

LAS TRIBUS Y GENEROS DE ESCROFULARIACEAS
REPRESENTADOS EN AUSTRO-AMERICA
Y SU DISTRIBUCION GEOGRAFICA

POR GENEVIEVE DAWSON

RESUMEN

El presente trabajo consiste en una revisión de los géneros de Escrofulariáceas de Austro-América. Se formulan en él consideraciones sobre hábitats y dispersión, se consideran las relaciones taxonómicas y se agrega una clave confeccionada para distinguir las tribus. Después de una descripción de las tribus, se analizan los géneros, presentando datos acerca de sus respectivos números de especies y acerca de su distribución.

En la parte final, mediante el empleo de mapas, se comenta la actual distribución geográfica de todos los géneros austro-americanos.

ABSTRACT

The present paper is a revision of the genera of Scrophulariaceae, of the southern part of austral South America. After some considerations on habitats and dispersion, the taxonomical relationships are dealt with and a key to separate the tribes is presented. Tribes are described and all genera analyzed, with data on number of species and their distribution.

Finally, with the aid of maps, the genera are discussed in connection with their present geographical distribution.

Ha parecido interesante hacer conocer la distribución de los géneros de Escrofulariáceas representados en la región austro-americana, es decir el sur del continente americano, para poder vincularla a los esquemas de distribución de otras familias y presentar, además, algu-

nas consideraciones sobre la familia en general, una clave para separar las tribus que incluyen los géneros que crecen en Argentina, Chile y Uruguay y, por último, una enumeración de tales géneros con breves datos sobre el número de especies, distribución, especie tipo y referencia bibliográfica para cada género.

CONSIDERACIONES SOBRE HABITATS Y DISPERSION

Conviene, ante todo, señalar que se considera a las Escrofulariáceas como una familia relativamente reciente, sin que se conozcan prácticamente restos fósiles, lo cual puede deberse a que la mayoría son herbáceas. Queda, sin embargo, la duda que hayan tenido una historia geológica hasta ahora invisible y que en esa historia poco conocida pueda estar alguna de las causas de la actual distribución.

Las áreas varían grandemente, pues mientras algunos géneros tienen ámbitos muy restringidos, otros se extienden por la mayor parte del planeta. Estos últimos son, sin duda, más tolerantes a los distintos ambientes y también debe señalarse que algunos géneros parecen agresivos y han desarrollado especies convertidas en malezas que circundan el globo, en tanto que otros géneros son endémicos o de áreas restringidas, con muy pocas especies y parecen estáticos y en franca decadencia.

Un hecho que llama a la reflexión es que las dos tribus más grandes y a su vez las que se consideran más primitivas —GRATIOLEAE y BUCHNERAE— son eminentemente tropicales, lo que sugiere que las Escrofulariáceas puedan haber tenido un antecesor muy primitivo de origen tropical. Cualquiera que haya sido el centro de origen de la familia, la distribución geográfica de todas las especies debe haber estado controlada por la respuesta fisiológica de las plantas a las condiciones ambientales.

Antes que nada debe destacarse que los géneros con hábito acuático o semi-acuático son los que en general poseen mayor difusión, como es el caso de *Limosella*, considerado cosmopolita y cuyas especies son todas de lugares muy húmedos, como también *Gratiola*, *Lindernia* y *Mimulus*.

Es sorprendente notar que la preferencia por lugares húmedos suele caracterizar tribus enteras. Así las GRATIOLEAE, constituyen la tribu más hidrófila de las Escrofulariáceas, encontrándose en ellas varias acuáticas verdaderas en los géneros *Mimulus* y *Bacopa*. Entre las

VERONICEAE hay miembros acuáticos en una sección del género *Veronica*. El género *Ourisia*, de esta misma tribu, tiene casi todas las especies semiacuáticas. Por otra parte existe xerofitismo pronunciado en los géneros *Monttea* (*M. aphylla* es un arbusto del Monte, generalmente áfilo) y *Melosperma* que crecen en zonas montañosas y áridas de la cordillera cuyana y chilena. Pero, puede decirse que la mayoría de las Escrofulariáceas austroamericanas son mesófitas.

La dispersión de las semillas podría considerarse como un factor sumamente importante en la distribución. Si la planta logra aprovechar los agentes animales como forma de dispersión, puede cruzar barreras que de otra forma serían quizá limitadoras. Es posible que las semillas de la GRATIOLEAE — plantas en su mayoría semiacuáticas, de lugares pantanosos — sean dispersadas en el tracto digestivo o en el barro adherido a las patas y cuerpo de aves acuáticas migratorias. Este es el caso de *Mimulus glabratus*, que se encuentra desde Manitoba, en Canadá, hasta Chubut, en Argentina, como también de las especies de *Limosella*, género ya mencionado como cosmopolita. En tanto que Ridley (1930) hace la observación, al historiar la dispersión de *Scoparia dulcis* — especie neotropical americana que actualmente se encuentra difundida como maleza en los trópicos del Viejo Mundo — que esta especie debe haber sido llevada allí por animales, ya que frecuentemente las semillas se encuentran creciendo en excrementos. Otra especie, *Bacopa monnieri*, neotropical en su origen pero también difundida en los trópicos del Viejo Mundo, ha sido especialmente estudiada por Guppy (1917 : 477) quien sugiere que la amplia difusión de esta planta sea debida a que sus semillas muy pequeñas hayan sido transportadas en intersticios de troncos llevados por corrientes marinas.

Según Pennell (1935) en el caso de *Melampyrum*, de las EUPHRASIEAE, las semillas son grandes, redondeadas y pesadas, quizás mejor adaptadas para ser ingeridas por pájaros. Además, la cutícula es dura, lo que permitiría que algunas semillas pasen el tracto digestivo sin ser digeridas. *Linaria*, en cambio, tiene semillas achatadas y livianas, mejor adaptadas para la dispersión por el viento. Pennell (1935) cree que el aumento de peso, que limita la posibilidad de una especie para difundirse sobre áreas extensas y sobrepasar hiatos, tiene importancia en la formación de especies endémicas, como es el caso del género *Calceolaria*, de la región andina, desde el sud de México hasta América del Sud más austral.

CONSIDERACIONES TAXONOMICAS Y FILOGENETICAS

Las Escrofulariáceas constituyen una familia grande, con unos 210 géneros y alrededor de 3000 especies, distribuidas en todos los continentes, principalmente en las zonas tropicales y templadas del globo. Algunos de los géneros tienen numerosas especies, como por ejemplo: *Pedicularis* (600 sp.), *Calceolaria* (500 sp.), *Penstemon* (250 sp.), *Verbascum* (250 sp.), *Linaria* (150 sp.), *Veronica* (150 sp.), *Hebe* (100 sp.) y *Castilleja* (100 sp.). Otros, en cambio son monotípicos, como *Melosperma* y *Geochorda*. Cabe destacar que en ciertos géneros, generalmente los que incluyen numerosas especies, los límites genéricos son claros y definidos, siendo agrupaciones naturales algunas de las tribus como puede verse con notable claridad en EUPHRASIEAE, por ejemplo, que es la tribu considerada como más evolucionada. En otros grupos —como ANTIRRHINEAE— se han asociado géneros monotípicos y se han efectuado alianzas que están a prueba, aunque, con igual lógica, se podrían haber separado. En esta forma Linné (1753) juntó bajo el nombre de *Antirrhinum*, una serie de plantas que modernamente constituyen la tribu ANTIRRHINEAE, grupo de géneros muy relacionados, notables por el alto grado de complicación de la corola.

El criterio que generalmente se sigue para la delimitación de las tribus de Escrofulariáceas es el de Wettstein en *Pflanzenfamilien* (1891). Este autor a su vez, sin cambiar fundamentalmente los conceptos, se basó en las revisiones anteriores de Benthham en el *Prodrum* de De Candolle (1846) y de Benthham y Hooker en *Genera Plantarum* (1876). Como la primera obra —que es la única revisión que trata todas las especies conocidas del mundo— tiene más de un siglo, constituye un sistema de clasificación que no toma en cuenta los conceptos evolutivos modernos.

No hay duda que las contribuciones más significativas y profundas en la clasificación filogenética de las Escrofulariáceas son las hechas por F. W. Pennell, resumidas en la introducción de *The Scrophulariaceae of Eastern Temperate North America* (1935) y en trabajos posteriores.

Originariamente la familia estuvo dividida en tres grupos de tribus considerados como subfamilias: PSEUDOSOLANOIDEAE, ANTIRRHINOIDEAE y RHINANTHOIDEAE. La primera subfamilia, PSEUDOSOLANOIDEAE, incluía dos tribus: LEUCOPHYLLEAE y VERBASCEAE, que subrayan supuestos caracteres solanoideos de la familia. Para Benthham, el eslabón en-

tre Solanáceas y Escrofulariáceas lo constituía el género *Verbascum*, con corola rotada, poco zigomorfa, presencia de cinco estambres fértiles y todas las hojas alternas. Posteriormente Robyn (1931), en un estudio sobre Solanaceae, desvirtuó esta supuesta relación, demostrando que el zigomorfismo de las Escrofulariáceas es muy distinto al de las Solanáceas y que la corola rotada de *Verbascum* puede considerarse como una evolución posterior de una corola primitiva, típicamente bilabiada, con estambres didínamos de Escrofulariáceas. A la misma conclusión por separado, llegó Pennell (1935), monógrafo de la familia, quien señala que constituye “la recuperación de una estructura previamente obsoleta” y “que el estambre posterior suprimido haya podido aparecer nuevamente constituye un fragmento notable de información evolutiva”. Con este criterio Pennell suprime la subfamilia PSEUDOSOLANOIDEAE e incluye las tribus VERBASCEAE y LEUCOPHYLLEAE, en la subfamilia ANTIRRHINOIDEAE.

Las dos subfamilias que conserva Pennell —ANTIRRHINOIDEAE y RHINANTHOIDEAE— difieren fundamentalmente por el solo carácter de la prefloración. Las primeras tienen los lóbulos posteriores externos en el pimpollo y las segundas los lóbulos anteriores externos en el pimpollo. Esta diferencia, aparentemente pequeña, parece ser de gran valor sistemático.

La subfamilia ANTIRRHINOIDEAE comprende las tribus GRATIOLEAE, CALCEOLACIEAE, VERBASCEAE, HEMIMERIDEAE, LEUCOPHYLLEAE, RUSSELLIAEAE, CHELONEAE y ANTIRRHINEAE, entre otras. Se considera que la tribu GRATIOLEAE reúne una combinación de caracteres primitivos como ser: cápsulas de muchas semillas ovoides, con testa reticulada; hojas opuestas; inflorescencia racemosa simple; cinco sépalos bien marcados; presencia frecuente de bracteolas en pedicelo, estigma bilamelado, dehiscencia generalmente septicida, corola zigomorfa, con garganta abierta. El tipo particular de semilla y estigma, y la presencia de bracteolas en los pedicelos están confinados a esta tribu de esta subfamilia. En cambio, las ANTIRRHINEAE —con acentuado zigomorfismo, presencia de paladar que cierra la garganta, como también el tubo con espolón, bolsa o gibas, dehiscencia capsular muy modificada— parecería constituir una de las más evolucionadas de todas las tribus.

La subfamilia RHINANTHOIDEAE, constituiría en cambio, un grupo derivado por el carácter de lóbulos anteriores externos en el pimpollo, asociado con hábitos especiales de parasitismo de raíz y gran especialización floral. Esta subfamilia incluiría, en primer lugar, la tribu

DIGITALEAE (varios de cuyos géneros han sido excluidos por Pennell, tales como *Scoparia* y *Capraria*, que por sus caracteres primitivos agrupó en la tribu GRATIOLEAE); en segundo lugar la primitiva tribu VERONICEAE de Benthham (donde Pennell reunió *Veronica*, *Hebe*, *Sibthorpia*, *Synthiris* y *Ourisia*); en tercer lugar las BUCHNERAEAE (llamadas GERARDIEAE por Benthham, que incluyen, entre otros, a los géneros *Escobedia*, *Melasma*, *Alectra* y *Buchnera*) y, por último, las EUPHRASIEAE (con *Castilleja*, *Orthocarpus*, *Bartsia*, *Bellardia* y *Euphrasia* entre otros).

Las tribus DIGITALEAE y VERONICEAE podrían considerarse más primitivas pues ninguna especie llega a ser parásita, como sucede en las otras dos tribus. Pennell considera que DIGITALEAE —con tubo desarrollado y cuatro estambres didínamos— es más primitiva que VERONICEAE cuya corola se ha convertido en 4-lobada por la unión de los dos pétalos posteriores y, además por ser rotada ya que falta casi por completo el tubo, y por otra parte, sólo tiene dos estambres. El género austral *Ourisia*, representado en la Argentina por varias especies, combina caracteres de las DIGITALEAE con los de VERONICEAE y Edwin (1967) recientemente ha creado la tribu unigenérica OURISEAE para este género.

Las dos últimas tribus, BUCHNERAEAE y EUPHRASIEAE, tienen ejemplos de parasitismo de raíz y además, diferencias en la forma de la corola. Las BUCHNERAEAE, aunque en su mayoría son parásitas, tienen con las GRATIOLEAE una serie de caracteres primitivos como ser semillas reticuladas, corola zigomorfa con garganta abierta, a menudo separados los cinco sépalos, algunas bracteolas en los pedicelos, flores en racimo y hojas opuestas. Sin embargo, la dehiscencia de la cápsula se ha hecho loculicida y los estigmas casi siempre están unidos. Las EUPHRASIEAE muestran caracteres de especialización muy parecidos a las ANTIRRHINEAE, especialmente por el zigomorfismo extremo de la corola (el labio superior de la corola se hace cóncavo y sobresale hasta formar una galea, estructura muy parecida a la de las familias cercanas de las Acantáceas y Labiadas), los estambres tienden a unirse por las anteras debajo de la galea y tienen un mecanismo para ayudar a los insectos en la polinización muy parecido a las Labiadas. Además, los sépalos pueden ser cinco, igualmente desarrollados, pero a menudo el sépalo posterior se pierde y los laterales tienden a unirse y aparentar así como en *Castilleja coccinea* solamente dos sépalos laterales.

*Clave para la separación de las tribus de Scrophulariaceae
representadas en Austro-América*

A. Corola con los lóbulos superiores externos en el pimpollo

Subfamilia ANTIRRHINOIDEAE

1. Corola con tubo desarrollado (sólo rotada en *Scoparia* pero, en ese caso, con sólo 4 estambres y 4 pétalos), sin espolón ni giba; estambres 4, didinamos o reducidos a 2 (excepto *Capraria* con 5) Tribu I. GRATIOLEAE

1'. Corola con tubo poco desarrollado

2. Corola rotada, estambres 5, hojas alternas II. VERBASCEAE

- 2'. Corola bien zigomorfa, generalmente bilabiada; estambres 4 ó 2; hojas en su mayoría opuestas

3. Estambres 2; corola con labios cóncavos e inflados; Cáliz 4

III. CALCEOLARIEAE

- 3'. Estambres 4; corola muy bilabiada, con tubo sacciforme, espolón o giba; cáliz 5

4. Cápsula con dehiscencia loculicida o septicida

5. Cápsula sin pelos entre las semillas; corola con tubo espolonado o giboso IV. HEMIMERIDEAE

- 5'. Cápsula con pelos entre las semillas; corola con tubo desarrollado, poco zigomorfa V. RUSSELIAE

- 4'. Cápsula con dehiscencia foramina I VI. ANTIRRHINEAE

A'. Corola con los lóbulos interiores externos en el pimpollo

Subfamilia RHINANTOIDEAE

6. Pétalo superior extendido, no formando galea; corola a menudo rotada; anteras separadas

7. Estigmas separados; cápsula septicida; sépalos 5, separados, ovados, de 10 a 18 mm de largo; corola de 40 a 75 mm de largo, campanulada, lóbulos apenas notables; flores en racimos largos, unilaterales

VII. DIGITALEAE

- 7'. Estigmas unidos; cápsula loculicida; sépalos unidos o, si son separados, sólo 4 y de menos de 10 mm de longitud

8. Corola subrotada, tubo muy corto; cápsula a menudo bilobada, tan ancha o más que el largo y achatada contrariamente al septo; testa de la semilla no reticulada, semillas no lineares

VII. VERONICEAE

- 8'. Corola campanulada o infundibuliforme; cápsula ni achatada contrariamente al septo ni bilobada, tan larga o más que ancha; testa de la semilla reticulada, semillas lineares IX. BUCHNERAE

- 6'. Pétalo superior de la corola muy arqueado formando una galea que encierra las anteras; anteras frecuentemente coherentes; generalmente son parásitas de raíces X. EUPHRASIEAE

ENUMERACION DE LAS TRIBUS Y GENEROS

Subfamilia *Antirrhinoideae*

Corola con los lóbulos superiores externos en el pimpollo.

Tribu I. *GRATIOLEAE* Benth.

Bentham, in DC. *Prodromus* 10: 340, 1846.

Corola con tubo desarrollado, sin espolón ni giba; el labio superior externo. Cápsula 2-4-valvada e indehisciente. Estigma bilamelado. Pedicelos generalmente bracteolados.

Las *GRATIOLEAE* constituyen un grupo numeroso de plantas que están claramente emparentadas, que por su estructura simple se las considera como las más primitivas de la familia.

El concepto original de Bentham ha variado poco, excepto con el agregado de los géneros *Capraria* y *Scoparia*. Estos géneros estuvieron originalmente colocados entre las *DIGITALEAE* por Bentham, a pesar de la posición externa de los lóbulos superiores de la corola en pimpollo, que hace que queden excluidas de las *RHINANTOIDEAE*. Por tener semillas reticuladas, cápsulas y glándulas típicas de las *GRATIOLEAE*, Pennell las colocó en esta tribu.

Quizás fuera de lugar en este taxón estén los géneros *Monttea* y *Melosperma*, que constituyen excepciones notables por su hábito xerófilo y señalan así su disimilitud. Es interesante destacar que las *GRATIOLEAE* predominan en suelos bajos de las regiones tropicales y templado-cálidos del Globo, estando bien representadas en ambos hemisferios. En este grupo se encuentran muchas plantas hidrófilas, incluyendo acuáticas verdaderas. En cambio, *Monttea* es un género con tres especies que habitan en la provincia fitogeográfica del Monte y en la región cordillerana argentino-chilena y *Melosperma* es un género monotípico de la región andina cuyano-chilena.

Los géneros que se encuentran en la zona estudiada son los siguientes: *Bacopa*, *Mecardonia*, *Gratiola*, *Stemodia*, *Geochorda*, *Scoparia*, *Capraria*, *Lindernia*, *Micranthemum*, *Limosella*, *Monttea*, *Melosperma* y *Mimulus*. Según Edwin (1967) que ha creado dos subtribus, todos los géneros pertenecerían a la subtribu *GRATIOLINEAE*, excepto *Mimulus*, que junto con *Leucocarpa* (no de esta región) constituirían su nueva subtribu *MIMULINEAE*.

1. BACOPA Aubl., *Hist. Pl. Guiane Franc.* 1 : 128, 1775 (*Monniera* Juss.; *Bramia* Lam.; *Herpestis* Gaertn.; *Hydranthelium* H. B. K.; *Caconopea* Cham.).

Género con alrededor de 60 especies, la mayoría en lugares húmedos y pantanosos de la región neotropical, tanto en las zonas costeras como del interior. El género también se extiende por las zonas litorales en los trópicos del Viejo Mundo y una de las especies, *B. monnieri* (L.) Pennell, es cosmopolita.

Especie tipo: *Bacopa aquatica* Aubl. (Guayanas).

Referencia: Pennell (1946).

2. GRATIOLA L., *Spec. Plant.* 1 : 17, 1753.

Género de unas 20 especies distribuidas en las zonas húmedas y templadas de ambos hemisferios y en zonas montañosas de las regiones tropicales. Es principalmente neártico, pero también se encuentra en la región paleártica, neotropical y australiana. En nuestro país está representado por *G. peruviana* L.

Especie tipo: *Gratiola officinalis* L. (Europa).

3. SCOPARIA L., *Spec. Plant.* 1 : 116, 1753.

Género que abarca unas 20 especies de las regiones tropicales y subtropicales de Norte. Centro y Sud América. Una especie, *S. dulcis* L., que es la especie tipo, constituye una planta ruderal pantropical.

Especie tipo: *Scoparia dulcis* L. (Región tropical).

4. CAPRARIA L., *Spec. Plant.* 2 : 628, 1753 (*Pogostoma* Schrad.).

Género exclusivamente neotropical, con 5 especies que viven principalmente en México, Centroamérica y las Antillas. Una de ellas, *C. peruviana* Benth. se extiende por la costa pacífica de Colombia y Ecuador, incluyendo las islas Galápagos; pero la especie más difundida, *C. biflora* L., que crece en las zonas litorales del continente americano, desde el estado de Florida hasta Buenos Aires, no llega a la costa occidental de América del Sud, aunque se halla naturalizada en las Islas del Cabo Verde y en Africa.

Especie tipo: *Capraria biflora* L. (América tropical).

Referencia: Sprague (1921).

5. MECARDONIA Ruiz et Pav., *Fl. Peruv. et Chil. Prod.* : 95, 1794 (*Pagesia* Raf.).

Alrededor de 15 especies, preferentemente neotropicales, desde los estados norteamericanos de Maryland, Missouri, Arizona y California, hasta Argentina, especialmente en la zona atlántica. Este género a menudo ha sido incluido dentro de *Bacopa*.

Especie tipo: *Mecardonia ovata* R. et Pav. (Perú).

Referencia: Pennell (1946).

6. STEMODIA L., *Syst. Nat. ed. 10* : 1118, 1759 (*Ledneria* Minod.).

Este género pantropical abarca unas 40 especies y se encuentra preferentemente en la región neotropical, aunque también algunas especies crecen en la región neártica, paleártica y australiana. Minod, monógrafo de las especies del Nuevo Mundo, señala unas 31 especies, pero se han descrito varias más desde su trabajo, en el cual propone que varias de las especies sean segregadas en diferentes géneros.

Especie tipo: *Stemodia maritima* L. (Indias occidentales).

Referencia: Minod (1918).

7. GEOCHORDA Cham. et Schlec., *Linnaea* 3 : 11, 1828.

Género monotípico que se encuentra en Brasil meridional, Uruguay y noreste argentino.

Especie tipo: *Geochorda cuneata* Cham. et Schlecht. (Brasil).

8. MIMULUS L. *Spec. Plant.* 2 : 634, 1753.

Uno de los grandes géneros de la familia, con unas 150 especies. El mayor desarrollo de este género está en la parte occidental de América del Norte, pero se encuentra otra concentración de especies en Chile. Además del continente americano se encuentra en partes de Asia, Africa, Australia y Nueva Zelandia. Ha sido introducido a Europa hace tanto tiempo ya que se ha establecido principalmente en los países nórdicos y una misma especie, *M. moschatus* (de origen norteamericano) crece espontáneamente en Europa y en el sur de Chile donde fue descrita con un nuevo nombre (*M. acutidens* Reiche).

Especie tipo: *Mimulus ringens* L. (América boreal).

Referencia: Grant (1924).

9. *LINDERNIA* Allioni, *Misc. Taurin* 3 : 178, 1766. (*Vandellia* L.; *Ilysanthes* Raf.).

Alrededor de 70 especies distribuidas ampliamente por todo el mundo siendo más numerosas en las partes cálidas y húmedas del Viejo Mundo, preferentemente en la región oriental pero apenas representadas en la región paleártica; en el Nuevo Mundo la mayor representación se encuentra en la región Neártica, llegando *L. dubia* (L.) Penn. hasta Buenos Aires.

Especie tipo: *Lindernia pyxidaria* L. (Virginia y Alsacia).

Referencias: Pennell (1935) y Mukerjee (1945).

10. *MICRANTHEMUM* Michaux, *F. Bor. Amer.* 1803, t. 2 1803. (*Globifera* Gmel.).

Pequeño género de 3 especies que crecen en las zonas húmedas de la región atlántica de Norte y Sud América además de una especie también en Cuba. En nuestro país crecen dos de ellas, la especie típica y *M. tweedii* Benth. Según Pennell el género parecería haber sido neotropical primitivamente y derivar filogenéticamente de *Lindernia*.

Especie tipo: *Micranthemum orbiculatum* Michx. (Carolina y Georgia, EE. UU.) = *M. umbrosum* (Walter) Blake.

Referencia: Pennell (1935).

11. *LIMOSELLA* L., *Spec. Plant.* 2 : 631, 1753.

Género pequeño, de 15 especies, dos de las cuales habitan en la Argentina (*L. lineata* Glk. y *L. americana* Glk.). Es un género de gran distribución, ya que se encuentra en todos los continentes, pero exclusivamente en lugares pantanosos de las regiones templadas o subtropicales del mundo.

Especie tipo: *Limosella aquatica* L. (Región templada boreal y austral).

Referencias: Gluck (1934) y Pennell (1935).

12. *MONTTEA* Gay, *F. Chile* 4 : 416, tab. 51, 1849 (*Oxyclados* Miers).

Género exclusivamente sudamericano, representado por tres especies que crecen en regiones áridas del centro de la Argentina y Chile.

Especie tipo: *Monttea chilensis* Gay (Chile).

Referencia: Miers (1851).

13. MELOSPERMA *Benth.*, in DC. *Prodromus* 10 : 374, 1846.

Género monotípico de la región andina de la Argentina y Chile.
Especie tipo: *Melosperma andicola* Benth. (Chile).

Tribu II. VERBASCEAE Benth.

Benth., in DC. *Prodromus* 10: 224, 1846.

Corola rotada, de lóbulos planos, más largos que el tubo. Estambres cinco, por lo menos los posteriores villosos; inflorescencia en espiga o racimo. Planta herbácea. Esta tribu está basada en dos géneros originarios de la región paleártica pero con varios representantes adventicios y, a menudo, naturalizados en el continente americano. El género más importante es *Verbascum* y el otro —cuya única diferencia consiste en tener cuatro estambres fértiles— es *Celsia*.

14. VERBASCUM L. *Spec. Plant.* 1 : 177, 1753.

Género de unas 250 especies paleárticas, algunas que entran en la zona oriental de la India. Dos especies, *V. virgatum* Stokes y la especie tipo, están naturalizadas en la región.

Especie tipo: *Verbascum thapsus* L. (Europa. Oriente, Región Himalaya).

Tribu III. CALCEOLARIEAE Benth.

Benth., in DC. *Prodromus* 10: 204, 1846.

Corola bilabiada, con lóbulos enteramente unidos, inflados y cóncavos. Cáliz 4-partido. Hojas opuestas o verticiladas. Plantas herbáceas o subarborescentes. La tribu consiste principalmente del género *Calceolaria* L., que consta de unas 500 especies y constituye el género más grande de Scrophulariaceae del continente americano. En cambio el otro género de esta tribu, *Jovellana* Ruiz et Pav., es muy pequeño y con una distribución geográfica sumamente interesante.

15. CALCEOLARIA L., en *Kongl. Vet. Acad. Handl.* 31 : 288, 1770.

Gran género de 500 o más especies que se distribuyen desde el sud de México hasta la región más austral de América del Sud. Es un género estrictamente andino, y de lugares templados. Al sud de Chile

y de la Argentina descende hasta el nivel del mar, pero en los Andes peruanos y bolivianos, como en Ecuador, Colombia y Venezuela, se encuentra casi enteramente en las partes altas y frescas. Está ausente en las regiones montañosas más antiguas del este de América del Sud, tales como el planalto brasileño y el de Venezuela y Guayanas, aunque aparece en nuestras sierras pampeanas, tanto en Sierra de la Ventana en la provincia de Buenos Aires, como en Córdoba, La Rioja y Tucumán. Es uno de los géneros andinos más característicos, siendo más numerosas las especies en las porciones austral y central de los Andes y disminuyendo enormemente al norte del Ecuador. En los Andes boreales existen muchas especies endémicas, debido a la misma configuración física de la región.

Especie tipo: *Calceolaria pinnata* L. (Perú).

Referencias: Kraenzlin (1907) y Pennell (1945).

16. JOVELLANA Ruiz et Pav., *Fl. Peruv.* 1 : 12, tab. 18, 1798.

Género de muy pocas especies, arbustivas y herbáceas, muy cercanas a *Calceolaria* con una interesantísima distribución geográfica austral, ya que algunas especies son endémicas de Nueva Zelandia y otras crecen en Chile.

Especie tipo: *Jovellana punctata* R. et Pav. (Perú).

Referencia: Kraenzlin (1907).

Tribu IV. HEMIMERIDEAE Benth.

Bentham in Hook., *Comp. Bot. Mag.* 2: 13, 1835.

Corola muy zigomorfa, con tubo escasamente desarrollado. Labio inferior espolonado o giboso. Estambres 4. Cáliz 5-partido. Hojas opuestas. Constituye una tribu de unos 7 géneros, originarios de África del Sud (algunos como *Nemesia* y *Diascia*, a menudo cultivados en nuestros jardines) y otros de América neotropical como *Alonsoa* y *Angelonia*.

17. ANGELONIA Humb. et Bonp. *Pl. Aequin.* 2 : 92, 1809.

Género de unas 25 especies neotropicales desde México, Centro América, Venezuela, Brasil, Paraguay, Uruguay y noroeste argentino.

Especie tipo: *Angelonia salicariaefolia* H. et B. (América austral).

18. ALONSOA Ruiz et Pav., *Syst. Veg. Fl. Peruv. et Chil.* : 150, 1798.

Género de unas 10 especies originarias de las regiones templadas de la cordillera de América Central y Sud, desde México hasta Chile.

Especie tipo: *Alonsoa caulialata* R. et P. (Perú).

Referencia: De Wolf (1956).

19. BASISTEMON Turczaninow, *Bull. Imp. Soc. Nat. Mosc.* 1863 : 214, 1866. - *Hassleropsis* Chod. 1904.

Género emparentado con *Angelonia*, con 2 ó 3 especies de Colombia, Perú, Bolivia, Paraguay y noroeste argentino, donde crece *B. spinosus* (Chod.) Mold.

Especie tipo: *Basistemon bogotensis* Turcz. (Colombia).

Referencia: Chodat (1904).

Tribu V. RUSSELIEAE Pennell

Pennell, *Proc. Ac. Nat. Sc. Phil.* 72: 147, 1920.

Corola generalmente roja, poco zigomorfa, con lóbulos casi iguales y tubo desarrollado. Estigma capitado. Cápsula dehiscente hasta la base, septicida y llena de finos pelos entre las semillas. Semillas reticuladas, no aladas. Estambres 4, didínamos, con 1 estaminodio. Hojas en verticilos de 3. Tallo exangular. Tribu con dos géneros.

20. RUSSELIA Jacquin, *Enum. Pl. Carib.*: 25, 1760.

Género que comprende alrededor de 52 especies americanas, desde México hasta Perú, pero principalmente en México y América Central donde existen muchas especies endémicas. Es muy probable que *R. equisetiformis* Schlecht. et Cham., que ha sido encontrada creciendo espontáneamente en el noreste argentino, como también en Brasil y en muchas otras partes del mundo (China, Islas del Pacífico, India, Indonesia, además de Europa), escapa fácilmente de cultivos.

Especie tipo: *Russelia sarmentosa* Jacq. (América tropical).

Referencias: Robinson (1900) y Carlson (1957).

Tribu VI. ANTIRRHINEAE Chav.

Chavannes, *Monog. Antirrh.* 4: 73, 1833.

Corola muy bilabiada o personada, con tubo desarrollado, generalmente provista de espolón o giba en la base. Estambres 4, didínamos. Cápsula de dehiscencia poricida. Comprende alrededor de 10 géneros, la mayoría paleárticos, pero también representado en la región neártica. En el concepto de Pennell, esta tribu —por la presencia de tan acentuado zigomorfismo, espolón y gibas para el néctar y dehiscencia capsular muy modificada— constituiría la más evolucionada de las tribus. La tribu actual ANTIRRHINEAE es casi equivalente al género *Antirrhinum* linneano. Constituye un grupo de géneros muy relacionados, notables por el alto grado de complicación en la corola, pues en ella se encuentran bolsas o espolones, y un paladar que cierra el tubo. Además, la cápsula ha desarrollado un método propio de dehiscencia para cada género. Miembros de esta tribu han sido muy cultivados por la belleza de sus flores. Al mismo tiempo algunas especies son bastante agresivas y pueden naturalizarse con facilidad.

En esta tribu se incluyen los géneros paleárticos *Antirrhinum*, *Kickxia*, *Cymbalaria*, *Linaria* (género grande con especies en ambos hemisferios) y el género mexicano *Asarina*.

21. ASARINA Miller, Gard. ed. 7, 1759. (*Usteria* Cav., *Maurandya* Ort., *Lophospermum* D. Don).

Género esencialmente mexicano que comprende unas 16 especies principalmente neárticas y neotropicales, extendiéndose por la parte árida del sudoeste norteamericano, en México, Guatemala, Jamaica, Venezuela, Colombia, Ecuador y llegando hasta la Argentina, posiblemente por cultivo, donde se encuentran dos especies: *A. antirrhinifolia* (H. et B.) Penn. y *A. scandens* (Cav.) Penn. El único miembro europeo es la especie tipo que crece en España e Italia.

Especie tipo: *Antirrhinum asarina* L. (Italia) = *Asarina procumbens* Mill.

Referencias: Munz (1926), Pennell (1946) y DeWolf (1956).

22. KICKXIA Dumortier, *Fl. Belg.* : 35, 1827. (*Elatinoides* Wettst.).

Género paleártico que comprende alrededor de 30 especies, una de ellas, *K. elatine* (L.) Dum. se encuentra como adventicia en la provincia de Entre Ríos.

Especie tipo: *Antirrhinum elatine* L. (Alemania, Inglaterra, Francia e Italia).

23. CYMBALARIA Hill, *Brit. Herb.* : 113, 1757.

Género paleártico y mediterráneo de unas 10 especies, una de las cuales, *C. muralis* Gaertn., Mey. et Scherb. es adventicia en muros viejos y macetas.

Especie tipo: *Antirrhinum cymbalaria* L. (Francia, Holanda).

24. ANTIRRHINUM L., *Spec. Plant.* 2 : 612, 1753.

Género que comprende alrededor de 30 especies, originario de dos regiones áridas remotas, es decir, de las porciones occidentales de las regiones paleártica y neártica. La única especie que se encuentra frecuentemente en esta región, *A. majus* L., es cultivada en casi todos los jardines y a veces escapa de cultivo.

Especie tipo: *Antirrhinum majus* L. (Europa austral).

25. LINARIA Miller, *Gard. Dict.* ed. 4 : 2, 1754.

Género que comprende alrededor de 175 especies, casi exclusivamente de la región paleártica y mediterránea pero con tres especies neárticas, indígenas de América del Norte, llegando una de ellas, *Linaria texana* Scheele, hasta esta región. Muchas especies son cultivadas, con frecuencia escapando de cultivos y convirtiéndose en malezas como en el caso de *L. vulgaris*.

Especie tipo: *Antirrhinum linaria* L. (Europa).

Referencia: DeWolf (1956).

Subfamilia **Rhinantoideae**

Corola con los lóbulos inferiores externos en el pimpollo.

Tribu VII. DIGITALEAE Benth.

Bentham, in DC. *Prodromus* 10: 448, 1846.

Plantas perennes, hojas generalmente alternas y radicales. Cáliz generalmente 5-partido. Corola tubulosa de limbo casi entero. Anteras divaricadas. Cápsula leñosa, septicida.

Es una tribu pequeña, quizás enteramente paleártica, que comprende sólo los géneros *Digitalis* y *Rehmania* (de Asia Oriental) ambos representados en nuestro país por especies cultivadas. Como ya se ha mencionado anteriormente, Pennell (1935) excluyó los géneros *Scoparia* y *Capraria* de esta tribu por considerarlos pertenecientes a las GRATIOLEAE y con los géneros *Veronica*, *Hebe*, *Synthiris*, *Sibthorpia* y *Ourisia* constituyó una tribu aparte, VERONICEAE. *Ourisia* en realidad combina caracteres de DIGITALEAE con los de VERONICEAE y Edwin (1967) ha propuesto una nueva tribu OURISIEAE.

La tribu de las DIGITALEAE se considera como la más primitiva entre las SCROPHULARIACEAE-RHINANTOIDEAE.

26. DIGITALIS L., *Spec. Plant.*, 2 : 621, 1753.

Género de unas 30 especies euroasiáticas, una de ellas, *D. purpurea* L., naturalizada tanto en la región del Parque Nacional de Nahuel Huapi como en los bosques de alisos del noroeste argentino y en Chile.

Especie tipo: *Digitalis purpurea* L. (Europa).

Tribu VIII. VERONICEAE Benth.

Bentham, in DC, *Prodromus* 10: 456, 1846.

Corola pequeña, 2-5 mm de largo, con lóbulos posteriores unidos. Estambres 2, desarrollándose solamente el par látero-posterior. Cápsulas generalmente no leñosas, de dehiscencia loculicida. Semillas chatas.

Comprende alrededor de 15 géneros originarios de latitudes templadas y regiones altas de montañas tropicales. La mayor parte de los géneros asignados por Bentham y Hooker (1876) y Wettstein (1895) a la tribu de las DIGITALEAE, pertenecen a la tribu VERONICEAE según Pennell. En la región estudiada, esta tribu está representada por los géneros *Hebe*, *Veronica*, *Sibthorpia* y *Ourisia*.

27. SIBTHORPIA L., *Spec. Plant.* 2 : 631, 1753.

Pequeño género de unas 6 especies distribuidas en varias partes del mundo, tanto en Africa y Asia, como en Europa, América Central y Sud. En la Argentina crecen dos de las especies: *S. conspicua* Diels y *S. repens* (Mutis ex L.) O. K.

Especie tipo: *Sibthorpia europea* L. (Europa occidental).

Referencia: Hedberg, O. (1955).

28. *VERONICA* L., *Spec. Plant.* 1 : 9, 1753.

Género muy grande, de unas 250 especies, la mayoría de la región paleártica, constituyendo uno de los géneros característicos de la vegetación europea. Sólo 15 de las especies son neárticas y algunas más se encuentran en las regiones templadas del hemisferio sud o en las regiones montañosas de los trópicos americanos. Una subespecie neártica *V. peregrina* subespecie *xalapensis* (H.B.K.) Penn., constituye una de las Escrofulariaceas más comunes en el país. Además existen varias especies adventicias muy comunes en toda América Austral. Algunas son objeto de cultivo.

Especie tipo: *Veronica officinalis* L. (Europa, Asia Menor y Asia Boreal).

Referencia: Pennell (1921).

29. *HEBE* Comm., ex Juss., *Gen. Plant.* : 105, 1789.

Género de distribución austral con la mayoría de las especies endémicas de Nueva Zelandia, varias en Tasmania, sudeste de Australia y Nueva Guinea y dos que crecen en América Austral incluyendo las Islas Malvinas. Consta de alrededor de 100 especies conocidas, la mayoría arbustivas o pequeños árboles, caracterizados por las flores muy semejantes a las de *Veronica*, pero dispuestas en racimos axilares. En nuestro país crece, además de la especie tipo, *H. blanda* (Cham.) Penn. y *H. salifolia* (Fort.) Pennell, como también varias formas híbridas en cultivo.

Especie tipo: *Hebe magellanica* Gmelin (Región magallánica) = *H. elliptica* (Fort.) Pennell.

Referencia: Allan (1961).

30. *OURISIA* Juss., *Gen. Plant.* : 100, 1789.

Género de unas 24 especies con interesante distribución en el hemisferio austral. La mayoría de las especies crecen en las regiones húmedas y algo elevadas de la cordillera andina, desde Colombia hasta Tierra del Fuego, pero otro grupo de especies es endémico de Nueva Zelandia y Tasmania.

Especie tipo: *Ourisia magellanica* Gaertn. (Región magallánica).

Tribu IX. BUCHNEREAE Benth.

Bentham, in DC. *Prodromus* 10: 494, 1846.

Corola con 5 lóbulos patentes. Estambres 4, didínamos, con anteras paralelas. Alrededor de 30 géneros de las zonas tropicales y templado-cálidas de ambos hemisferios. Esta tribu comprende una de las asociaciones más naturales de géneros. Bajo el nombre de BUCHNEREAE se incluye también la tribu GERARDIEAE de Bentham en el *Prodromus* de De Candolle a la vez que es equivalente a la tribu GERARDIEAE presentada por Bentham y Hooker en *Genera Plantarum* y Wettstein en *Planzenfamilien*. Pennell eligió este nombre porque *Buchnera* — género en el cual se basa — no tendría complicaciones taxonómicas, a diferencia de *Gerardia* que fue un nombre originariamente dado en parte a una *Acanthaceae*. En esta tribu se incluye, para la región estudiada, *Escobedia*, *Melasma* y *Alectra*, además de *Buchnera* y *Gerardia*.

31. ESCOBEDIA R. et Pav., *Syst. Veg. Fl. Peruv. et Chil.* : 159, 1798.

Género de unas 15 especies neotropicales, encontrándose desde México y América Central hasta el sud del Brasil, Paraguay y norte argentino, donde crece *E. curialis* (Vellozo) Pennell.

Especie tipo: *Escobedia scabrifolia* R. et Pav. (América tropical).

Referencia: Pennell (1931).

32. MELASMA Bergius, *Descr. Pl. Cap.* : 162, tab. 3, fig. 4. 1767.

Género del cual se ha segregado el género *Alectra*. Se conocen unas 5 ó 6 especies distribuidas en Centro y Sud América, además de Africa del Sud y Central. La especie *M. rhinanthoides* (Cham.) Benth. crece en Paraguay, sur del Brasil y norte argentino.

Especie tipo: *Melasma scabrum* Berg. (Africa del Sud).

Referencia: Melchior (1940).

33. ALECTRA Thunberg, *Pl. Nov. Gen.* : 81, 1784.

Género que comprende unas 50 especies, descriptas principalmente para Africa tropical y Sud y también Madagascar, Arabia, todo el sud y sudeste de Asia hasta Filipinas, pero dos especies crecen en América del Sud desde las Antillas, Venezuela y Guayanas hasta Paraguay

y Brasil, en la provincia de Rio Grande do Sul. (*A. stricta* Benth. y *A. melampyroides* (L. C. Rich) O. K.)

Especie tipo: *Alectra capensis* Thunb. (Africa del Sud).

Referencia: Melchior (1941).

34. GERARDIA Benth., in DC. *Prodromus* 10 : 514, 1846.

Género americano de unas 60 especies de las regiones neártica y neotropical, en latitudes templadas de Norte y sud América, bajando algo en los trópicos en las zonas de pastos. Crecen desde Canadá hasta Patagonia preferentemente en la parte oriental del continente, aunque también se encuentran en la altiplanicie mexicana y en la región andina, llegando en Chile hasta la costa del Pacífico. Falta en las montañas desde Guatemala hasta Perú.

Especie tipo: *Gerardia purpurea* L. (América del Norte).

Referencia: Pennell (1929).

35. BUCHNERA L., *Spec. Plant.* 2 : 630, 1753.

Género de alrededor de 100 especies principalmente de las regiones tropicales y subtropicales de Viejo Mundo (Africa y Asia). En el continente americano se encuentran 16 especie: existe una localidad en Canadá, luego por el este de Estados Unidos hasta Florida, los estados del Golfo, por México, América Central y Sud con excepción de Chile. También está representado por 3 especies en las Antillas.

Especie tipo: *Buchnera americana* L. (América del Norte).

Referencia: Philcox (1965).

Tribu X. EUPHRASIEAE Benth.

Benth., in DC. *Prodromus* 10: 526, 1846.

El labio posterior de la corola es cóncavo y erecto formando una gálea. Estambres comúnmente unidos por las anteras. Sépalos 5, pero a menudo uno está ausente y el resto se une lateralmente. Plantas a menudo parásitas de raíces. Constituyen una tribu muy natural, a la vez que la más evolucionada de la subfamilia RHINANTOIDEAE. Comprende alrededor de 30 géneros, principalmente de la zona templada del hemisferio boreal, pero también en las zonas montañosas de los trópicos de ambos hemisferios (región etiópica) y en la zona templado-austral en América del Sud y Nueva Zelandia.

36. CASTILLEJA Mutis, in Linn. f., Suppl. Syst. Veg. : 47, 1781.

Género con alrededor de 150 a 200 especies, la mayoría del Nuevo Mundo. Según Pennell (1935) su centro de dispersión se encontraría en la parte occidental de Norte y Centro América, aunque está bien representado en América del Sud, principalmente en la zona andina. Existe una subespecie, *C. pallida* (L.) Kunth subsp. *arctica* (Kryl. et Sarg.) Hult. que se extiende por todo el norte de Asia (Siberia).

Especie tipo: *Castilleja fissifolia* L. f. (Colombia).

Referencia: Eastwood (1901).

37. BARTSIA L., Spec. Plant. 2 : 602, 1753 (excluida *Bartsia trixago* = *Bellardia trixago*).

Género de unas 36 especies, predominantemente americanas y andinas, desde Venezuela hasta Chile Central. Existen 3 especies europeas y 3 abisinicas. Una de las especies europeas (a veces segregada como género *Alicosta*), tiene una distribución muy curiosa en todo el norte europeo, Groenlandia y península del Labrador, además de las altas montañas del sud y centro de Europa.

Especie tipo: *Bartsia coccinea* L. (América del Norte).

Referencia: Weddell (1857).

38. BELLARDIA Allioni, Fl. Pedem. 1 : 61, 1785 (*Trixago* Stev.).

Género europeo, con 2 especies solamente, que se hallaban incluídas anteriormente en el género *Bartsia*. Wettstein (1895) ha separado a *B. trixago* y *B. carnea* Griseb., para reconstituir este antiguo género de Allioni. La primera especie, que sería la especie tipo, constituye una adventicia bastante común, principalmente en la provincia de Buenos Aires.

Especie tipo: *Bartsia trixago* L. (Europa, Africa del Norte).

Referencia: Wettstein (1895).

39. EUPHRASIA L., Spec. Plant. 2 : 604, 1753.

Género de unas 200 especies de las regiones templadas y frías de ambos hemisferios. Du Rietz (1940) considera que tiene una distribución bipolar con una conexión transtropical. La mayoría de las especies son euroasiáticas, pero también se extienden por la parte boreal de América del Norte, desde Terranova hasta Alaska. Existe otro grupo de especies endémicas de Australia y Nueva Zelandia directamente em-

parentadas con las especies que habitan en la zona andina de América del Sud e Isla de Juan Fernández, que quizás constituyan un centro secundario austral. La conexión transtropical se realiza por las altas cumbres de Nueva Guinea, Ceram, Célebes, Borneo, Luzón y Formosa.

Especie tipo: *Euphrasia officinalis* L. (Región boreal, templada y ártica).

Referencia: Wettstein (1896).

40. ORTHOCARPUS Nuttall, *Gen. N. Amer. Plant.* 2 : 56, 1818.

Género muy emparentado con *Castilleja*, de unas 25 a 30 especies, principalmente del noroeste norteamericano. Una especie, *O. laciniatus* (H. et A.) Keck, llega hasta Chile central por la región andina sudamericana.

Especie tipo: *Orthocarpus luteus* Nutt. (Missouri, U.S.A.).

Referencia: Keck (1927).

DISCRIMINACION DE LOS GENEROS SEGUN SUS CENTROS DE ORIGEN
Y EXPANSION

La distribución de los géneros de Escrofulariáceas presenta muchos puntos de interés y por ello se ha creído conveniente presentar mapas que muestran la distribución de los géneros representados en el sur del continente americano. Según el ensayo de Good (1961) sobre distribución de las plantas, los géneros pueden ser considerados como la categoría más natural y de mayor significado para la comprensión de las relaciones espaciales de los vegetales. Desde este punto de vista, su valor es incluso superior al de las especies, que si bien son muy importantes para los análisis estadísticos, tienen el inconveniente de que no suministran una visión clara de la distribución de grupos que tengan algún antecesor común.

De acuerdo con las agrupaciones climático-geográficas de Good (1961), el tratamiento de los géneros puede intentarse sobre la base de los siguientes tipos: cosmopolitas, tropicales, mesotérmicos, andinos, australes, discontinuos, endémicos y adventicios.

GÉNEROS COSMOPOLITAS

El reconocimiento de estos géneros es generalmente difícil, pues debe tenerse en cuenta no sólo su amplitud geográfica sino también el hecho

fundamental de que posean cantidades más o menos equivalentes de géneros localizados en las principales regiones del mundo. Esta doble condición rara vez se cumple, de modo que la mayoría de los géneros que figuran en la literatura como cosmopolitas son en realidad *subcosmopolitas*.

El único género de Escrofulariáceas, LIMOSELLA (12 sp.) que es comúnmente considerado como cosmopolita, en realidad debería ser considerado subcosmopolita a causa de su pequeñez, a la cual se agrega el hecho de que las especies se distribuyen exclusivamente en habitats acuáticos.

GÉNEROS TROPICALES

Nuevamente, la caracterización de los géneros tropicales puede presentar dificultades, a causa de que las especies pueden haberse difundido a otras regiones, ya sea como malezas o aprovechando sus habitats semi-acuáticos.

a) Géneros pantropicales

Incluimos en esta categoría a los géneros que se hallan difundidos por las regiones tropicales, sin que tengan en ellas el carácter de malezas.

Dentro de este grupo se encuentra en primer lugar BUCHNERA (100 sp.) que si bien es del Viejo Mundo es también bastante frecuente en la zona neotropical. El otro género, ALECTRA (41 sp.), no llena tan bien la condición de pantropicalismo; de origen africano, cuenta únicamente con dos especies en la región neotropical y una en Asia meridional.

El género LINDERNIA (45 sp.), tiene su centro de origen en la región paleotropical, pero por su habitat semiacuático se ha difundido a la zona neotropical y también a las regiones templadas del nuevo y viejo mundo. Esencialmente, LINDERNIA es un género de zonas costeras y aguas interiores. Otro tanto sucede con STEMODIA (40 sp.), que aunque principalmente neotropical se ha extendido por los habitats húmedos de la región paleotropical y por zonas templadas de América y Asia, llegando hasta Australia.

b) Géneros neotropicales

Son en total ocho. En base a su distribución geográfica, es posible subdividirlos en dos grandes grupos, según que sean exclusivos del continente americano o se hayan extendido a otras regiones.

Los géneros exclusivamente americanos son: ANGELONIA (25 sp.), MECARDONIA (15 sp.) y ESCOBEDIA (15 sp.), que aunque originarias de Sud América, se extienden hasta América del Norte. Un cuarto género, neotropical, exclusivamente sudamericano es BASISTEMUM (3 sp.).

Los otros cuatro géneros se han difundido a otras partes del mundo como adventíceas o invasoras. Este es el caso de BACOPA (960 sp.), que se halla representado en lugares húmedos, con una especie cosmopolita (*B. monnieri*). SCOPARIA (20 sp.) constituye un caso especial, pues posee una especie (*S. dulcis*), ruderal y cosmopolita. MELASMA, género del cual se ha separado ALECTRA, está reducido a cinco o seis especies, preferentemente neotropicales, pero con algunas en Africa del Sur. El cuarto género, CAPRARIA (5 sp.) si bien es casi totalmente neotropical, tiene una especie (*C. biflora*) que se ha naturalizado en las islas de Cabo Verde y en el continente africano.

GÉNEROS MESOTÉRMICOS

Como sucede con los géneros anteriores, las delimitaciones climaticogeográficas presentan algunos serios inconvenientes. Efectivamente, algunos géneros de regiones templadas pueden penetrar y atravesar las zonas tropicales a lo largo de cadenas montañosas y, en consecuencia, suelen tener apariencia de géneros cosmopolitas. Otros, en cambio, tienen una distribución aparentemente disyunta. Estos últimos serán tratados separadamente.

En base a su origen, dividimos los géneros mesotérmicos en paleárticos y neárticos.

a) Los géneros templados paleárticos son dos: VERONICA (250 sp.), uno de los géneros característicos de la vegetación europea, con 15 especies neárticas, una de las cuales llega hasta Argentina; además, hay varias adventicias europeas difundidas en todo el continente americano y algunas especies americanas en las regiones montañosas de los trópicos y regiones templadas del hemisferio sur. LINARIA (175 sp.) es de la región paleártica mediterránea, pero cuenta con tres especies neárticas, una de las cuales llega a Argentina.

b) Los *géneros mesotérmicos neárticos* son cinco: GRATIOLA, CASTILLEJA, MICRANTHEMUM, ASARINA y RUSSELIA. GRATIOLA (20 sp.) se encuentra en las regiones templadas de ambos hemisferios, incluyendo Nueva Zelandia y Australia. En los trópicos vive en zonas montañosas, pero siempre en ambientes húmedos. CASTILLEJA (200 sp.), preferentemente de América del Norte y Central, entra en Asia septentrional y llega además por la zona andina hasta las zonas bajas del Sud de Brasil y provincia de Buenos Aires. Los tres géneros restantes tienen especies que llegan hasta América austral: MICRANTHEMUM (3 sp.), de la región atlántica; ASARINA (16 sp.), de regiones algo áridas, con una especie en Europa y algunas, probablemente naturalizadas por cultivo, en varias partes de América del Sur; y RUSSELIA (52 sp.), principalmente de México y Centro América, que llega a estas regiones como el género anterior, posiblemente también por causas similares.

GÉNEROS ANDINOS

De los tres géneros andinos, ALONSOA (7 sp.) y ORTHOCARPUS (30 sp.) lo son estrictamente, aunque no llegan hasta Argentina, sino a Chile central. El tercer género andino, y el más importante en América del Sud, es CALCEOLARIA (500 sp.), cuya área va desde el sur de México hasta la parte más austral de América del sur. En las regiones tropicales, crece en las zonas altas y sólo en la región austral descende hasta el nivel del mar.

GÉNEROS AUSTRALES

Estos géneros, de la región templada austral, tienen mucho interés por sus conexiones antárticas. HEBE (100 sp.), en su mayoría de Nueva Zelandia, pero con algunas especies en Tasmania, Sud de Australia, Nueva Guinea y dos que llegan hasta la región magallánica. OURISIA (24 sp.), de la región andina, desde Colombia a Tierra del Fuego, y además en Nueva Zelandia y Tasmania. JOVELLANA (9 sp.), pequeño género emparentado con CALCEOLARIA, con una o dos especies chilenas y el resto en Nueva Zelandia.

GÉNEROS DISCONTINUOS

El interesante grupo de géneros discontinuos, que ofrecen una serie de incógnitas sobre su distribución fitogeográfica, no siempre son fáciles de caracterizar, pues según los criterios empleados por los dis-

tintos autores, un cierto género puede a veces figurar como continuo y a veces como discontinuo.

En nuestro caso, hemos restringido la agrupación a aquellos géneros que son evidentemente discontinuos.

La distribución más interesante posiblemente la ofrece EUPHRASIA (100 sp.), que según Du Rietz (1940) tendría una distribución bipolar, con una serie de especies euroasiáticas y neárticas y otras australes, de la región andina y de Australia y Nueva Zelanda, emparentadas entre sí, con una conexión transtropical con una serie de especies sobre las altas cumbres de Nueva Guinea y de varias otras islas de Indonesia, como también Filipinas y Formosa.

SIBTHORPIA (6 sp.) es, en cambio, un género preferentemente paleotropical, que se halla distribuido en Europa, Africa, Asia, América Central y América del Sur.

Propios de regiones templadas son los tres géneros discontinuos restantes. BARTSIA (36 sp.) es predominantemente del continente americano, en la región andina, pero existen tres especies europeas y tres africanas, y una de las especies europeas (*B. alpina*), tiene una distribución muy particular en toda la región ártica de Europa, Groenlandia hasta la Península del Labrador. GERARDIA (60 sp.), es de área más restringida, pues sólo se halla en América del Norte y América del Sur, faltando por completo en la parte septentrional de América del Sur.

De distribución mucho más amplia es MIMULUS (80 sp.), que es preferentemente americano, pero está también representado en Eurasia, Australia y aún Nueva Guinea. Aunque su centro de origen es la porción occidental de América del Norte, un gran número de especies llega por la zona andina hasta nuestra región y varias especies se han naturalizado en muchos lugares del mundo.

GÉNEROS ENDÉMICOS O DE ÁREAS RESTRINGIDAS

Están representados por GEOCHORDA, con una sola especie del sur del Brasil, Uruguay y noreste argentino, y por MONTEA (3 sp.) y MELOSPERMA que son centroandinos.

GÉNEROS ADVENTICIOS

Especies como: *Antirrhinum majus*, *Bellardia trixago*, *Cymbalaria muralis*, *Digitalis purpurea*, *Kicksia elatine*, *Verbascum virgatum* y *V. thapsus*, que se encuentran en nuestras floras, son especies totalmente

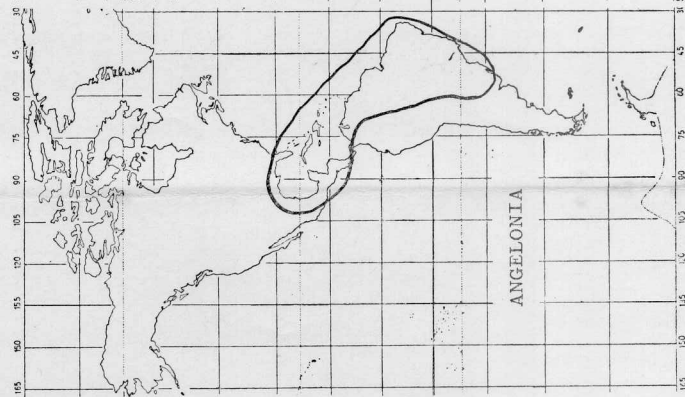
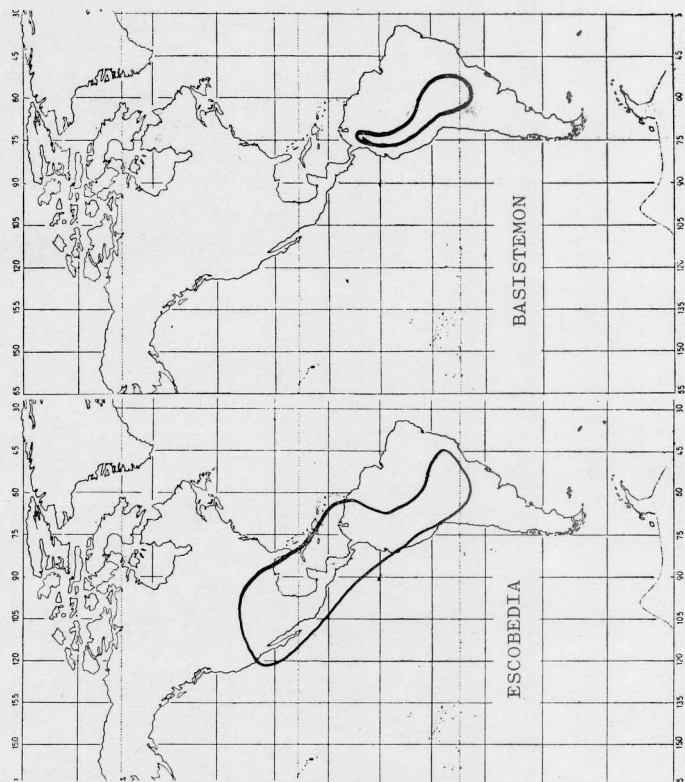
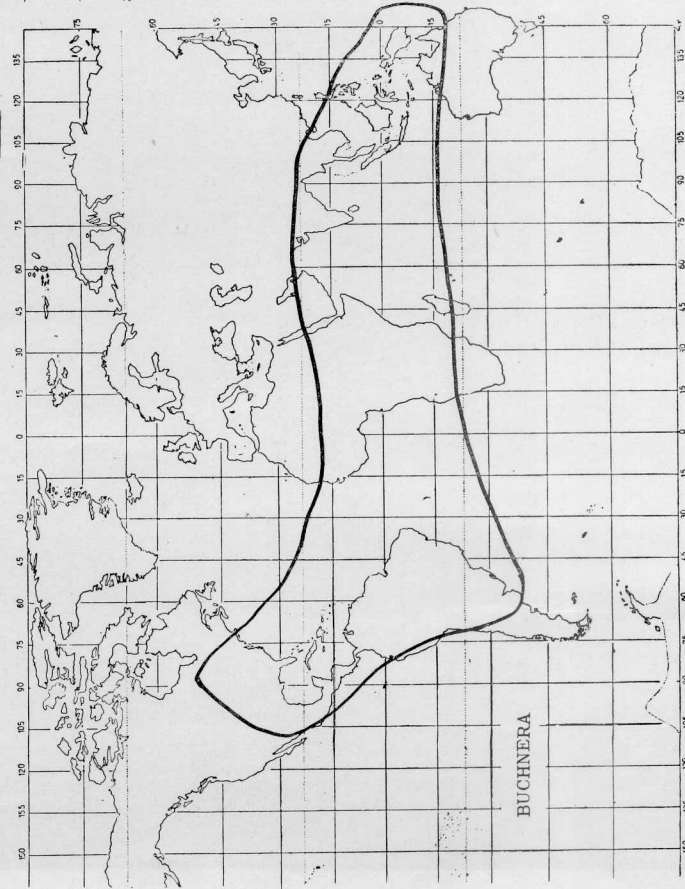
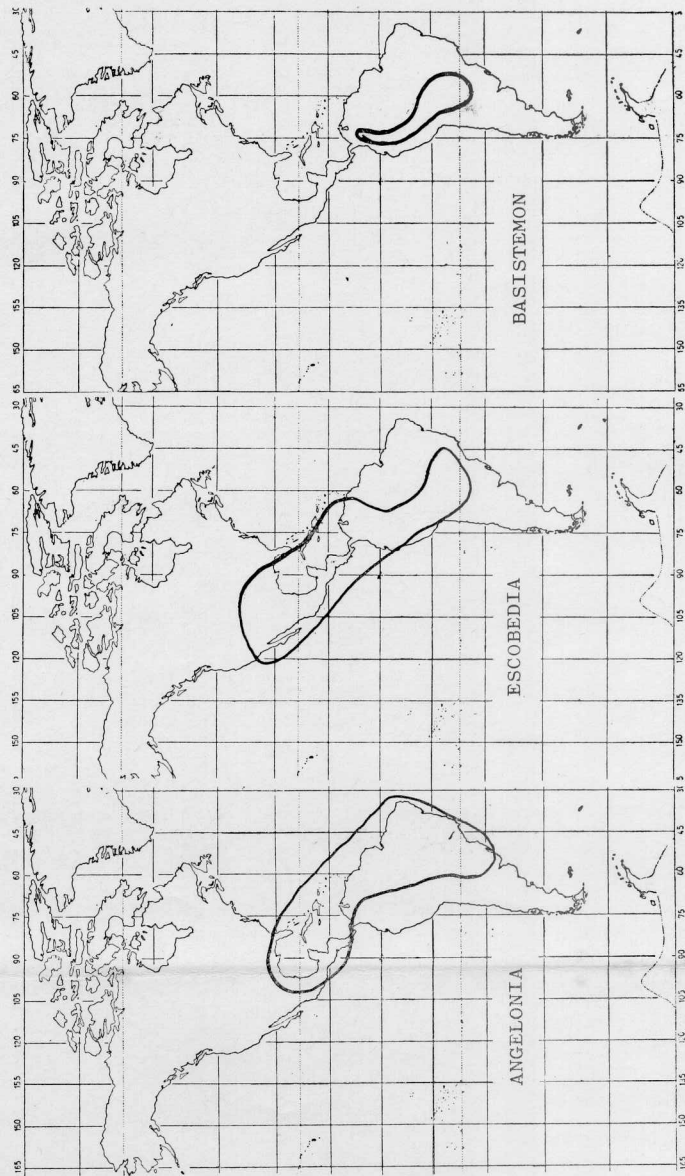
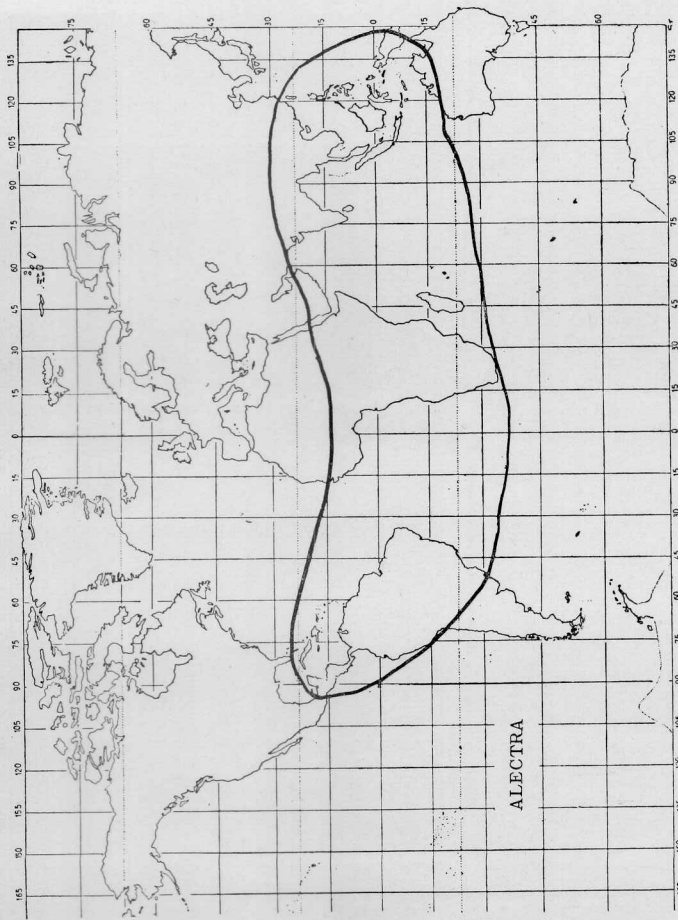
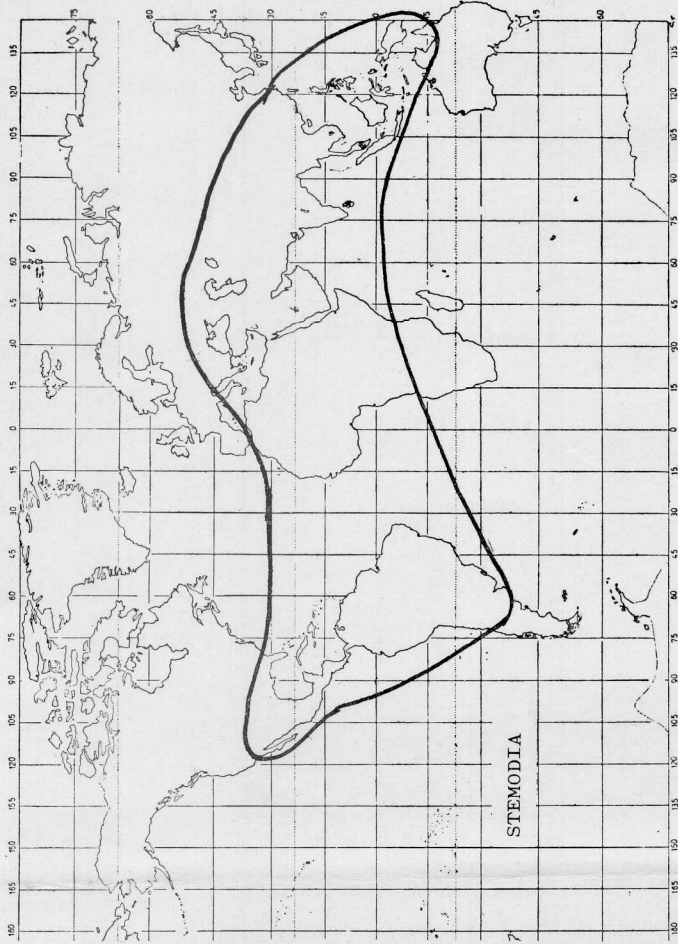
adventicias, representantes de géneros exclusivos del Viejo Mundo, difundidos en su mayor parte por cultivos, de los cuales se han escapado.

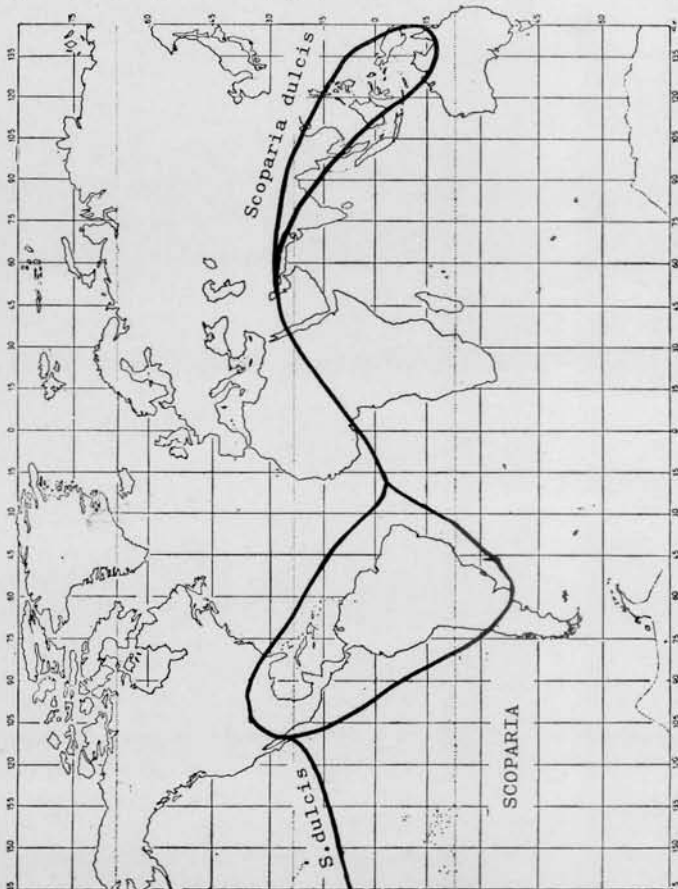
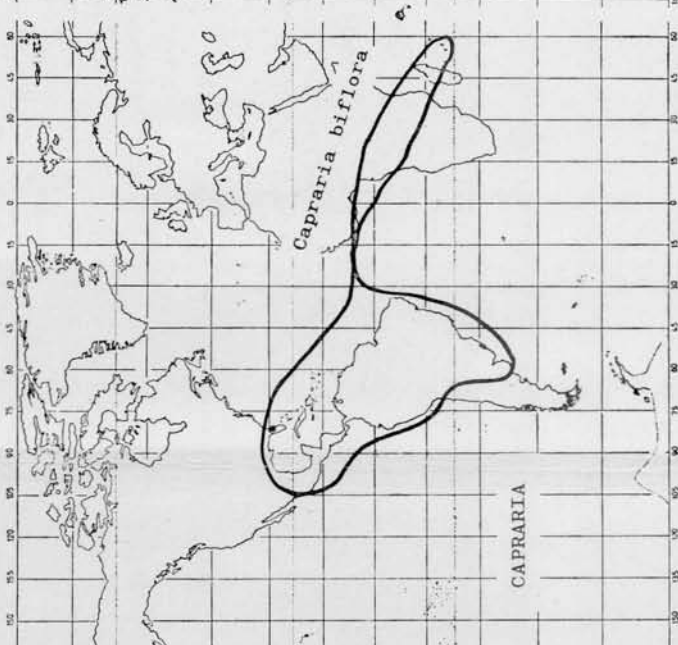
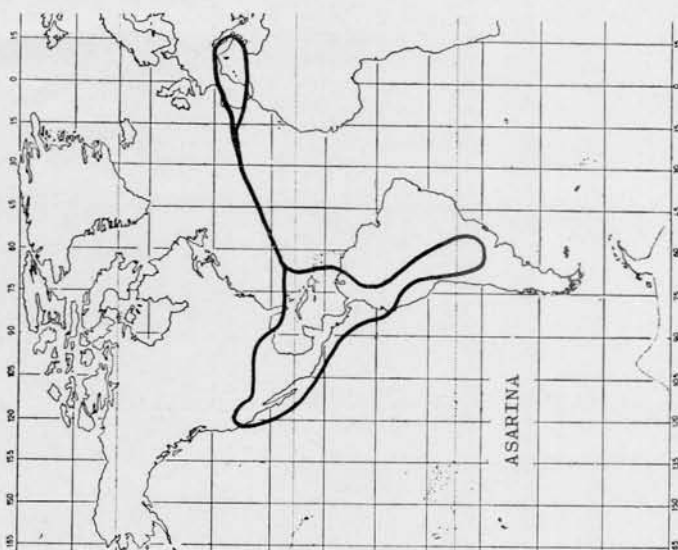
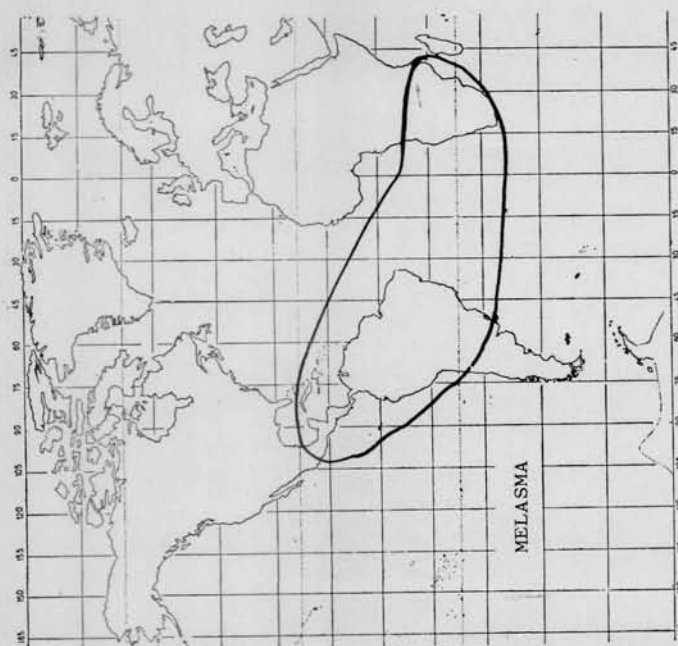
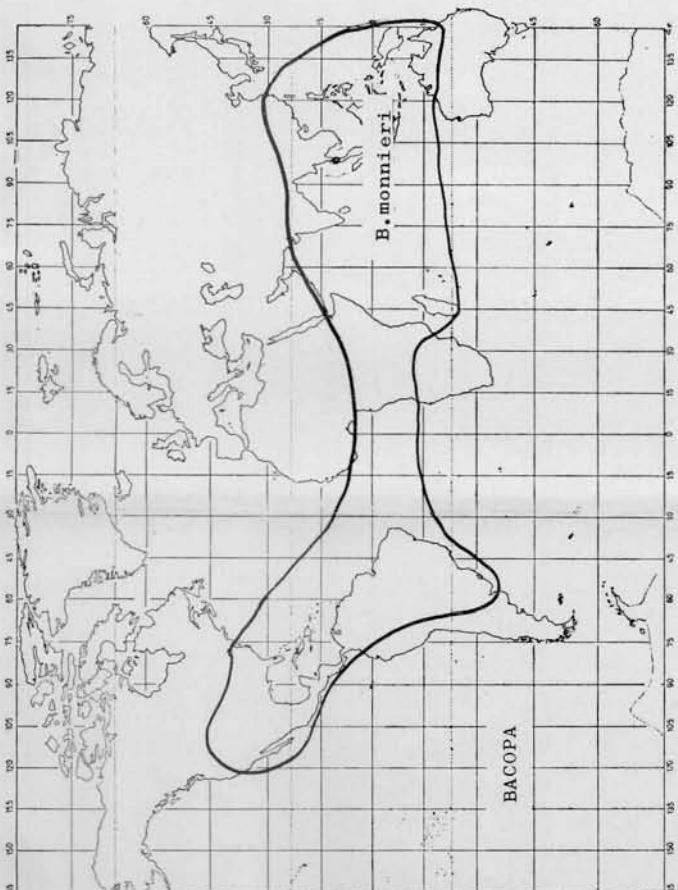
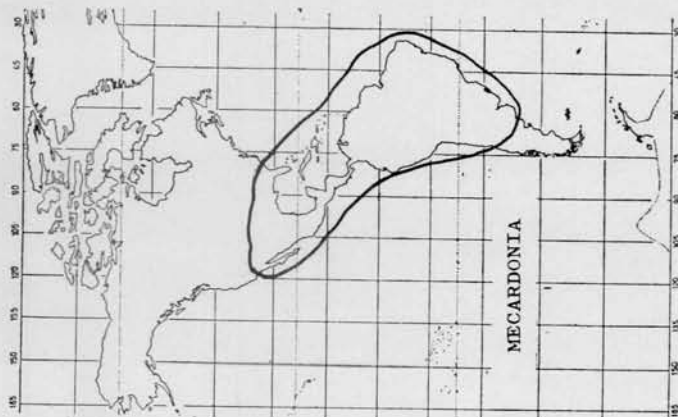
Ante la distribución de las Escrofulariáceas sudamericanas, el botánico se siente tentado de formular hipótesis para explicar las causas de la distribución actual de los géneros. Con todo, una tentativa de este tipo resultaría algo aventurada, por lo menos hasta que se trabaje con mayor detalle, tanto en los factores de la distribución como en los problemas de las plantas en sí. Igualmente, cabe esperar que la información paleontológica permita llenar algunos claros y ampliar la visión de la distribución de las plantas. Por último, es de esperar que contribuciones similares sobre otras familias permitan ir comprendiendo mejor la mecánica y la dinámica de la distribución de las plantas, para poder de este modo obtener, finalmente, una visión total.

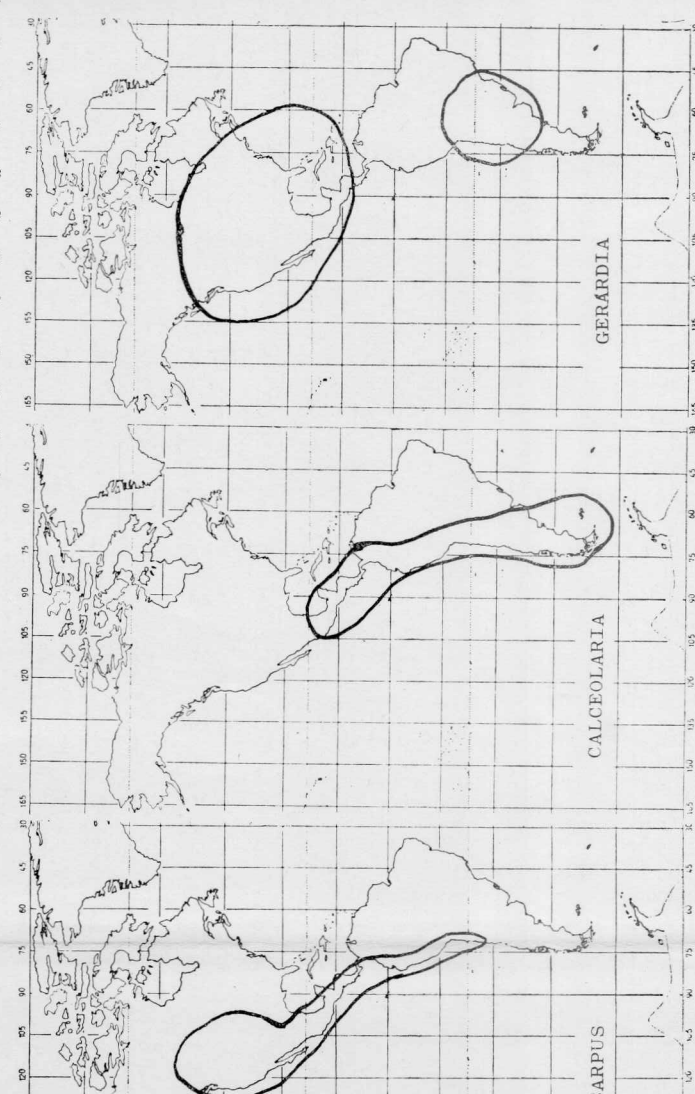
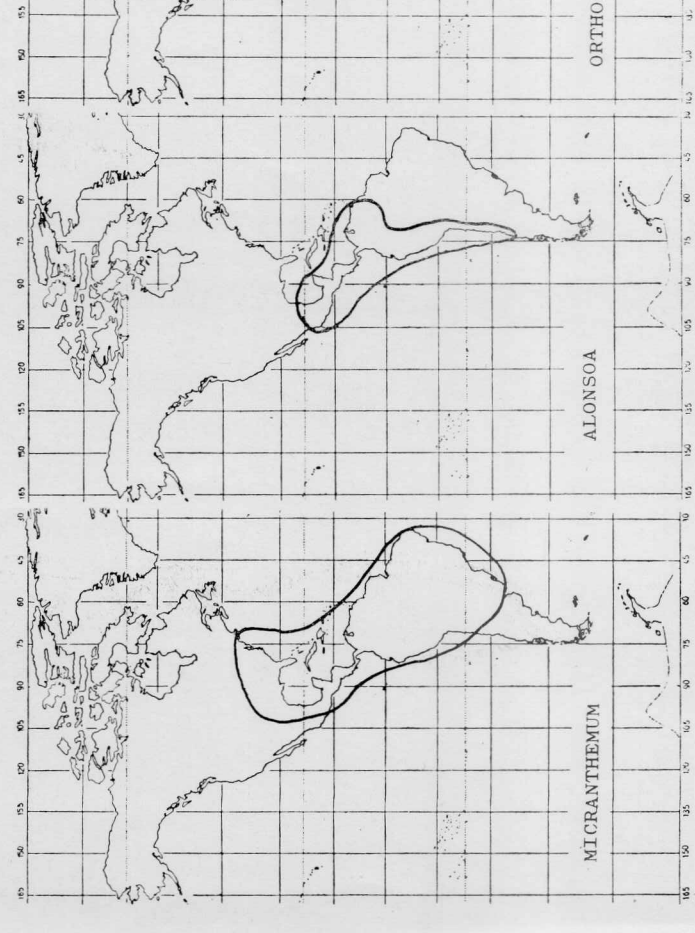
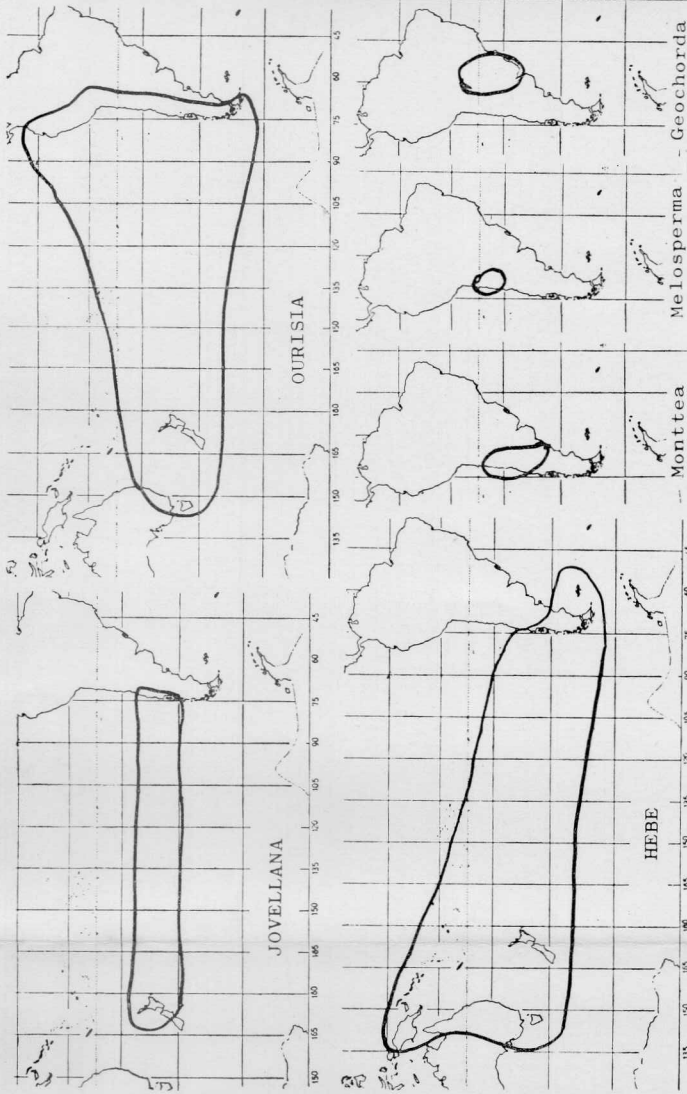
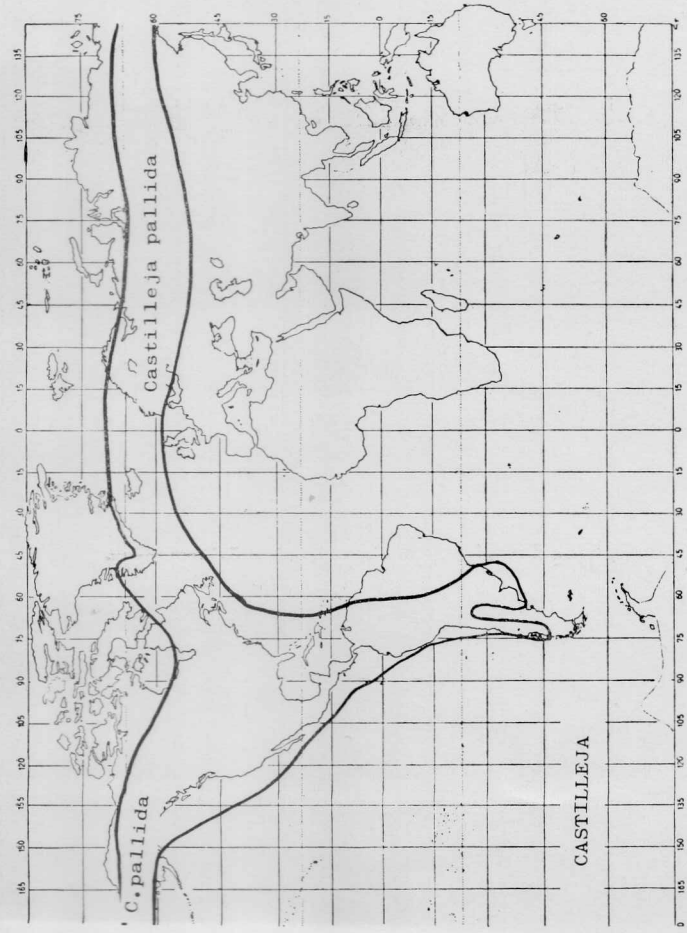
BIBLIOGRAFIA

- ALLAN, H. H., 1961. *Flora of New Zealand* 1: 885-952.
- BENTHAM, G., 1846. *Scrophulariaceae* in De Candolle, *Prodromus* 10: 186-586.
- BENTHAM, G. et J. D. HOOKER, 1876. *Scrophularineae* in *Genera Plantarum* 2: 913-980.
- CARLSON, M. C., 1957. *Monograph of the Genus "Russelia" (Scrophulariaceae)* in *Fieldiana (Botany)* 29 (4): 231-242.
- CHODAT, R., 1904. "Hassleropsis", in *Bull. Herb. Boiss. (ser. 2)*, 4: 28.
- 1907-1908. *Etude critique des genres "Scoparia" L., et "Hasslerella" Chod.*, in *Bull. Herb. Boiss. (ser. 2)*, 8: 1-16, 85-89.
- DE WOLF, G. P., 1956. *Notes on Cultivated Scrophulariaceae, "Antirrhinum" and "Asarina"*, in *Baileya* 4 (2): 55-68.
- DU RIETZ, G. E., 1940. *Problems of Bipolar Distribution* in *Acta Phytog. Suecica* 13: 215-282.
- EASTWOOD, A., 1909. *Synopsis of the Mexican and Central American Species of "Castilleja"*, in *Contr. Gray Herb. Harv. Univ.* 36: 563-591.
- EDWIN, G., 1967. *Preliminary notes on the Scrophulariaceae of Peru*, in *Fieldiana (Botany)* 31 (8): 225-231.
- FRIES, R. E., 1906. *Systematische Uebersicht der Gattung "Scoparia"* in *Ark. Bot. Stock.* 6 (9): 1-31.
- GLÜCK, H., 1934. "Limosella". *Studien. Beiträge zur Systematik, Morphologie und Biologie der Gattung "Limosella"*, in *Engler, Bot. Jahrb.* 66 (5): 488-566.
- GOOD, R., 1964. *The Geography of the Flowering Plants*, 3rd. ed.
- GRANT, A. L., 1924. *A Monograph of the Genus "Mimulus"*, in *Ann. Mo. Bot. Gard.* 11: 99-388.
- GUPPY, H. B., 1917. *Plants, Seeds and Currents in the West Indies and the Azores*.
- HEDBERG, O., 1955. *A Taxonomic Revision of the Genus "Sibthorpia"*, in *Bot. Not.* 108: 161-183.

- KECK, D. D., 1927. *A Revision of the Genus "Orthocarpus"*, in *Proc. Cal. Acad. Sc.*, ser. 4, 16 (17): 517-571.
- KRAENZLIN, F., 1907. *Scrophulariaceae-Antirrhinoideae-Calceolarieae*, in Engler, *Pflanzenreich* 28 (IV, 257 c).
- MELCHIOR, H., 1940. *Beitrage zur Kenntnis der Gattung "Melasma"*, in *Notizbl. Bot. Gard. Mus. Berlin-Dahlem*, 15: 119-127.
- 1941. *Die Gattung "Alectra" Thunb.* in *Notizbl. Bot. Gard. Mus. Berlin-Dahlem*, 15: 423-447.
- MIERS, J., 1853. *On Two Genera of Plants from Chile*, in *Trans. Linn. Soc. London*, 21: 141-148.
- MINOD, M., 1918. *Contribution a l'etude du genre "Stemodia" et du groupe des Stémодиées en Amerique* in *Bull. Soc. Bot. Gen.*, II, 10: 155-252.
- MUKERJEE, S. K., 1945. *A Revision of the Indo-Burmese Species of "Lindernia" Allioni*, in *Journ. Indian Bot. Soc.* 24: 127-134.
- MUNZ, P. A., 1926. *The Antirrhinoideae-Antirrhineae of the New World*, in *Proc. Cal. Acad. Sc.*, ser. 4, 15 (12): 323-397.
- PENNELL, F. W., 1921. *"Veronica" in North and South America*, in *Rhodora* 23: 1-22, 29-41.
- 1929. *"Agalinis" and Allies in North America*, in *Proc. Acad. Nat. Sc. Phila.*, 81: 11-249.
- 1931. *"Escobedia" a Neotropical Genus of the Scrophulariaceae*, in *Proc. Acad. Nat. Sc. Phila.*, 83: 411-426.
- 1935. *The Scrophulariaceae of Eastern Temperate North America*, in *Monographs Acad. Nat. Sc. Phila.*, 1: 1-650.
- 1945. *The Genus "Calceolaria" in Southeastern Peru*, in *Proc. Acad. Nat. Sc. Phila.*, 97: 137-177.
- 1946. *Reconsideration of the "Bacopa-Herpestis" Problem of the Scrophulariaceae*, in *Proc. Acad. Nat. Sc. Phila.*, 98: 83-98.
- 1947. *Some Hitherto Underscribed Scrophulariaceae of the Pacific States*, in *Proc. Acad. Nat. Sc. Phila.*, 99: 155-199.
- PHILCOX, D., 1965. *Revision of the New World Species of "Buchnera" L. (Scrophulariaceae)* in *Kew Bull.* 18 (2): 275-315.
- RIDLEY, H. M., 1930. *Dispersal of Plants throughout the World*.
- ROBINSON, B. L., 1909. *Synopsis of "Russelia"*, in *Proc. Amer. Acad. Arts and Sc.* 35 (16).
- SPRAGUE, F. A., 1921. *A Revision of the Genus "Capraria" in Kew Bull.* 1921: 205-212.
- WEDDEL, H. A., 1857. *Chloris Andina* 2: 120-131.
- WETTSTEIN, R. v., 1891. *Scrophulariaceae* in Engler, *Pflanzenfamilien* 4 (36): 39-107.
- 1896. *Monographie der Gattung "Euphrasia"*.







CASTILLEJA

