERGER, K. & MORRONE, J. J. The South American Biogeographic Transition Zone: An analysis from Asteraceae. *Taxon*, 2010, vol. 59, N° 2, p. 505-509.

VILLA-MARTÍNEZ, R. y VILLAGRÁN, C. Historia de la vegetación de bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardío. *Revista Chilena de Historia Natural*, 1997, vol. 70, N° 3, p. 391-401.

VILLAGRÁN, C.; ARMESTO, J. J. & KALIN ARROYO, M. T. Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro León in northern Chile. *Vegetatio*, 1981, vol. 48, N° 1, p. 3-16.

VILLAGRÁN, C. & VARELA, J. Palynological evidence for increased aridity on the central Chilean coast during the Holocene. *Quaternary Research*, 1990, vol. 34, p. 198-207.

VON HUMBOLDT, A. & BONPLAND, A. *Essai sur la géographie des plantes*. Paris: Chez Levrault, Schoell et compagnie, 1805.

WALTER, H. & BRECKLE, S.W. ...kologie der Erde. Band 2. Spezielle ...kologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. 3a edición. Munich: Elsevier, 2004.

WARWICK, S. I.; AL-SHEHBAZ, I. A.; PRICE, R. A. & SAUDER, C. Phylogeny of *Sisymbrium* (Brassicaceae) based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Canadian Journal of Botany*, 2002, vol. 80, N° 9, p. 1002-1017.

WARWICK, S. I.; SAUDER, C. A.; MAYER, M. S. y AL-SHEHBAZ, I. A. Phylogenetic relationships in the tribes Schizopetaleae and Thelypodieae (Brassicaceae) based on nuclear ribosomal ITS region and plastid ndhF DNA sequences. *Botany*, 2009, vol. 87, p. 961-985.

WEIGEND, M.; GOTTSCHLING, M.; HOOT, S. & ACKERMANN, M. A preliminary phylogeny of Loasaceae subfam. Loasoideae (Angiospermae: Cornales) based on trnL(UAA) sequence data, with consequences for systematics and historical biogeography. *Organisms Diversity and Evolution*, 2004, vol. 4, N° 1-2, p. 73-90.

WOODSON, R. *Gynandropsis, Cleome and Podandroyne*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1948, vol. 35, p. 139-147.

WULF, E. V. *An introduction to historical plant geography*. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica Company, 1943.

WURDACK, K. J. & DORR, L. J. The South American genera of Hemerocallidaceae (*Eccremis* and *Pasithea*): two introductions to the New World. *Taxon*, 2009, vol. 58, N° 4, p. 1122-1132.

ZHANG, W.; KRAMER, E. M. & DAVIS, C. C. Floral symmetry genes and the origin and maintenance of zygomorphy in a plant-pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, vol. 107, N° 14, p. 6388-6393.

ZULOAGA, F.; MORRONE, O. y BELGRANO, M. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 2008, vol. 107, p. 1-3348.