

RELACIONES FENÉTICAS ENTRE LAS ESPECIES DE *BERBERIS* (BERBERIDACEAE) DEL NOROESTE DE LA REGIÓN PATAGÓNICA

MARÍA C. J. BOTTINI ¹, MARÍA C. ORSI, EDUARDO J. GREIZERSTEIN ^{1,2} & LIDIA POGGIO ^{1,2}

¹ Dpto. de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 1428 Nuñez, Capital Federal, Argentina.

² Centro de Investigaciones Genéticas (UNLP-CONICET-CIC), Casilla de Correo 4, 1836 Llavallol, Buenos Aires, Argentina.

ABSTRACT: Bottini M C J., Orsi, M C., Greizerstein, E. J. & Poggio, L. 1998. Phenetic relationships among species of *Berberis* (Berberidaceae) from NW Patagonia. *Darwiniana* 35. 115-129.

Phenetic relationships among 11 species belonging to the genus *Berberis* from 46 populations of NW Patagonia Argentina, were studied using numerical techniques. The species are *B. bidentata* Lechl., *B. buxifolia* Lam., *B. cabreræ* Job, *B. chillanensis* Sprag. ex Sandwith, *B. darwinii* Hook., *B. empetrifolia* Lam., *B. heterophylla* Juss., *B. linearifolia* Phil., *B. montana* Gay, *B. parodii* Job and *B. serrato-dentata* Lechl. Fifty four morphological characters were defined (24 vegetative and 30 reproductive) Forty six populations (with a total of 288 individuals) were analyzed. Two main groups were distinguished from the phenogram. One consists of the populations of 10 spiny species; the other one is only formed by populations of *B. serrato-dentata* (without - or rarely / with scarce little weak - spines). Numerical analysis allowed to differentiate the species studied and each of the populations within a same species. This may be related to microambiental agents conditioning the phenotype. The results here obtained agree fairly well with the interespecific relationships previously published in the genus *Berberis*.

Keywords: Phenetic relationships, Morphology, *Berberis*, Berberidaceae
Palabras clave: Relaciones fenéticas, Morfología, *Berberis*, Berberidaceae.

INTRODUCCIÓN

De los 14 géneros que componen la familia Berberidaceae Juss., sólo *Berberis* L. crece en el Hemisferio Sur (Orsi, 1974, 1976, 1984), desde los 55° S hasta el Ecuador (Lechler, 1857). Éste comprende unas 450 especies distribuidas en Norte, Centro y Sudamérica, Eurasia y norte de África (Ahrendt, 1961). En Argentina está representado por 26 especies distribuidas en todo el país, de las cuales se estudian aquí 11 del NO de la Patagonia. Sobre la base del criterio seguido en la *Flora Patagónica* (Dimitri, 1972), se considera "región patagónica" o "Patagonia" a todo el territorio argentino ubicado al sur del río Colorado.

Las especies del género *Berberis* son arbustos o pequeños árboles, valiosos por sus propiedades medicinales, tintóreas y alimenticias (Martínez Crovetto, 1980, Orsi, 1984; Shaffer, 1985; Fajardo Morales, 1987). La mayor parte de la información sobre el género en Argentina hace referencia a estudios morfológicos (Job, 1942; Orsi, 1976, 1984), morfo-anatómicos (Cortella & Orsi, 1986) y citológicos (Guiffen, 1936; Di Fulvio, 1967; Bolkhovkikh *et al.*, 1969; Bottini *et al.*, 1997). Existen trabajos de sistemática, donde se encuentran las claves que permiten identificar las especies y variedades (Job, 1942; Orsi, 1976, 1984).

Como parte de un estudio multidisciplinario, cuya finalidad es analizar las relaciones intra e

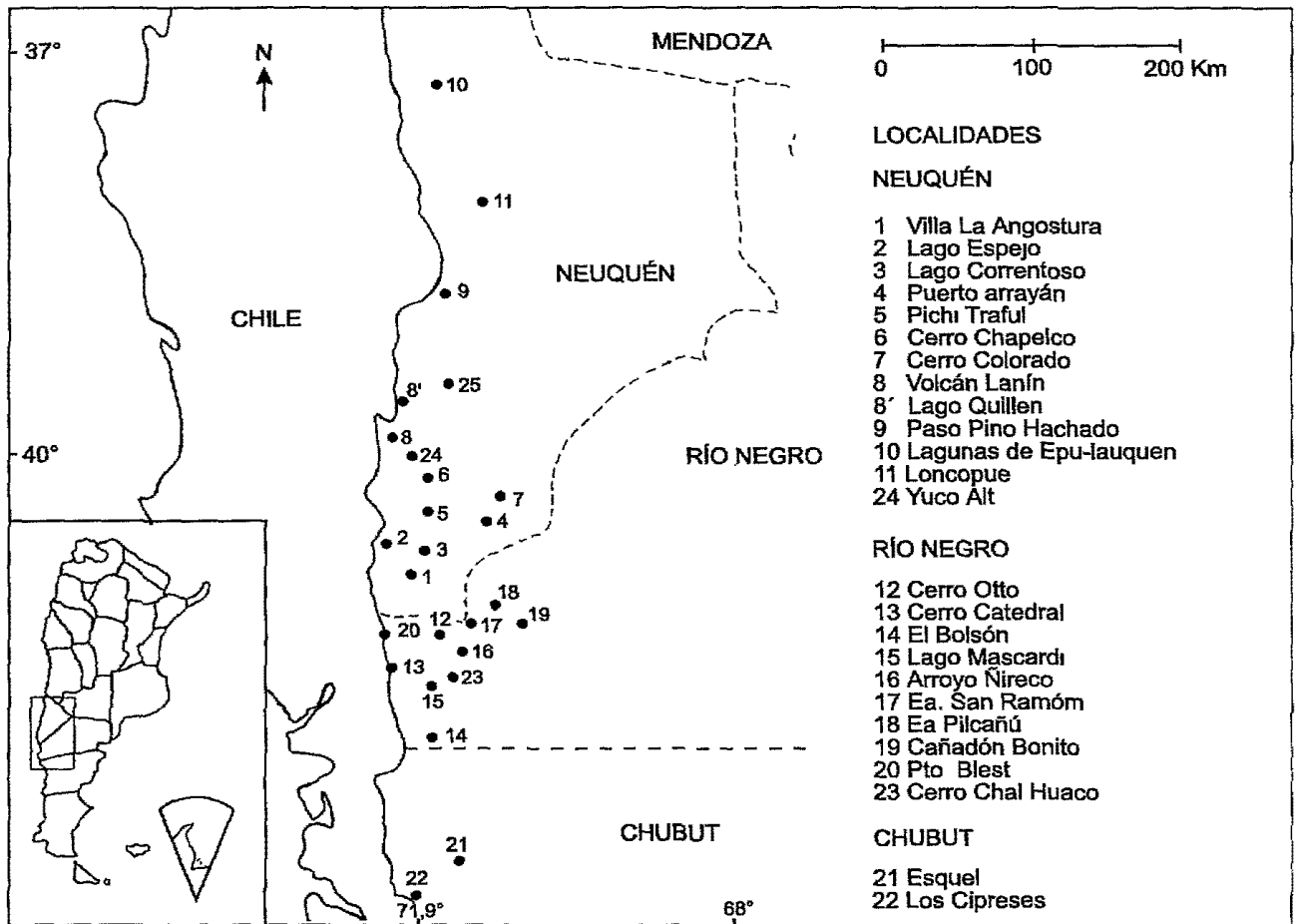


Fig. 1.- Ubicación geográfica de las poblaciones estudiadas.

interespecíficas y los probables modos de especiación de las especies del género en la Patagonia, son analizadas aquí, mediante técnicas de taxonomía numérica, las relaciones fenéticas entre las poblaciones de las especies estudiadas de *Berberis*. Se comparan los resultados obtenidos con los propuestos en estudios taxonómicos previos

MATERIALES Y MÉTODOS

Los individuos pertenecientes a una misma localidad constituyen la población con el nombre del lugar. Se estudiaron 288 individuos pertenecientes a 46 poblaciones. Las mismas integraron las Unidades Taxonómicas Operacionales (OTUs) El material utilizado para este trabajo, su origen, colector, número y herbario donde se encuentra depositado el material se cita en el Apéndice 1. El Apéndice 2 muestra la lista de poblaciones estudiadas y la Figura 1 la ubicación geográfica de las mismas.

A partir de estudios morfológicos previos (Orsi, 1974) y observaciones de campo, se definieron 54 caracteres morfológicos: 24 vegetativos y 30 reproductivos. De ellos, 23 son cuantitativos continuos, 3 cuantitativos discontinuos y 28 cualitativos. En cada población se ha utilizado el valor medio para los caracteres cuantitativos continuos y el valor modal para cuantitativos discontinuos y cualitativos. Los caracteres analizados y su correspondiente codificación se muestran en el Apéndice 3 La Matriz Básica de Datos (MBD) obtenida se presenta en el Apéndice 4.

Procesamiento de datos

El análisis numérico de los datos fue realizado utilizando el programa NTSYS-pc 1.7 (Rohlf, 1992). La MBD fue estandarizada por caracteres (MBDS) a los efectos de remover el peso desigual de los valores medidos (Crisci & López Armengol, 1983) y luego analizada mediante técnicas de agrupamiento y ordenación.

Técnicas de Agrupamiento

A partir de la MBDS se elaboró, utilizando el coeficiente Distancia Taxonómica (Sokal, 1961), una matriz de similitud entre OTUs, a partir de la cual se construyeron fenogramas por la técnica de ligamiento promedio (UPGMA). Se calculó el Coeficiente de Correlación Cofenético (C.C.C.) como una medida de la distorsión producida por los métodos empleados (Sokal & Rohlf, 1962; Sneath & Sokal, 1973). Sólo se muestra el fenograma que presentó mayor C.C.C. (Fig. 2).

Técnicas de Ordenación

Para el análisis de componentes principales (ACP) se obtuvo una matriz de correlación entre caracteres a partir de la MBDS, aplicando el Coeficiente de Correlación de Pearson (Michener & Sokal, 1957). Sobre dicha matriz de 54 x 54 caracteres se realizó el ACP, extrayéndose los 3 primeros componentes principales. Se representó la proyección de las OTUs en los espacios bidimensionales definidos por los componentes 1 x 2 y 1 x 3.

RESULTADOS

Fenograma

El fenograma obtenido (Fig. 2) muestra que se forman 2 grupos principales a una distancia taxonómica de 1.70. El primero, llamado GRUPO 1, está integrado por las poblaciones de las 10 especies que siempre poseen espinas caulinares. Dentro de este grupo y a una distancia de 1.50 se separan dos grupos: el primero, GRUPO 1.1, compuesto por las poblaciones de *Berberis buxifolia*, *B. heterophylla*, *B. darwinii*, *B. bidentata* y *B. linearifolia*, las cuales, en general, presentan caracteres morfológicos vegetativos comunes tales como ramas jóvenes pubescentes, escamas de los braquiblastos con mucrón, margen foliar entero y paucidentado-espinoso y la superficie foliar lustrosa. El segundo grupo, GRUPO 1.2, está formado por las poblaciones de *B. parodii*, *B. montana*, *B. chillanensis*, *B. cabreræ* y *B. empetrifolia*, con ramas jóvenes glabras, escamas de los braquiblastos membranáceas y sin mucrón, margen foliar entero y superficie foliar opaca.

Dentro del GRUPO 1.1 y a una distancia de 1.43, el Subgrupo 1.1.c, está formado por las poblaciones de *Berberis linearifolia*. Esta especie se caracteriza

por sus hojas linear-lanceoladas, los pedúnculos solitarios fasciculados y por ser, dentro del GRUPO 1.1, la única especie con ramas jóvenes glabras. A una distancia de 1.37 se forman otros dos subgrupos (1.1.a y 1.1.b) en función de la inflorescencia, el color de los pétalos, la forma del gineceo, el ápice del estambre, la forma del fruto, la pulidez y el diseño de la testa seminal. El primero, constituido por *B. buxifolia* y *B. heterophylla* y el segundo, formado por *B. darwinii* y *B. bidentata*. En el Subgrupo 1.1.a, a una distancia de 1.00, se diferencian las poblaciones de *B. buxifolia* de las de *B. heterophylla* sobre la base de la dirección del margen y la forma de la lámina foliar, el aspecto de la superficie foliar adaxial y a la existencia o no de apéndices laterales uncinados debajo de las anteras. Dentro de *B. buxifolia* se separan las poblaciones de Esquel y San Ramón diferenciadas del resto por las ramas jóvenes color vinoso pardusco, el ápice del estambre hendido y por poseer o no, en una misma flor, apéndices laterales uncinados debajo de algunas anteras. Cabe destacar que dentro de *B. heterophylla*, la población de San Ramón se diferencia del resto del subgrupo por mostrar ramas jóvenes pubescentes color castaño oscuro y base foliar no cuneiforme. Dentro del Subgrupo 1.1.b se encuentran las poblaciones de *B. darwinii* y *B. bidentata*, con inflorescencias racimosas y fruto lageniforme. A una distancia taxonómica de 0.77 se diferencian las poblaciones de *B. darwinii* y *B. bidentata* debido a la presencia de surcos y el color de las ramas jóvenes, la dirección del margen foliar, la forma de la lámina y de los sépalos internos y el color de las semillas.

En el GRUPO 1.2, a una distancia de 1.45, se diferencia el Subgrupo 1.2.c, compuesto por las poblaciones de *Berberis empetrifolia*. Esta especie muestra espinas simples o trifidas, y el ápice del estambre es obtuso-truncado. Es interesante señalar que la población de Yuco (OTU 42) se separa del resto por presentar, en general, espinas trifidas o pentáfidas y el ápice del estambre hendido. A una distancia de 1.27 se separan las poblaciones de *B. parodii* (Subgrupo 1.2.a) por poseer hábito arbóreo, tallos lisos, ramas jóvenes color castaño, margen foliar no revoluto, hojas pecioladas, gineceo elipsoideo y fruto globoso. *B. montana*, *B. chillanensis* y *B. cabreræ* forman el Subgrupo 1.2.b. diferenciado sobre la base de los surcos de las ramas jóvenes, la dirección del margen, la textu-

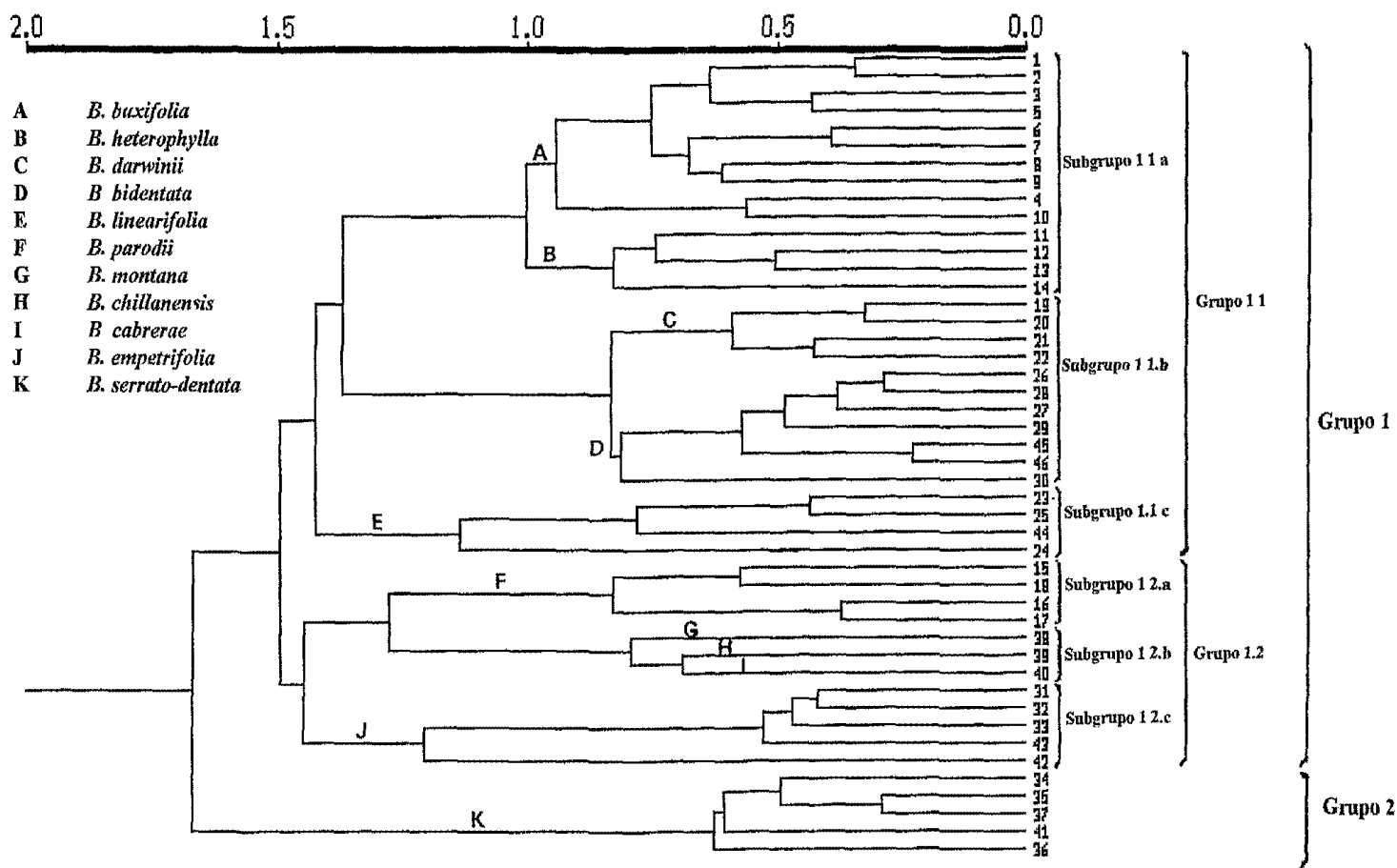


Fig 2.- Análisis de agrupamiento Fenograma de distancia entre OTUs (C.C.C = 0.83).

ra de la lámina foliar y el color y el aspecto de la semilla. *B. montana* se separa de las otras dos especies por mostrar ramas jóvenes de color castaño oscuro, la base foliar no cuneiforme y los pedúnculos unifloros solitarios o fasciculados. *B. cabreræ* y *B. chillanensis* se distinguen entre sí por el tipo de distribución floral, las hojas en relación al pecíolo y la forma de los sépalos internos.

El GRUPO 2 está constituido por las poblaciones de *Berberis serrato-dentata*, con características florales y foliares particulares, tales como la inflorescencia en umbela y el margen de la hoja pluridentado-espinoso

Análisis de Componentes Principales

Los resultados del análisis de componentes principales se presentan en las Tablas 1 y 2. La Tabla 1 muestra los valores propios ("Eigenvalor"), el porcentaje de la varianza total explicada por cada uno de ellos y la varianza acumulada. De este análisis se desprende que los primeros 14 componentes explican el 100% de la varianza total, donde el 54.57% corresponde a los 3 primeros. La Tabla 2 muestra el peso de los caracteres evaluados en los 3 primeros componentes. Se señalaron (negrita) los coeficientes de mayor valor absoluto para indicar aquellas variables que contribuyeron en mayor medida a la varianza de cada componente.

De acuerdo con la Tabla 1, el componente 1 expresa el 29.01% de la variación total, mientras que el componente 2 el 14.00%. Entre ambos se explica el 43.01% de la variación total. La Fig. 3 A muestra la distribución de las OTUs en un espacio bidimensional definido por los componentes 1 (eje x) y 2 (eje y).

A la varianza del primer componente aportan mayoritariamente los caracteres relacionados con la forma del fruto (-0.905) y la morfología floral, la forma del gineceo (-0.875), la altura del gineceo (0.856) y el largo de los sépalos internos (0.808).

En el componente 2 contribuyen en mayor medida el ancho de los pétalos (-0.749) y el ancho de los sépalos internos (-0.690), el ancho de la antera (-0.621) y el largo de las espinas (-0.621).

El componente 3 explica el 11.56% de la variación total. Los caracteres que aportan mayoritariamente son la superficie de las ramas jóvenes (-0.759), el número de venas de cada glándula nectarífera (0.723), la hoja en relación al pecíolo (0.661) y la pubescencia de las espinas (-0.650). Conjuntamente, los componentes 1 y 3 explican el 40.57% de la

variación total. La Fig. 3B muestra la distribución de las OTUs en un espacio bidimensional definido por los componentes 1 (eje x) y 3 (eje y).

De la representación gráfica de los componentes 1 y 2 en un espacio bidimensional, se observa que en la parte negativa del componente 1 se agrupan las especies con pedúnculos unifloros solitarios y en la parte positiva las especies con inflorescencias o pedúnculos unifloros fasciculados. Es interesante observar que *Berberis cabreræ* (OTU 40) se ubica muy cerca del centro de coordenadas, puesto que si bien la forma del fruto es subglobosa, puede poseer flores solitarias, fasciculadas o en inflorescencias umbeliformes; la altura del gineceo varía entre 0.34-0.68 mm y el largo de los sépalos internos entre 0.39-0.96 mm. *B. montana* presenta valores similares a *B. cabreræ*, pero la altura del gineceo es de 0.18-0.36 mm y el largo de los sépalos internos es de 0.25-0.69 mm, lo que explica la asociación con las especies que se agrupan en la composición negativa del componente 1.

Del gráfico de los componentes 1 y 3 (Fig. 3 B) se desprende que las especies agrupadas en la constitución positiva del componente 3 muestran ramas jóvenes glabras, hojas subsésiles o pecioladas y espinas glabras. Dentro de este grupo de especies, las poblaciones de *Berberis linearifolia*, *B. serrato-dentata* y *B. cabreræ* se asocian por poseer una sola vena en cada glándula nectarífera mientras que las poblaciones de *B. parodii*, *B. chillanensis*, *B. montana* y *B. empetrifolia* presentan dos venas. Por otra parte, los caracteres agrupan en su constitución negativa a las poblaciones de las especies que presentan ramas jóvenes pubescentes y hojas subsésiles. Dentro de este grupo las poblaciones de *B. darwinii* y *B. bidentata* se asocian a causa de las espinas pubescentes, carácter que no se observa en *B. buxifolia* ni en *B. heterophylla*.

DISCUSIÓN

El análisis numérico de los caracteres morfológicos permitió agrupar las 46 poblaciones dentro de las 11 especies estudiadas. Dentro de cada especie las poblaciones se separan por características morfológicas propias. Dichas características estarían relacionadas con agentes microambientales determinantes del genotipo y del fenotipo, puesto que las poblaciones están sometidas a factores climáticos y edáficos distintos.

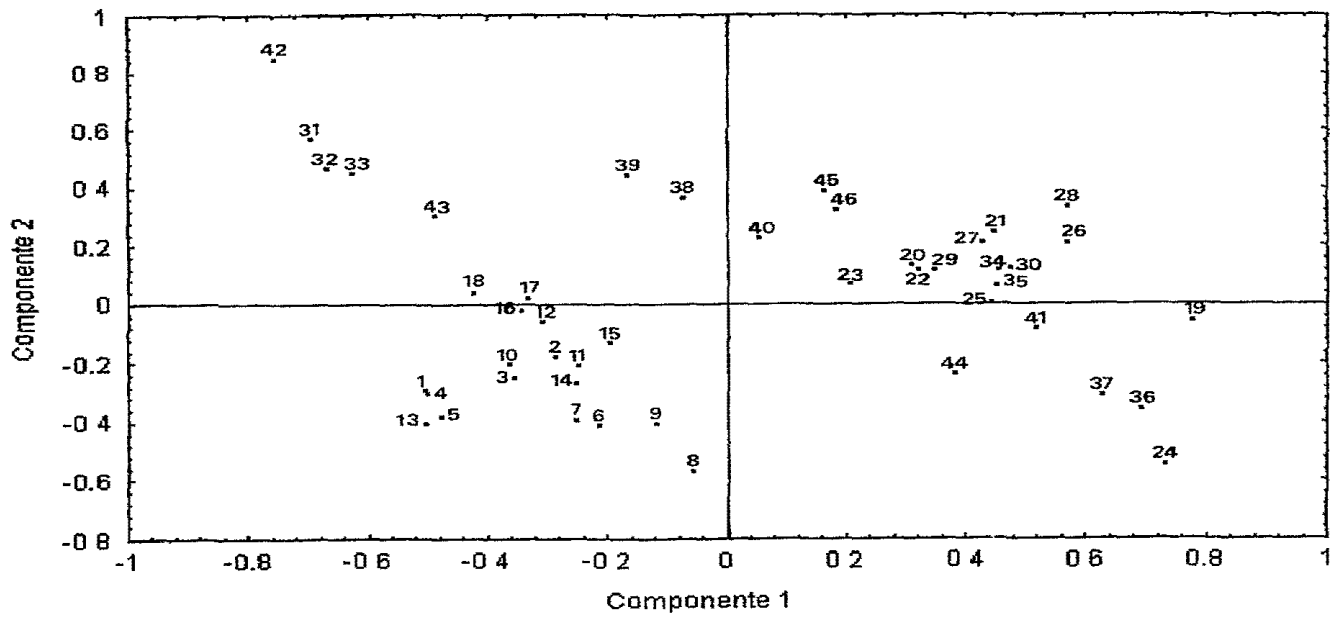


Fig. 3A.- ACP, proyección de las OTUs en el espacio de los componentes principales 1 x 2. Porcentaje acumulado de traza 43.01%

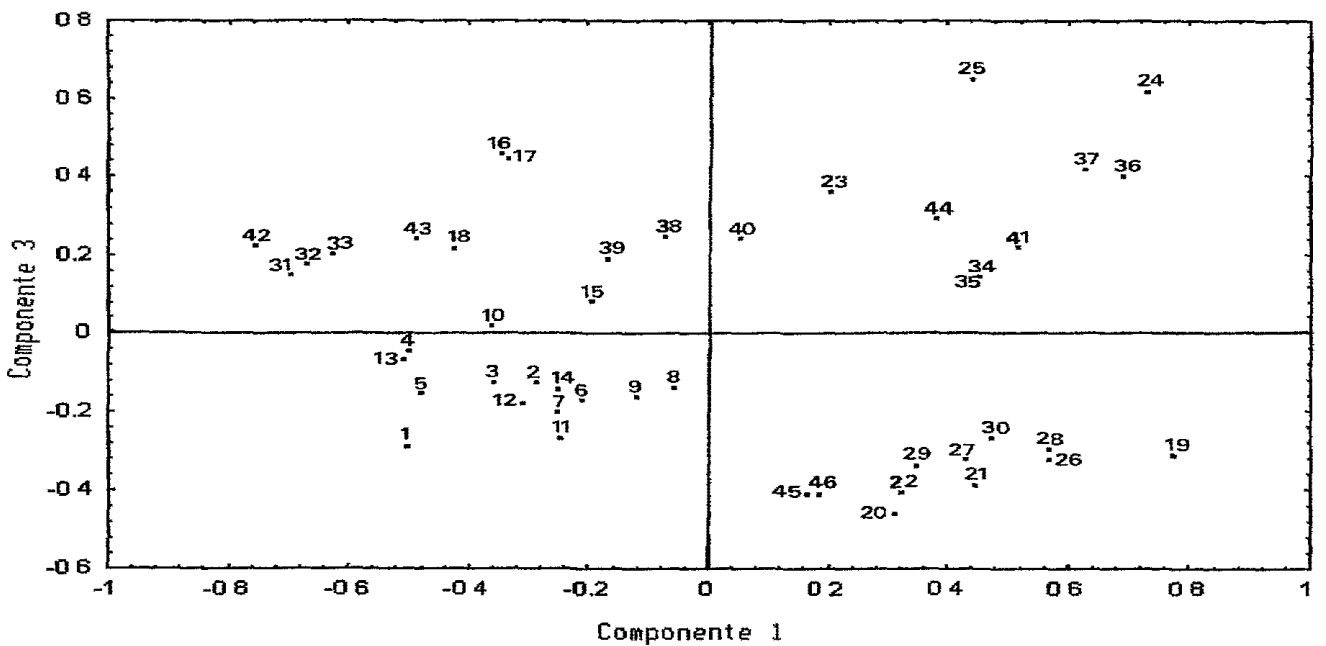


Fig 3B - ACP, proyección de las OTUs en el espacio de los componentes principales 1 x 3 Porcentaje acumulado de traza 40.57%.

Tabla 1.- Valores propios y varianza explicada para los 10 primeros componentes.

Componente	Valor propio (Eigenvvalor)	Varianza explicada	Varianza acumulada (%)
1	15 66651	29 01	29 01
2	7.55780	14 00	43 01
3	6.24325	11.56	54.57
4	5 75048	10.65	65 22
5	4 03703	7 48	72.69
6	3 12378	5.78	78.48
7	2.55122	4.72	83.20
8	2.28361	4 23	87 43
9	1 52648	2.83	90.26
10	1.35485	2 51	92.77

Las técnicas de agrupamiento separan los grupos, en primera instancia, a partir de caracteres vegetativos y luego las divisiones infragrupo son a partir de los caracteres reproductivos de flor y fruto, mientras que el ACP da mayor peso a los caracteres reproductivos de fruto y flor (componentes 1 y 2) y menor peso a los caracteres vegetativos (componente 3).

Berberis buxifolia presenta un amplio rango de distribución latitudinal, ya que habita desde el norte del Neuquén hasta Tierra del Fuego, y está adaptada a distintas condiciones ecológico-ambientales (Job, 1942). Esto se evidencia en la gran variabilidad morfológica que muestran estas poblaciones. Orsi (1984) distingue dos variedades (*B. buxifolia* var. *buxifolia* y *B. buxifolia* var. *antucoana*) coexistiendo en una misma población. Estas variedades se diferencian principalmente por la forma de las espinas y el margen de las hojas. Este polimorfismo no se evidencia en los estudios realizados, ya que el análisis de agrupamiento muestra que los individuos no se agrupan por variedades sino por poblaciones o sitios analizados. Job (1942) menciona que *B. heterophylla* y *B. buxifolia* se asemejan por la forma y el número de dientes espinosos en las hojas. Por otra parte, Orsi (1974) señala que *B. heterophylla* presenta apéndices laterales uncinados bajo las anteras, mientras que este carácter nunca fue observado en *B. buxifolia*. En este estudio se encontró que las poblaciones de Esquel y San Ramón de *B. buxifolia* (ambas en zonas de transición) muestran anteras con y sin este carácter en una misma flor. La estrecha relación fenética hallada ahora (Fig. 2) entre *B. buxifolia* y *B.*

heterophylla, y el hallazgo de que las mismas son tetraploides (Bottini *et al.*, 1997) permiten suponer que estas especies podrían estar en pleno proceso de hibridación en las zonas de contacto (ecotonos) donde se encuentran individuos morfológicamente intermedios, o que han sufrido un proceso de divergencia evolutiva reciente. La gran afinidad encontrada, la probable existencia de zonas ecotonales y el hecho de ser tetraploides, sugieren que estarían involucrados progenitores comunes o muy afines en sus orígenes.

Berberis montana, *B. chillanensis* y *B. cabreræ* muestran hojas con textura membranácea. Esto podría deberse a que habitan los sotobosques andino-patagónicos, donde los suelos son ricos, la disponibilidad de agua es abundante [1.000 mm de precipitación anual (Cordow *et al.*, 1993)] y la exposición al sol es indirecta. Estas especies se relacionan fenéticamente con *B. parodii*, aunque ésta presenta las hojas con textura membranácea-coriácea. Esta especie también habita dichos bosques, crece en zonas donde la exposición al sol es directa y la disponibilidad de agua es menor, lo que podría afectar la textura de las hojas. Por otro lado, mientras las tres primeras son arbustos, *B. parodii* tiene porte arbóreo.

Berberis empetrifolia abarca un amplio rango de distribución a lo largo de los Andes (Orsi, 1994), y crece en la región de estudio entre los 1000 y 2000 m s.m. Es un arbusto rastrero, muy robusto, y con hojas aciculares (Cortella & Orsi, 1986). Tales peculiaridades morfológicas representan adaptaciones a la zona altoandina (Cabrera, 1971), donde la exposición al sol y al viento es directa y los suelos son

Tabla 2 - Matriz de vectores propios para los 3 primeros componentes.

Variables	Componentes			Variables	Componentes		
	1	2	3		1	2	3
1	-0.47393	0.25790	0.37124	27	-0.04031	-0.48104	-0.15421
2	0.27687	-0.27237	0.17881	28	-0.00359	-0.50545	-0.40640
3	-0.35931	0.12350	0.34176	29	0.80795	-0.35369	0.20352
4	0.08750	-0.19605	-0.75870	30	0.54789	-0.69018	0.07207
5	-0.30124	0.23826	0.60186	31	-0.14635	0.55741	0.15046
6	0.70215	-0.29097	0.34438	32	0.71709	-0.48293	0.23960
7	0.57898	-0.45870	0.29382	33	0.48100	-0.74889	0.09249
8	0.72581	-0.17858	0.24145	34	0.62012	0.08671	0.27113
9	-0.37578	-0.53303	-0.51985	35	-0.33478	-0.61585	-0.10380
10	0.18401	-0.44739	-0.58108	36	-0.46807	0.14373	-0.72289
11	0.58033	0.01864	-0.48770	37	-0.87540	-0.32729	-0.07499
11a	0.11262	-0.21718	-0.33870	38	0.85613	-0.21970	0.18091
12	-0.32291	0.41616	0.11698	39	0.41660	-0.56959	0.02253
13	0.48742	0.55521	0.01378	40	0.69513	-0.42912	0.30435
14	-0.74737	0.09371	0.19266	41	-0.25420	-0.62138	-0.08560
15	0.75647	-0.17045	0.34583	42	-0.35578	-0.37132	0.12608
16	0.78215	-0.12151	-0.06420	43	-0.58854	0.04972	0.05169
17	-0.70413	0.14388	0.37337	44	0.90459	-0.37247	-0.02292
18	0.29452	0.28221	0.21173	45	0.58635	0.13094	0.22526
19	-0.66689	-0.41655	0.21738	46	-0.44128	-0.34473	0.13907
20	0.29527	-0.21011	0.66131	47	-0.70360	-0.35826	-0.03393
21	-0.34909	0.16629	-0.02888	48	-0.41336	-0.48790	-0.01293
22	0.75152	0.27012	-0.40081	49	-0.28327	-0.44254	0.00952
23	-0.55230	-0.62061	0.30187	50	0.23012	-0.04481	0.52029
24	0.53588	0.37597	-0.64963	51	-0.04905	0.23728	0.65073
25	0.67537	0.37637	-0.20221	52	-0.73482	-0.13117	-0.11564
26	-0.24295	0.30738	0.21032	53	0.66033	0.17071	-0.56909

rocosos con una alta tasa de escurrimiento. Raramente convive con otras especies pero, dentro de las localidades aquí estudiadas, sólo fue hallada en río Yocontó (Río Negro) conviviendo con *B. bidentata* y *B. buxifolia*. La simpatria con esta última fue observada también en Ushuaia (Tierra del Fuego) (Orsi, 1984). Asimismo en Patagonia altoandina (Cortella & Orsi, 1986) ha sido descripta en simpatria e hibridándose con *B. copahuensis*. No obstante, el frecuente aislamiento de *B. empetrifolia* a lo largo del importante tramo cordillerano donde se extiende (28,5° - 55° S cfr. Orsi, 1976)

explica que en el ACP las poblaciones de esta especie se mantengan aisladas del resto. Por otro lado, la población de Yuco se diferencia del resto por crecer en un bosque donde la humedad es alta y la insolación menor (en comparación con el hábitat más frecuente de la especie) produciéndose así condiciones de resguardo para el desarrollo de individuos con más porte y mayor tamaño de hojas y flores.

Si bien Bailey (1949) cita a *Berberis stenophylla* Lindl. como un híbrido de "garden origin" entre *B. darwinii* y *B. empetrifolia*, no se han observado hasta el momento, en la naturaleza, individuos con

tales características. Esto se debería a que ambas especies, si bien se distribuyen en forma simpátrica vecinal (Grant, 1981), se encuentran aisladas por un aislamiento precigótico temporal (la floración de *B. empetrifolia* ocurre cuando *B. darwinii* ya está en fruto), y no se ha observado solapamiento en los períodos de floración.

Berberis bidentata ha sido citada, teniendo en cuenta su morfología, como un posible híbrido (Orsi, 1974, 1984; Sandwith, 1928; Job, 1942, en estos dos últimos como *B. lologensis* Sandwith) siempre con *B. darwinii* y *B. linearifolia* como supuestos progenitores. De acuerdo a los resultados obtenidos, se relaciona directamente con la primera especie, aunque comparte también algunos rasgos con la segunda. El rango latitudinal de *Berberis linearifolia* es bastante acotado (39,5° y 41° S), donde generalmente habita en el sotobosque de la selva valdiviana y de bosques muy húmedos. *B. darwinii* tiene una distribución un poco mayor, 37° y 43,5° S (Orsi, 1974), pues tolera precipitaciones menores. Según las observaciones aquí realizadas, *B. bidentata* aparece asociada a las posibles especies parentales. En pocos lugares cohabita sólo con *B. darwinii* pero aún no se la ha encontrado en exclusividad con *B. linearifolia*. En general, *B. bidentata* habita en los ambientes disturbados por la acción antrópica, el fuego y el ganado. Si efectivamente se tratara de una especie híbrida, la colonización de un hábitat abierto o alterado habría promovido su establecimiento por haber disminuido las relaciones de competencia con los padres (Grant, 1981). Es interesante destacar que estas tres especies poseen el mismo número cromosómico (Bottini *et al.*, 1997) y podrían constituir un complejo híbrido homogámico (Grant, 1981).

Los resultados obtenidos son coincidentes, en líneas generales, con las relaciones interespecíficas propuestas en estudios morfológicos previos (Orsi, 1984).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Dra. Andrea Mariel Sanso por el asesoramiento y valiosas sugerencias durante la elaboración del manuscrito. Al Ing. Agr. Donald Bran por el asesoramiento en los aspectos ecológico-ambientales. A la Dra. Mónica Aulicino por las sugerencias en el análisis numérico. Al Dr. Juan Hunziker por la revisión crítica del manuscrito. A la Universidad de Buenos Aires

por la Beca de Iniciación otorgada a la Lic. María C. J. Bottini y por el subsidio SECYT Ex 127 otorgado a la Dra. Lidia Poggio, al igual que al CONICET por el apoyo económico. A la Dirección de Parques Nacionales y al Ing. Agr. Guillermo Sifredi, Lic. Carlos López y Lic. Arrigo Marcolín de la Estación Experimental INTA Bariloche por las facilidades ofrecidas.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahrendt, L. W. A. 1961. *Berberis* and *Mahonia*. A taxonomic revision. *J. Proc. Linn. Soc., Bot.*, 7: 369-410.
- Bailey, L. H. 1949. *Manual of Cultivated Plants*. Macmillan. New York.
- Bolkhovkikh, Z., Grif, V., Matvejeva, O. & Zakha-ryeva, O. 1969. Chromosome numbers of flowering plants. *Leningrad Acad. Sci. URSS*. 922 pp.
- Bottini, M. C. J., Greizerstein, E. J. & Poggio, L. 1997. Números cromosómicos y contenido de ADN de cuatro especies patagónicas del género *Berberis* (Berberidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 32: 235-239.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 14: 1-42.
- Cordow, V. H., Forquera, J. C. & Gastiazoro, J. 1993. Estudio microclimático del área cordillerana del SO de la provincia de Río Negro "Cartas de Precipitación". Universidad Nacional del Comahue, Facultad de Cs. Agrarias Cinco Saltos.
- Cortella de Castells, A. R. & Orsi de Herrero Ducloux, M. C. 1986. Morfología foliar en poblaciones simpátricas de *Berberis empetrifolia*, *B. copahuensis* (Berberidaceae) y un posible híbrido. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 305-318.
- Crisci, J. V. & López Armengol, M. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. *Prog. Reg. Des. Cient. y Tecn. OEA, Monog. Cient. Serie Biol.*, Nro. 26 Dorling Kindersley Publishers. Washington, D.C.
- Di Fulvio, T. E. 1967. Recuentos cromosómicos en Angiospermas Argentinas. *Kurtziana* 4: 87-90.
- Dimitri, M. J. 1972. La Región de los Bosques Andino-Patagónicos. Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu. Buenos Aires.
- Fajardo Morales, W. 1987. Estudio químico de las especies chilenas del género *Berberis*. *Revista Latinoamer. Quim.* 18: 46-50.
- Guiffer, M. H. 1936. The chromosome numbers of *Berberis*. *Trans. Roy. Soc. South Africa*. 24: 203-206.
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia Univ. Press.
- Job, M. M. 1942. Los *Berberis* de la Región del Nahuel Huapi. *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 5: 21-72.

- Lechler, W 1857. *Berberides Americae australis Accedit enumeratio plantarum, quas in america australi auctor detexit* Stuttgart 59 pp
- Martínez Crovetto, R. 1980 *Apuntes sobre la vegetación de los alrededores del Lago Cholila*. Univ. Nac. Del Noroeste Facultad de Cs. Agrarias Corrientes.
- Michener, C. D. & Sokal, R. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11: 130
- Orsi, M. C. 1974. El género *Berberis* en la República Argentina. Tesis Doctoral N° 334 Fac. Cs. Nat. y Museo, U.N.L.P.
- . 1976 Sinopsis de las especies argentinas del género *Berberis* (Berberidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 17: 127-149.
- . 1984 Berberidaceae. En Correa M. N. (ed.) *Flora Patagónica* Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu. 4a.: 325-348.
- . 1994. Berberidaceae. En Kiesling R. (ed.) *Flora de San Juan* 1: 198-199 Vázquez Mazzini, Bs As.
- Rohlf, F. J. 1992. NTSYS-pc. *Numerical taxonomy and multivariate analysis system (version 1.70)* Exeter Software Publishers Ltd., Setanket, New York.
- Sandwith, N. Y. 1928. New species from the Andes of Argentina (2). *Bull. Misc. Inform. Kew.* 108.
- Shaffer, J. E. 1985. Inotropic chronotropic activity of Berberine on Isolated Guinea Pig Atria. *J. of Cardiovascular Pharmacology* 7: 307-315.
- Sneath, P. H. & Sokal, R. R. 1973. *Numerical Taxonomy: The Principles and practice of Numerical Classification*. W. H. Freeman Co.- San Francisco.
- Sokal, R. R. 1961. Distance as a measure of taxonomic similarity. *Syst. Zool.* 10: 70-79
- & Rohlf, F. J. 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon* 11: 33-40

Original recibido el 7 de julio de 1997; aceptado el 6 de febrero de 1998.

Apéndice 1.- Lista de material examinado

B. bidentata Lechl. ARGENTINA Neuquén. Dpto. Los Lagos: Pichi Traful, 800 m s.m., 2-II-1995, CB 103; Villa Traful, 780 m s.m., 28-IX-1996, CB 328, 335, Diem 1640 (SI), Eskuche 1510 (BAB). Río Negro. Dpto. Bariloche: Pto. Blest, camino a Lago Frías, 764 m s.m., 30-I-1995, CB 49, 59, 80, 123, 27-XI-95, CB 225, 225a; Orillas de Río Yocontó, a 5 km de ruta Nac. 258, 850 m s.m., 24-XI-1995, CB 198, 200; Lago Mascardi, 830 m s.m., 25-IX-1996, CB 305, 308.

B. buxifolia Lam ARGENTINA Neuquén. Dpto. Los Lagos: ruta 231 a orillas del Brazo Huemul de Lago Nahuel Huapi, 845 m s.m., 26-X-1995, CB 210, 211. Río Negro Dpto. Pilcaniyeu. Ea. San Ramón, ruta Nac. 23 cercano a A° La Ana, 1-XI-1995, 960 m s.m., CB 246, 247, 248, 249 Dpto. Bariloche. C° Otto, 1000-1300 m s.m., 24-II-1995, CB 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 25-X-1995, CB 230, 231, 232; Arroyo Ñireco cerca de la toma de agua, 1035 m s.m., 3-XI-1995, CB 253; A 5 km de ruta Nac. 258, orillas de Río Yocontó, 850 m s.m., 24-XI-1995, CB 187, 188, 189, 190, 191, 192, 196, 197, El Bolsón, a 0,5 km del Jardín Botánico, 297 m s.m., 7-II-1995, CB 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167; Circuito Mallín Ahogado, a 10 km al NE de El Bolsón, 465 m s.m., 9-II-1995, CB 210, 211. Chubut. Dpto. Cushamen: ruta Nac. 259, a 9 km al S del cruce con la ruta Nac. 40, 300 m.s.m, 8-II-1995, CB 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 261, 262, 263, 264, 265, 266. Dpto. Futaleufú: ruta 259, paraje Los Cipreses, a 20 km al SO de Trevelin, 440 m s.m., 8-II-1995, CB 150, 151, 152, 153, 154

B. cabreræ Job. ARGENTINA. Neuquén Dpto. Huiliches. Correa 5733 (BAB); Dpto. Lacar: Eskuche 1512 (BAB). Boelcke & Correa 7018 (BAB), Diem 1753 (SI), Gentili-s.n. (SI). Dpto. Aluminé: Lago Hui Hui, 1128 m s.m., 13-X-1996, CB 401, 402; C° Quillen, 1200 m s.m., 14-X-1996, CB 411, 413. Río Negro. Dpto. Bariloche: Boelcke & Correa 5411, 5416, 5580 (SI); Picada a Laguna Los Clavos, 1200 m s.m., 19-II-1997, CB 446,447.

B. chillanensis Sprag. ex Sandwith ARGENTINA. Neuquén Dpto. Minas. Boelcke 10887, 10976, 13715, 14266 (BAB) Dpto. Loncopué: Rossow 1913, 1935 (BAB). Dpto. Picunches: Correa 8064 (BAB). Dpto. Aluminé: Eskuche 1468, 1488, 1494, 1497, 1668-2 (BAB); Lago Hui Hui, 1128 m s.m., 13-X-1996, CB 403, C° Quillen, 1200 m s.m., 14-X-1996, CB 412. Dpto. Lacar: Vallerini 1305 (BAB) Río Negro. Dpto. Bariloche: Boelcke 1305 (BAB), Boelcke & Correa 5452 (SI).

B. darwinii Hook. ARGENTINA Neuquén. Dpto. Los Lagos: Pichi Traful, 800 m s.m., 2-II-1995, CB 104, 105, 106, 107, 26-X-1995, CB 207, 212. Río Negro Dpto. Bariloche: a 5 km de ruta Nac. 258, orillas de Río Yocontó, 850 m s.m., 6-II-1995, CB 119,120, 24-XI-1995, CB 193, 198, 199, 201; Pto. Blest, camino a Lago Frías, 764 m s.m., 30-I-1995, CB 43, 46, 47, 49, 57, 58, 59, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 71, 72, 73, 78, 27-XI-1995, CB 215, 224.

B. empetrifolia Lam. ARGENTINA Neuquén. Dpto. Aluminé. Paso Rahue, 1100 m s.m., 27-II-1997, CB 406, 407, 408. Dpto. Los Lagos: Yuco Alto, 900 m s.m., 9-XI-1996, CB 371, 372, 373, 374. Río Negro. Dpto. Bariloche: C° Otto, 1200-1300 m s.m., 26-I-1995, CB 29, 168, 169, 250; C° Catedral, 1850-1880 m s.m., 24-I-1995, CB 1, 1', 3; A 5 km de ruta Nac. 258, orillas de Río Yocontó, 850 m s.m., 24-XI-95, CB 194, 195.

B. heterophylla Juss. ARGENTINA Río Negro Dpto. Pilcaniyeu. ruta Nac. 23 a 1 km al SE de Pilcaniyeu del Limay, Ea. Pilcañú cuadro Lecheras, 31-X-1995, 800 m s.m., CB 234, 235, 236, 237, 238, 239, 244, 245; Ruta Nac. 23 a 20 km al SE de Pilcaniyeu del Limay, Cañadón Bonito, 700 m s.m.,12-II-1995, CB 170, 172, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183,184, 31-XI-1995, CB 240, 242, 243

B. linearifolia Phil ARGENTINA. Neuquén Dpto. Los Lagos: ruta 231 a orillas del Brazo Huemul de Lago Nahuel Huapi, 845 m s.m., 26-X-1995, CB 214, Ruta Nac. 66 a 4,5 Km al O de Pto. Arrayán, 760 m s.m., 05-XI-1995, CB 258, 259, 260; Villa Traful, 780 m s.m., 28-IX-1996, CD 325, 327. Río Negro Dpto. Bariloche: Pto. Blest, camino a Lago Frías, 764 m s.m., 30-I-1995, CB 220, 222

B. montana Gay ARGENTINA Neuquén. Dpto. Aluminé: Eskuche 1498, 1499 (BAB) Dpto. Lacar Eskuche 1484, 1486, 1511 (BAB), Crespo 2333 (BAB), Lago Hui Hui, 1128 m s.m., 13-X-1996, CB 403, 404, 405 Río Negro. Dpto. Bariloche. Eskuche 1507, 1509 (BAB).

B. parodii Job. ARGENTINA Neuquén. Dpto. Los Lagos. Pichi Traful, 800 m s.m., 2-II-1995, CB 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 99, 100, 101, Ruta nac. 234, a 1,4 km al S de la Seccional del Guardaparque de Pichi Traful, 800 m s.m., 2-II-1995, CB 113, 114, 115, 116, 117, 118; Ruta Nac. 234, costa del Lago Espejo, 800 m s.m., 5-XI-1995, CB 254, 255, 256, 257 Río Negro Dpto. Bariloche: Pto. Blest, camino a Lago Frías, 764 m s.m., 30-I-1995, CB 45, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 67, 68, 74, 75, 76, 81.

B. serrato-dentata Lechl. ARGENTINA. Río Negro. Dpto. Bariloche: C° Otto, 1250-1300 m s.m., 26-I-1995, CB 24, 25, 26; C° Catedral, 1420 m s.m., 24-I-1995, CB 2; C° Chal Huaco, 1800 m s.m.,14-II-1997 CB 401, 402; A

5 km de ruta Nac. 258, orillas de Río Yoconto, 1200 m s.m., 24-XI-1995, *CB 204, 205, 206*; Toma de agua del A° Ñireco, 1035 m s.m., 03-XI-1995, *CB 251, 252*.

CB : Cecilia Bottini (SI).

Apéndice 2.- Lista de las poblaciones analizadas de las especies patagónicas del género *Berberis* y los números de OTU correspondiente. Debido a que *B. montana* Gay, *B. chillanensis* Sprag. ex Sandwith y *B. cabreræ* Job. están poco representadas en la zona, se estudiaron ejemplares de herbario considerándolos como si fueran una sola población. En el Apéndice 1 se citan las referencias geográficas.

B. buxifolia Lam

1: Cerro Otto (Río Negro), 2 El Bolsón I (Río Negro), 3· El Bolsón II (Río Negro), 4 Esquel (Chubut), 5: Los Cipreses (Chubut), 6 Tronador I (Río Negro), 7· Tronador II (Río Negro), 8: La Angostura (Neuquén), 9 Arroyo Ñireco (Río Negro), 10: San Ramón (Río Negro)

B. heterophylla Juss.

11. San Ramón I (Río Negro), 12 Ea Pilcañú (Río Negro), 13 Cañadón Bonito (Río Negro), 14. San Ramón II (Río Negro)

B. parodi Job

15 Lago Espejo (Neuquén), 16 Lago Correntoso I (Neuquén), 17 Lago Correntoso II (Neuquén), 18 Puerto Blest (Río Negro)

B. darwinii Hook

19: Puerto Blest (Río Negro), 20 Lago Correntoso (Neuquén), 21. Tronador (Río Negro), 22: La Angostura (Neuquén)

B. linearifolia Phil

23: La Angostura (Neuquén), 24: Puerto Arrayán (Neuquén), 25: Puerto Blest (Río Negro), 44 Trafal (Neuquén)

B. bidentata Lechl

26. Puerto Blest (Río Negro), 27 Puerto Arrayán (Neuquén), 28 Tronador (Río Negro), 29· Nariz del Diablo (Neuquén), 30· Puerto Manzano (Neuquén), 45: Trafal (Neuquén), 46· Mascardí (Neuquén)

B. empetrifolia Lam.

31: Cerro Otto (Río Negro), 32· Tronador (Río Negro), 33: Cerro Catedral I (Río Negro), 42 Yuco Alto (Neuquén), 43· Rahue (Neuquén)

B. serrato-dentata Lechl

34: Cerro Catedral II (Río Negro), 35· Cerro Otto (Río Negro), 36: Tronador (Río Negro), 37 Arroyo Ñireco (Río Negro), 41 Cerro Chal Huaco (Río Negro)

B. montana Gay

38: material de herbario

B. chillanensis Sprag ex Sandwith

39: material de herbario

B. cabreræ Job

40 material de herbario

Apéndice 3.- Caracteres y sus estados utilizados para el análisis fenético de *Berberis*.

- 1) Hábito (arbusto erecto: 1; arbusto achaparrado 2, árbol 3).
- 2) Altura (cm)
- 3) Superficie de las ramas jóvenes (lisa 0, moderadamente surcada 1, surcada: 2, profundamente surcada: 3)
- 4) Pubescencia de las ramas jóvenes (glabras 0; pubescentes 1).
- 5) Color de las ramas jóvenes (amarillento: 1; vinoso 2; castaño oscuro 3, castaño 4; castaño claro 5, vinoso parduzco 6).
- 6) Longitud del entrenudo (cm).
- 7) Longitud del nudo (cm)
- 8) Longitud de los braquiblastos (cm)
- 9) Consistencia de las escamas del braquiblasto (membranácea 1, coriácea 2)
- 10) Ápice de las escamas de los braquiblastos (sin mucrón: 0; con mucrón: 1).
- 11) Margen foliar (entero: 0; entero y paucidentado-espinoso: 1 paucidentado-espinoso: 2; pluridentado-espinoso: 3, entero y espinoso: 4).
- 11a) Ápice foliar (sin mucrón 1, con mucrón: 2)
- 12) Dirección del margen foliar (no revoluto: 0; parcialmente revoluto: 1; totalmente revoluto: 2)
- 13) Forma de la lámina foliar (elíptica 1, obovada 2; linear-lanceolada: 3; acicular: 4; oblongo-elíptica 5, obtriangular y rómbica: 6).
- 14) Base foliar (cuneiforme 1, no cuneiforme: 2)
- 15) Longitud foliar (cm)
- 16) Anchura foliar (cm).
- 17) Pulidez de la superficie foliar adaxial (lustrosa 1, moderadamente lustrosa: 2; casi opaca 3, opaca: 4).
- 18) Textura de la lámina foliar (moderadamente coriácea 1, fuertemente coriácea: 2, membranáceo-coriácea: 3, membranácea 4)
- 19) Número de hojas por fascículo.
- 20) Hoja en relación al pecíolo (sésil 0, subsésil: 1, peciolada: 2)
- 21) Tipo de espinas (ausente: 0; simple: 1; trifida: 2; pentáfida: 3, trifida y pentáfida: 4; simple y trifida 5).
- 22) Forma de la espina (divaricada: 1; palmada: 2)
- 23) Longitud del eje principal de la espina (cm)
- 24) Pubescencia de la espina (glabra: 0, pubescente 1).
- 25) Inflorescencia (pedúnculos unifloros solitarios: 1; pedúnculos unifloros fasciculados: 2, inflorescencia corimbosa 3, inflorescencia racimosa 4, pedúnculos unifloros solitarios o en inflorescencia umbeliforme: 5, pedúnculos unifloros solitarios y fasciculados: 6).
- 26) Longitud del pedicelo (cm).
- 27) Longitud de las bractéolas florales (cm)
- 28) Anchura de las bractéolas florales (cm).
- 29) Longitud de los sépalos internos (cm).
- 30) Anchura de los sépalos internos (cm)
- 31) Forma de los sépalos internos (obovada: 1; oblongo-ovada: 2, elíptica: 3, oblongo elíptica 4).
- 32) Longitud de los pétalos (cm)
- 33) Anchura de los pétalos (cm)
- 34) Color de los pétalos (amarillo: 1; amarillo-anaranjado: 2; anaranjado: 3; anaranjado-rojizo: 4).
- 35) Longitud de las glándulas nectaríferas (cm).
- 36) Número de venas que surgen de cada glándula nectarífera
- 37) Forma del gineceo (lageniforme: 1, elipsoideo: 2).
- 38) Longitud del gineceo (cm)
- 39) Diámetro del gineceo (cm).
- 40) Longitud de la antera (cm)
- 41) Diámetro de la antera (cm)
- 42) Ápice del estambre (agudo 1, hendido: 2; obtuso-redondeado: 3, obtuso-truncado: 4, lanceolado 5)
- 43) Presencia de apéndices laterales uncinados debajo de las anteras (sin apéndices 0, con apéndices 1; con y sin apéndices 2)
- 44) Forma del fruto (subgloboso: 1; globoso: 2).
- 45) Longitud del fruto (cm)
- 46) Diámetro del fruto (cm).
- 47) Número de semillas por fruto.
- 48) Longitud de la semilla (cm)
- 49) Diámetro de semilla (cm)
- 50) Forma de la semilla (semilunar: 1; ovoidea: 2)
- 51) Color de la semilla (negro: 1; pardo-oscuro: 2, castaño-rojizo: 3; castaño 4).
- 52) Pulidez de la testa seminal (opaca 0, lustrosa: 1).
- 53) Diseño de la superficie de la testa seminal (lisa 0, rugosa: 1).

Copyright of Darwiniana is the property of Instituto de Botanica Darwinion. The copyright in an individual article may be maintained by the author in certain cases. Content may not be copied or emailed to multiple sites or posted to a listserv without the copyright holder's express written permission. However, users may print, download, or email articles for individual use.