

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

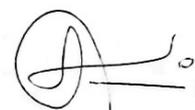
**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE,  
APIACEAE): MORFOLOGÍA, FILOGENIAS MOLECULARES Y REVISIÓN  
TAXONÓMICA.**

por

**Lic. Martina Fernández**



**Directora: Dra. Carolina I. Calviño**



**Co-Directora: Dra. Cecilia Ezcurra**



**Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente  
INIBIOMA, CONICET-Universidad Nacional del Comahue**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina**

**2015**

## COMISIÓN ASESORA

Dra. Carolina I. Calviño, INIBIOMA, CONICET-Universidad Nacional del Comahue.

Dra. Liliana Katinas, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Dra. Alicia N. Sérsic, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

## DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

### TRIBUNAL

Firma:.....

Aclaración:.....

Firma:.....

Aclaración:.....

Firma:.....

Aclaración:.....

*a Mauro y Carmela*

A mis directoras, Carolina Calviño y Cecilia Ezcurra, por la confianza depositada en mí y su apoyo incondicional a lo largo de todo este trabajo.

A mis compañeras del Departamento de Botánica, Rita, Romina y Ariana, por los mates y las charlas compartidas.

A Ailén Samoré, por las ilustraciones.

A Tatiana Gómez and Melania Montiveros, por su ayuda con el trabajo de laboratorio.

A Susana Martínez, por prestar su tiempo y buena voluntad en la discusión de problemas nomenclaturales y por sus valiosos comentarios.

A Liliana Katinas y Alicia Sérsic, quienes formaron parte de mi comisión asesora, por sus valiosas sugerencias durante la elaboración de la tesis. También a Jorge Chiapella por sus comentarios durante el proceso de evaluación de la tesis.

A los curadores y personal de los distintos herbarios citados, por facilitar la consulta y envío de ejemplares.

A María Marta Azpilicueta y Verónica El Mujtar, por permitirme utilizar el espectrofotómetro disponible en INTA.

A Gernot Vobis, por el préstamo de materiales para microscopía.

A Paula Troyón, por su asistencia con las imágenes en el microscopio electrónico de barrido del Centro Atómico Bariloche.

A CONICET por la beca Doctoral otorgada.

A ANPCyT-FONCyT, CONICET y a la Universidad Nacional del Comahue por los subsidios de investigación: ANPCyT-FONCyT: PICT-2011-1036, CONICET: PIP 112-200901-00282, UNComahue PIN B149, PINB180.

A docentes y personal de la UNComahue y de la UNCórdoba.

A mis amigos, por ayudarme a crecer y acompañarme en todas las circunstancias posibles.

A mi familia, especialmente a mis padres, hermanos y a Mónica, por su constante estímulo para concretar este trabajo.

A Marga y Oscar, por su apoyo y ayuda en las actividades de campo.

Por último quiero agradecerles especialmente a Mauro y Carmela, por el cariño de todos los días.

A partir de la presente Tesis Doctoral, se han publicado y se espera publicar el siguiente listado de trabajos.

1. Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. 2014. *Mulinum ulicinum* (Azorelloideae, Apiaceae), nueva cita para Chile. *Gayana Botánica* 72(1): 278-280.
2. Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. Revisión taxonómica del género *Mulinum* (Azorelloideae, Apiaceae), *en preparación*.
3. Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. Revisión taxonómica del género *Laretia* (Azorelloideae, Apiaceae), *en preparación*.
4. Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. Morfología y anatomía de hojas y frutos de *Mulinum* (Apiaceae), *en preparación*.
5. Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. Establishing species limits within the Patagonian *Mulinum spinosum*, *M. echinus* and *M. leptacanthum* group (Apiaceae). Correlation between longitude and morphology, *en preparación*.
6. Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. Establishing species limits within the austral Andean *Mulinum triacanthum*, *M. famatinense* and *M. ulicinum* group (Apiaceae). Correlation between altitude and morphology, *en preparación*.
7. Fernández, M., Martínez, S., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. Proposal to conserve the name *Mulinum* (Apiaceae), *en preparación*.
8. Fernández, M., Martínez, S., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. New circumscription of *Azorella* and *Mulinum* including *Laretia* based on morphology, anatomy and molecular phylogenies (Azorelloideae, Apiaceae), *en preparación*.

<b>Índice de tablas</b> .....	1
<b>Índice de figuras</b> .....	2
<b>Resumen</b> .....	5
<b>Abstract</b> .....	6
<b>Introducción general</b> .....	7
<b>Capítulo 1: El género <i>Mulinum</i> y su relación con <i>Azorella</i> y <i>Laretia</i></b> .....	14
Introducción .....	15
Historia taxonómica de <i>Mulinum</i> y afinidades morfológicas con otros géneros.....	15
Morfología y anatomía .....	19
Materiales y Métodos .....	19
Hábito.....	21
Indumento .....	24
Exomorfología foliar.....	25
Anatomía foliar .....	26
Características foliares xeromorfas en <i>Mulinum</i> .....	36
Inflorescencia .....	39
Flor .....	40
Exomorfología del fruto.....	41
Anatomía del fruto .....	43
Polen .....	44
Citología .....	48
Biología reproductiva .....	49
Fenología .....	50
Composición química y usos.....	51
Distribución geográfica y hábitat .....	54
Apéndice 1. Ejemplares examinados para estudios anatómicos.....	56
<b>Capítulo 2: Análisis morfométricos entre especies de <i>Mulinum</i> de difícil delimitación</b> .	58
.....	58
Introducción .....	59
Materiales y Métodos .....	62
Obtención de datos.....	62
Análisis de datos .....	64
Resultados .....	66
Grupo 1: <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> .....	66
Grupo 2: <i>M. triacanthum</i> , <i>M. famatinense</i> y <i>M. ulicinum</i> .....	80
Discusión .....	90
Grupo 1: <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> .....	90
Grupo 2: <i>M. triacanthum</i> , <i>M. famatinense</i> y <i>M. ulicinum</i> .....	95
Apéndice 1: Ejemplares analizados para el estudio morfométrico.....	99

<b>Capítulo 3: Estudios filogenéticos en <i>Azorella-Mulinum</i></b> .....	105
Introducción.....	106
Materiales y Métodos .....	108
Selección de especies y marcadores moleculares .....	108
Obtención de secuencias de ADN .....	109
Comparación de las secuencias y análisis filogenéticos.....	113
Resultados.....	118
Comparación de secuencias de ADNcp y análisis filogenéticos .....	118
Comparación de secuencias de ITS de ADNnr y análisis filogenéticos.....	124
Comparación de filogenias de ADNcp, ADNnr ITS y análisis de evidencia total .....	127
Contaminación de secuencias de ADN en análisis filogenéticos .....	134
Discusión .....	135
Estudios filogenéticos e implicancias taxonómicas en el grupo <i>Azorella-Mulinum</i> .....	135
Apéndice 1: Ejemplares a partir de los cuales se obtuvieron secuencias nucleotídicas .....	145
Apéndice 2: Estabilidad de los valores de probabilidad posterior.....	152
<b>Capítulo 4: Revisión taxonómica de <i>Mulinum</i></b> .....	153
Introducción.....	154
Materiales y Métodos .....	154
Descripción del género .....	157
Clave para diferenciar las especies de <i>Mulinum</i> y sus variedades .....	158
Descripción de las especies y variedades aceptadas.....	162
<i>Mulinum albovaginatum</i> .....	162
<i>Mulinum crassifolium</i> .....	167
<i>Mulinum echegarayi</i> .....	172
<i>Mulinum leptacanthum</i> .....	175
<i>Mulinum microphyllum</i> .....	180
<i>Mulinum morenonis</i> .....	184
<i>Mulinum spinosum</i> .....	188
<i>M. spinosum</i> var. <i>spinosum</i> .....	190
<i>M. spinosum</i> var. <i>atacamense</i> .....	199
<i>M. spinosum</i> var. <i>hirsutum</i> .....	200
<i>Mulinum triacanthum</i> .....	201
<i>M. triacanthum</i> var. <i>triacanthum</i> .....	202
<i>M. triacanthum</i> var. <i>famatinense</i> .....	204
<i>Mulinum ulicinum</i> .....	207
<i>Mulinum valentini</i> .....	211
Nombres dudosos .....	214
Nombres excluidos .....	214
Apéndice 1: Lista de especies y variedades de <i>Mulinum</i> aceptadas.....	216
Apéndice 2: Índice de colecciones .....	217
Apéndice 3. Gráficos de caja de los caracteres utilizados en la clave dicotómica.....	220

---

<b>Capítulo 5: Recircunscripción de <i>Azorella</i> y <i>Mulinum</i> (incluyendo <i>Laretia</i>)</b> .....	222
Introducción.....	223
Clave de géneros.....	223
Descripción del género <i>Azorella</i> .....	225
Lista de especies aceptadas en <i>Azorella</i> .....	226
Descripción del género <i>Mulinum</i> .....	227
Lista de especies y variedades aceptadas en <i>Mulinum</i> .....	230
<b>Conclusiones generales</b> .....	234
<b>Referencias bibliográficas</b> .....	238

**Capítulo 2: Análisis morfométricos entre especies de *Mulinum* de difícil delimitación**

<b>Tabla 1.</b> Lista de los caracteres morfológicos analizados en las seis especies de <i>Mulinum</i> .....	63
<b>Tabla 2.</b> Diferencias morfológicas entre <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> .....	70
<b>Tabla 3.</b> Correlación de cada carácter vegetativo y reproductivo con los dos primeros ejes del análisis de componentes principales entre <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> .....	74
<b>Tabla 4.</b> Correlación de cada uno de los caracteres vegetativos y reproductivos que mostraron diferencias significativas entre <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> con las dos funciones del análisis discriminante .....	77
<b>Tabla 5.</b> Diferencias morfológicas entre <i>M. famatinense</i> , <i>M. triacanthum</i> y <i>M. ulicinum</i> ..	82
<b>Tabla 6.</b> Correlación de cada carácter vegetativo y reproductivo con los dos primeros ejes del análisis de componentes principales entre <i>M. famatinense</i> , <i>M. triacanthum</i> y <i>M. ulicinum</i> .....	86
<b>Tabla 7.</b> Correlación de cada uno de los caracteres vegetativos y reproductivos que mostraron diferencias significativas entre <i>M. famatinense</i> , <i>M. triacanthum</i> y <i>M. ulicinum</i> con las dos funciones del análisis discriminante .....	89

**Capítulo 3: Estudios filogenéticos en *Azorella-Mulinum***

<b>Tabla 1.</b> Características de las secuencias de los estudios piloto .....	110
<b>Tabla 2.</b> Regiones de ADN analizadas y secuencias nucleotídicas de todos los primers utilizados para la amplificación de la PCR y secuenciación .....	112
<b>Tabla 3.</b> Características de las secuencias nucleotídicas de cinco regiones del cloroplasto y de la región ITS de ADNnr para 103 y 123 secuencias de Azorelloideae .....	117

**Introducción General**

<b>Fig. 1.</b> Fotografías del grupo <i>Azorella-Mulinum</i> .....	8
--	---

**Capítulo 1: El género *Mulinum* y su relación con *Azorella* y *Laretia***

<b>Fig. 1.</b> Fotografías de las distintas formas de crecimiento en <i>Mulinum</i> .....	22
<b>Fig. 2.</b> Esquemas de las distintas formas de crecimiento en <i>Mulinum</i> .....	23
<b>Fig. 3:</b> Indumento en la inflorescencia de <i>M. microphyllum</i> .....	25
<b>Fig. 4:</b> Vista superficial de la epidermis foliar de especies de <i>Mulinum</i> con MEB .....	28
<b>Fig. 5:</b> Emergencias foliares en especies de <i>Mulinum</i> .....	29
<b>Fig. 6.</b> Anatomía foliar de <i>Mulinum</i> , Grupo I .....	30
<b>Fig. 7.</b> Anatomía foliar de <i>Mulinum</i> , Grupo II .....	31
<b>Fig. 8.</b> Anatomía foliar de <i>Mulinum</i> , Grupo III .....	32
<b>Fig. 9.</b> Anatomía foliar de especies de <i>Mulinum</i> .....	33
<b>Fig. 10.</b> Tipos de estilopodios en <i>Mulinum</i> .....	41
<b>Fig. 11.</b> Variación del fruto en <i>Mulinum</i> .....	45
<b>Fig. 12:</b> Esquemas de la anatomía de frutos en <i>Mulinum</i> .....	46
<b>Fig. 13.</b> Vista superficial de la epidermis de los frutos en especies de <i>Mulinum</i> con MEB	47
<b>Fig. 14.</b> Períodos de floración y de fructificación para cada especie de <i>Mulinum</i> .....	51
<b>Fig. 15.</b> Distribución geográfica del género <i>Mulinum</i> .....	54

**Capítulo 2: Análisis morfométricos entre especies de *Mulinum* de difícil delimitación**

<b>Fig. 1.</b> Gráficos de caja para caracteres que arrojaron diferencias significativas entre <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> .....	72
<b>Fig. 2.</b> Gráfico de los dos primeros ejes del ordenamiento del análisis de componentes principales (PCA) entre <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> .....	75
<b>Fig. 3.</b> Gráfico de las dos funciones del análisis discriminante entre <i>M. echinus</i> , <i>M. leptacanthum</i> y <i>M. spinosum</i> .....	76
<b>Fig. 4.</b> Correlación entre el número de brácteas del involucre y la latitud para <i>M. echinus</i> (Me), <i>M. spinosum</i> (Ms) y ambas entidades juntas (Me y Ms) .....	77
<b>Fig. 5.</b> Correlación entre cada carácter y la longitud para <i>M. echinus</i> (Me), <i>M. spinosum</i> (Ms) y ambas entidades juntas (Me y Ms) .....	78

<b>Fig. 6.</b> Gráficos de caja para los 22 caracteres que arrojaron diferencias significativas entre las especies del grupo 2 ( <i>M. famatinense</i> , <i>M. triacanthum</i> y <i>M. ulicinum</i> ) en los análisis de F-ANOVA y H-KW.....	84
<b>Fig. 7.</b> Gráfico de los dos primeros ejes del ordenamiento obtenido a partir del análisis de componentes principales (PCA) de ejemplares de las especies del grupo 2 ( <i>M. famatinense</i> , <i>M. triacanthum</i> y <i>M. ulicinum</i> ) para los 25 caracteres analizados .....	87
<b>Fig. 8.</b> Gráfico de las dos funciones del análisis discriminante obtenido a partir de los seis caracteres que mostraron diferencias significativas entre las especies del grupo 2 ( <i>M. famatinense</i> , <i>M. triacanthum</i> y <i>M. ulicinum</i> ).....	88
<b>Fig. 9.</b> Distribución altitudinal para las especies del grupo 2 ( <i>M. famatinense</i> , <i>M. triacanthum</i> y <i>M. ulicinum</i> ) .....	89
 <b>Capítulo 3: Estudios filogenéticos en <i>Azorella-Mulinum</i></b>	
<b>Fig. 1.</b> Árbol de consenso de mayoría del 50% para los árboles del análisis bayesiano a partir de las cinco regiones de ADNcp incluyendo los indels .....	122
<b>Fig. 2.</b> Árbol de consenso de mayoría del 50% para los árboles del análisis bayesiano a partir de la región ITS de ADNnr, incluyendo los indels .....	128
<b>Fig. 3.</b> Árbol de consenso de mayoría del 50% para los árboles del análisis bayesiano a partir de las de las regiones de ADNcp, y de la región ITS de ADNnr, incluyendo los indels.....	132
<b>Fig. 4.</b> Relaciones filogenéticas en <i>Mulinum s.l.</i> , mostrando la longitud de ramas y los tres grandes linajes en relación a la morfo-anatomía foliar, y a la adquisición del hábito en cojín y del fruto alado.....	133
 <b>Capítulo 4: Revisión taxonómica de <i>Mulinum</i></b>	
<b>Fig. 1.</b> Mapas de distribución de las especies de <i>Mulinum</i> .....	156
<b>Fig. 2.</b> Lámina de <i>Mulinum albovaginatum</i> .....	166
<b>Fig. 3.</b> Lámina de <i>Mulinum crassifolium</i> .....	171
<b>Fig. 4.</b> Lámina de <i>Mulinum echegarayi</i> .....	174
<b>Fig. 5.</b> Lámina de <i>Mulinum leptacanthum</i> .....	179
<b>Fig. 6.</b> Lámina de <i>Mulinum microphyllum</i> y <i>Mulinum morenonis</i> .....	183

<b>Fig. 7.</b> Lámina de <i>Mulinum spinosum</i> y sus variedades .....	198
<b>Fig. 8.</b> Lámina de <i>Mulinum triacanthum</i> y sus variedades y <i>Mulinum ulicinum</i> .....	206
<b>Fig. 9.</b> Lámina de <i>Mulinum valentini</i> .....	213
 <b>Capítulo 5: Recircunscripción de los géneros dentro del grupo <i>Azorella-Mulinum</i></b>	
<b>Fig. 1.</b> Clave ilustrada para diferenciar los géneros <i>Azorella</i> , <i>Mulinum</i> , <i>Huanaca</i> y <i>Schizeilema</i> .....	224

El grupo *Azorella-Mulinum* está conformado por los géneros *Azorella*, *Laretia* y *Mulinum* (Azorelloideae, Apiaceae), es principalmente sudamericano e importante por su dominancia en regiones elevadas de los Andes y en la estepa Patagónica. Estos tres géneros son muy afines morfológicamente y en estado vegetativo son fácilmente confundibles. La mayoría de las especies son plantas xerófilas, subarborescentes, que forman cojines hemisféricos o chatos, laxos o compactos. Estudios filogenéticos previos realizados en la subfamilia Azorelloideae coinciden en que *Azorella* y *Mulinum* no son grupos monofiléticos tal como están circunscriptos, por lo que es necesario una revisión de la delimitación actual de los mismos. Hasta el momento, no se han realizado estudios morfológicos en el grupo *Azorella-Mulinum* en su conjunto. Para *Azorella* y *Laretia* ya se dispone de una revisión sistemática. Sin embargo, para *Mulinum* es necesaria una revisión taxonómica y el análisis de las características morfo-anatómicas de hojas y frutos de todas las especies. Más aún, es necesario resolver los límites entre varias especies del género. En el presente trabajo se analizó y describió la variación morfológica y anatómica encontrada en *Mulinum*, y se realizaron análisis morfométricos en grupos de especies de difícil delimitación. Para ello se obtuvieron datos morfológicos y anatómicos de todas las especies a partir de unos 800 ejemplares de herbarios y/o de individuos coleccionados en el campo. Por otro lado, se estimaron las relaciones filogenéticas moleculares en el grupo *Azorella-Mulinum* a partir de secuencias nucleotídicas de cinco regiones de ADNcp (intron *rps16*, *trnQ-rps16*, *rps16-trnK<sup>(UUU)</sup>* exón 5', *trnG<sup>(GCC)</sup>-trnS<sup>(GCU)</sup>* y *rpL32-trnL<sup>(UAG)</sup>*) y de la región ITS de ADNnr. Los análisis filogenéticos de los datos se realizaron por separado y combinados, utilizando los métodos de máxima parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana, e incluyendo información de inserciones y deleciones. A partir de la integración de los resultados morfológicos, anatómicos y filogenéticos obtenidos se realizó una revisión taxonómica para el género *Mulinum*. En total se reconocen 10 especies y tres variedades, para las que se aporta una clave para su reconocimiento, listas de sinónimos, descripciones morfológicas, afinidades morfológicas entre las especies, discusión de datos bibliográficos, ilustraciones y mapas de distribución. Dado que los resultados filogenéticos confirman que los géneros *Azorella* y *Mulinum* no son monofiléticos, se propone a partir de un conocimiento integral de todo el grupo, una nueva recircunscripción de *Azorella* y *Mulinum* (incluyendo *Laretia*). Se reduce a tres el número de especies en *Azorella* y se eleva a 34 el número total de especies en *Mulinum*, con la incorporación de 23 especies antes consideradas en *Azorella* y en el género monotípico *Laretia*. Se aporta una clave y descripciones morfológicas para diferenciar los géneros *Azorella* y *Mulinum* según la actual definición de cada uno de ellos, se restablecen tres nombres de *Mulinum* y se proponen 21 nuevas combinaciones.

**Palabras clave:** Andes, ADN del cloroplasto, ADN nuclear ribosomal ITS, anatomía foliar y del fruto, *Azorella*, *Laretia*, morfología, morfometría, *Mulinum*, sistemática, xeromorfismo.

The group *Azorella-Mulinum* comprises the genera *Azorella*, *Laretia* and *Mulinum* (Azorelloideae, Apiaceae), is principally South American in distribution, and is important for its dominance in elevated regions of the Andes and the Patagonian steppe. The three genera are morphologically very similar, and in their vegetative state are easy to confuse. Most species are xerophilous subshrubs that form hemispherical or flat cushions either compact or loose. Previous phylogenetic studies of subfamily Azorelloideae agree that *Azorella* and *Mulinum* are not monophyletic as currently conceived, and therefore a revision of the circumscription of these genera is necessary. Until now, no morphological studies have examined the *Azorella-Mulinum* group as a whole. *Azorella* and *Laretia* have been revised taxonomically. However, a taxonomic revision and morpho-anatomical leaf and fruit analyses of all species of *Mulinum* is needed. Furthermore, it is also necessary to resolve the limits of the species within this genus. The current work analyzes and describes the morphological and anatomical variation found in *Mulinum* and it performs morphometric analyses of species groups that are difficult to delimit. For this, morphological and anatomical data for all species of *Mulinum* were obtained from about 800 specimens from herbaria as well as from samples collected in the field. Also, molecular phylogenetic relationships for the *Azorella-Mulinum* group were estimated using nucleotide sequences from five chloroplast DNA regions (intron *rps16*, *trnQ-rps16*, *rps16-trnK<sup>(UUU)</sup>* exón 5', *trnG<sup>(GCC)</sup>-trnS<sup>(GCU)</sup>* y *rpL32-trnL<sup>(UAG)</sup>*) and from the nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer (ITS) region. Phylogenetic analyses of the different genomes were conducted separately and combined using maximum parsimony, maximum likelihood, and Bayesian inference methods. The integration of all morphological, anatomical and phylogenetic data resulted in a comprehensive taxonomic revision of the genus *Mulinum*. Overall, 10 species and three varieties are recognized, including a diagnostic key to the species, a list of synonyms, morphological descriptions, observations on the morphological affinities between species, a review of the relevant literature, illustrations, and distribution maps. The results of the phylogenetic studies confirm that *Azorella* and *Mulinum* are not monophyletic. Based on our comprehensive understanding of the group, we propose a new circumscription of *Azorella* and *Mulinum* (including *Laretia*). The total number of species of *Azorella* is reduced to three, and the total number of species of *Mulinum* is elevated to 34, by the inclusion of 23 species previously considered in *Azorella* and the monotypic genus *Laretia*. We also provide a key and morphological descriptions to differentiate the newly circumscribed genera *Azorella* and *Mulinum*. In addition, three names of *Mulinum* are re-established, and 21 new combinations are proposed.

**Key words:** Andes, *Azorella*, chloroplast DNA, *Laretia*, leaf and fruit anatomy, morphology, morphometry, *Mulinum*, nuclear DNA ITS, systematics, xeromorphism.

**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**INTRODUCCIÓN GENERAL**

---

**INTRODUCCIÓN GENERAL**



**Figura 1.** Fotografías del grupo *Azorella-Mulinum*. **A**, *Azorella crassipes* (Copahue, Neuquén, Argentina). **B**, *Mulinum spinosum* (Parque Nacional Nahuel Huapi, Neuquén, Argentina). **C**, *A. compacta* (Susques, Jujuy, Argentina). **D**, *Azorella spinosa*. **E**, *A. trifurcata*. **F**, *A. madreporica*. **G-H**, *Laretia acaulis*. **I**, *M. leptacanthum*. **J**, *M. spinosum*. **K**, *M. ulicinum*. [Fotografías: A, C, F-H: C.I. Calviño; B; M. Tammone; D: D. Mora; E: G. Plunkett; I-K: M. Fernández].

Apiaceae (Umbelliferae) comprende aproximadamente 455 géneros y 3600-3750 especies (Pimenov & Leonov, 1993). La familia es cosmopolita, y particularmente abundante en regiones templadas del hemisferio norte. En el Cono Sur de América (Argentina, Chile, Paraguay, Uruguay y sur de Brasil), Apiaceae incluye 48 géneros y 219 especies, 133 de las cuales son endémicas (Martínez, 2008). La mayoría de sus miembros son plantas herbáceas, con hojas pinnatipartidas, flores agrupadas en umbelas y frutos esquizocárpicos. Dada la naturaleza aromática de sus frutos y follaje, muchas umbelíferas son comúnmente utilizadas como alimentos o especias; éstas incluyen a la zanahoria, el apio, el hinojo, el coriandro, el perejil, el eneldo, el hinojo y el anís, entre otras. Su distintiva composición química se refleja en su uso medicinal y en la toxicidad de muchos miembros de esta familia (Hegnauer, 1971; Van Wyk & al., 2013). El sistema de clasificación tradicionalmente utilizado en Apiaceae es el de Drude (1897-1898) quien dividió la familia en tres subfamilias basado en caracteres del fruto: Apioideae, Saniculoideae e Hydrocotyloideae. Actualmente se reconocen, sobre la base de su monofilia a partir de estudios filogenéticos moleculares, cuatro subfamilias en Apiaceae: Apioideae, Saniculoideae, Azorelloideae, y Mackinlayoideae (Plunkett & al., 2004). La tradicionalmente reconocida subfamilia Hydrocotyloideae (sensu Drude, 1897-1898) es polifilética. Algunos miembros de ésta se incluyen en Azorelloideae y Mackinlayoideae, y otros (como *Hydrocotyle* L.), actualmente se incluyen en la familia Araliaceae (Chandler & Plunkett, 2004).

La subfamilia Azorelloideae abarca 22 géneros que comparten la presencia de frutos con endocarpio leñoso, canales intrajugales y la ausencia de vittae valeculares (Nicolas & Plunkett, 2009). Los canales intrajugales (también llamados vittae intrajugales, canales acompañantes) son canales secretores que se ubican en las costillas del fruto, hacia el lado dorsal de los haces vasculares (Tseng, 1967). Estos canales producen aceites, y resinas biogénicamente relacionadas a estos aceites (Hegnauer, 1971). Los vittae valeculares son canales secretores que se ubican entre las costillas del fruto (valéculas) y no están asociados a los haces vasculares (Calviño & al., 2008a). Dentro de la subfamilia, se reconocen tres grandes linajes, uno de los cuales incluye a los géneros *Azorella* Lam., *Laretia* Gillies & Hook., *Mulinum* Pers. y seis géneros más (*Dickinsia* Franch., *Diplaspis* Hook. f., *Huanaca* Cav., *Schizeilema* (Hook. f.) Domin, *Spananthe* Jacq., y *Stilbocarpa*

(Hook. f.) Decne. & Planch.; Nicolas & Plunkett, 2009). Ni *Azorella* ni *Mulinum* son monofiléticos, pero las especies muestreadas de *Mulinum*, la mayoría de las de *Azorella*, y *Laretia*, forman un clado bien soportado (Chandler & Plunkett, 2004; Andersson & al., 2006; Nicolas & Plunkett, 2009). Estos tres géneros son muy afines morfológicamente y en estado vegetativo son fácilmente confundibles (Martínez, 1989). Las diferencias entre ellos se basan principalmente en la compresión del fruto y en la presencia o ausencia de alas. Incluso *Laretia* ha sido considerado un género intermedio entre los otros dos, ya que vegetativamente es afín a *Azorella* pero tiene frutos alados como *Mulinum* (De Candolle, 1830). Por lo expuesto, es claro que es necesaria una revisión en la circunscripción actual de los géneros. Sin embargo, para ello, se requiere de una comprensión profunda de la biología de los tres géneros en conjunto, por esto se propone estudiar no sólo las relaciones filogenéticas dentro de este grupo, sino también la morfología, anatomía y distribución de las especies para así finalmente comprender la historia evolutiva de este linaje que llamamos grupo *Azorella-Mulinum*.

El grupo *Azorella-Mulinum* es principalmente sudamericano e importante por su dominancia en regiones elevadas de los Andes y en la estepa Patagónica. La mayoría de las especies son plantas xerófilas subarborescentes, que forman cojines hemisféricos o chatos, laxos o compactos (Fig. 1). El género *Azorella* consta de 26 especies que se distribuyen por los Andes desde Costa Rica hasta las islas subantárticas Kerguelen, Crozet, Macquarias, Marion y Heard (Martínez, 1989, 1991, 2008), fue creado por Lamarck (1783) sobre la base de una especie, *A. filamentosa* Lam. *Mulinum* comprende 13 especies (Martínez, 2008) con una distribución restringida a los Andes australes y Patagonia, fue creada por Persoon (1805) sobre la base de cuatro especies, siendo *M. spinosum* (Cav.) Pers. la especie tipo. *Laretia* es un género monotípico que se encuentra en los Andes de San Juan y Mendoza, Argentina y regiones limítrofes de Chile, fue creada por Gillies y Hooker (1830) con la especie *L. acaulis* (Cav.) Gillies & Hook.

Hasta el momento, no existen estudios morfológicos en el grupo *Azorella-Mulinum* en su totalidad. El género *Azorella* ha sido revisado taxonómicamente (Martínez, 1989, 1991, 1995). Estos estudios, incluyen detallados análisis morfo-anatómicos de las hojas y frutos para todas las especies, donde se observa una gran variación foliar posiblemente relacionada con distintas adaptaciones a ambientes xéricos (Martínez, 1995). Para *Laretia*,

también se están realizando estudios equivalentes (Fernández & al., *en preparación*). Sin embargo, para el género *Mulinum* es necesaria una revisión taxonómica y análisis de las características morfológicas y anatómicas de las hojas y frutos de todas las especies. Más aún, los límites entre varias especies del género (*Mulinum echinus* DC., *M. leptacanthum* Phil., *M. spinosum* (Cav.) Pers., *M. famatinense* Wolff, *M. triacanthum* Griseb., y *M. ulicinum* Gillies & Hook.) todavía son confusos, por lo que es necesario profundizar en su estudio para poder delimitarlas.

Recientemente se publicó un trabajo filogenético en el grupo, pero basado únicamente en dos regiones del genoma del cloroplasto (Nicolas & Plunkett, 2012). Ya es ampliamente aceptada la importancia de considerar tanto regiones del cloroplasto como del núcleo para inferir relaciones filogenéticas en plantas (Soltis & Kuzoff, 1995 en adelante), por lo que aquí planteamos triplicar el número de caracteres del genoma de cloroplasto y además agregar datos del genoma nuclear para estimar las relaciones filogenéticas en el grupo *Azorella-Mulinum*. Disponer finalmente del mismo tipo de información morfológica para el grupo *Azorella-Mulinum* en su totalidad y de una filogenia robusta, permitirá realizar estudios comparativos entre las especies, y así eventualmente comprender la evolución de su morfología en relación a los ambientes xéricos que ocupan. Asimismo, permitirá recircunscribir a los géneros a partir de una comprensión global y profunda del grupo *Azorella-Mulinum* que tenga en cuenta la monofilia de los grupos.

El objetivo general de este trabajo es aportar a la sistemática del grupo *Azorella-Mulinum*, mediante la integración de estudios morfológicos y anatómicos, filogenéticos moleculares y la revisión taxonómica de los grupos que lo requieran (i.e., *Mulinum*). De esta manera, se proponen los siguientes objetivos específicos:

1. Analizar y describir la variación morfológica y anatómica encontrada en *Mulinum* en relación con los géneros *Azorella* y *Laretia*. También estudiar la historia taxonómica del género *Mulinum*, así como otras características biológicas y geográficas que ayuden a comprender la sistemática del grupo (**Capítulo 1**).
2. Realizar análisis morfométricos de grupos de especies de difícil delimitación en el género *Mulinum* (**Capítulo 2**).
3. Estimar las relaciones filogenéticas en *Azorella-Mulinum* a partir de secuencias nucleotídicas del genoma del cloroplasto y del núcleo (**Capítulo 3**).

4. Revisar la taxonomía del género *Mulinum*: delimitar las especies, resolver problemas nomenclaturales, generar claves para su reconocimiento, descripciones, ilustraciones y mapas de distribución geográfica (**Capítulo 4**).
5. Recircunscribir los géneros dentro del grupo *Azorella-Mulinum* a partir de la integración de todos los datos obtenidos (**Capítulo 5**).

Este trabajo se presenta en cinco capítulos. Se parte reconociendo la existencia de 13 especies de *Mulinum* siguiendo a Martínez (2008). Hasta el Capítulo 3 inclusive estas especies fueron consideradas como hipótesis iniciales para el análisis de su delimitación a partir de estudios morfológicos, anatómicos y filogenéticos moleculares. En el Capítulo 1, se analiza y describe toda la variación morfológica y anatómica encontrada en *Mulinum* en relación con los géneros *Azorella* y *Laretia*. Incluye la historia taxonómica de *Mulinum* y las afinidades morfológicas con otros géneros, y el estudio de la exomorfología y anatomía de hojas y frutos. También se analizan la citología, biología reproductiva, fenología, composición química y usos, y la distribución geográfica de todas las especies del género.

En el Capítulo 2 se estudia la variación morfológica dentro de grupos de especies de *Mulinum* de difícil delimitación, mediante herramientas estadísticas (análisis uni y multivariados). El grupo 1 incluye a *M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*, y el grupo 2 incluye *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*. Estos análisis permitirán corroborar si las especies se separan en grupos de acuerdo con su similitud morfológica, e identificar caracteres morfológicos diagnósticos. También se evalúa si la variación morfológica que muestran estas especies se correlaciona con la variación latitudinal y/o longitudinal, o altitudinal.

En el Capítulo 3, se realizan estudios filogenéticos moleculares en el grupo *Azorella-Mulinum*, incluyendo un muestreo completo de los grandes linajes que conforman la subfamilia Azorelloideae. Se utilizan secuencias nucleotídicas de cinco regiones del genoma del cloroplasto (intron *rps16*, *trnQ-rps16*, *rps16-trnK<sup>(UUU)</sup>* exón 5', *trnG<sup>(GCC)</sup>*-*trnS<sup>(GCU)</sup>* y *rpL32-trnL<sup>(UAG)</sup>*) y una región del genoma nuclear (espaciador transcrito interno (ITS) de ADN nuclear ribosomal) que se analizan mediante los métodos de máxima parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Los resultados permitirán

corroborar las hipótesis planteadas en el Capítulo 2 sobre la circunscripción de especies de difícil delimitación. Además, en este capítulo se discuten las posibles recircunscripciones de géneros del grupo *Azorella-Mulinum* y se caracterizan morfológicamente linajes relevantes dentro de *Azorella-Mulinum*.

El Capítulo 4, utiliza los resultados de los tres capítulos anteriores para realizar una revisión taxonómica del género *Mulinum*. En este capítulo se aporta una clave para el reconocimiento de las especies, listas de sinónimos, descripciones morfológicas, observaciones sobre afinidades morfológicas entre las especies, discusión de datos bibliográficos, ilustraciones y mapas de distribución. También se analizan y resuelven problemas nomenclaturales.

Por último, el Capítulo 5 sintetiza la información de los cuatro capítulos anteriores mediante la recircunscripción de los géneros dentro del grupo *Azorella-Mulinum*. Se aporta una clave para diferenciar a los géneros *Azorella* y *Mulinum* según la actual definición de cada uno de ellos. Esta clave también incluye a los géneros *Huanaca* y *Schizeilema* que resultaron los más afines al grupo *Azorella-Mulinum*. Se presenta una descripción morfológica actualizada de *Mulinum* y *Azorella* y se resuelven problemas nomenclaturales.

**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**  
**CAPÍTULO 1: EL GÉNERO *MULINUM* Y SU RELACIÓN CON *AZORELLA* Y *LARETIA***

---

**CAPÍTULO 1: EL GÉNERO *MULINUM* Y SU RELACIÓN CON *AZORELLA* Y  
*LARETIA***

## **INTRODUCCIÓN**

Desde la creación de *Mulinum* por Persoon en 1805 sobre la base de cuatro especies hasta el último tratamiento por Martínez (2008) en el que se incluyen 13 especies, los límites del género *Mulinum* han sido poco cuestionados, aunque sus relaciones con los géneros afines *Laretia* y *Azorella* siempre fueron resaltadas. Aquí se presenta la historia taxonómica del género que muestra cómo a través del tiempo, las características del fruto han prevalecido como carácter para delimitar los grupos, a pesar de que muchos autores remarcaron las afinidades que observaban a partir de caracteres vegetativos. En relación a esto, aquí se presentan las características morfológicas y anatómicas de la totalidad de las especies actualmente incluidas en *Mulinum* según Martínez (2008), de manera que resulten comparables con los resultados de los trabajos realizados en *Azorella* (Martínez, 1989, 1991, 1995) y en *Laretia* (trabajo en preparación). En especial, este trabajo incluye el estudio detallado de la exomorfología y anatomía de hojas y frutos con una discusión de las características xeromorfas de las hojas y de las variaciones en las características del fruto. También se analizan la citología, biología reproductiva, fenología, composición química y usos, y la distribución geográfica de todas las especies del género.

## **HISTORIA TAXONÓMICA DE *MULINUM* Y AFINIDADES MORFOLÓGICAS CON OTROS GÉNEROS**

Persoon (1805) en su sinopsis global de las umbelíferas crea al género *Mulinum* transfiriendo al mismo cuatro especies que habían sido anteriormente incluidas por Cavanilles (1799) en *Selinum* L., principalmente por la presencia de umbelas simples y frutos alados y comprimidos dorsalmente. Persoon (1805) considera que esas especies presentaban un hábito distinto al resto de las especies de *Selinum*, por lo que debían agruparse en un género nuevo. Posteriormente, De Candolle (1830) amplía la circunscripción del género reuniendo en *Mulinum* a todas las especies de umbelíferas que presentan frutos alados y comprimidos dorsalmente. En su obra describe cuatro especies nuevas para el género y lo divide en tres secciones sobre la base de caracteres vegetativos. Esta concepción del género, sin embargo es considerada sumamente artificial y autores posteriores hasta la actualidad (Gillies, 1830; Clos, 1848-1849; Weddell, 1857; Philippi, 1860, 1864, 1893-1894; Bentham, 1867; Grisebach, 1874; Baillon, 1880; Echegaray, 1881;

Kuntze, 1891-1893; Drude, 1897-1898; Spegazzini, 1899; Reiche, 1902; Macloskie, 1905; Skottsberg, 1916; Wolff, 1921; Constance, 1988; Zech, 1992, Martínez, 2003, 2008) describen especies nuevas y/o incluyen especies en el género, restringiendo el concepto de *Mulinum* a la sección I de De Candolle (1830), que comprende aquellas plantas con frutos alados, comprimidos dorsalmente, de hábito sufruticoso, con hojas 3-5 partidas y segmentos a veces espinosos. De esta manera, la circunscripción del género ha permanecido estable por casi dos siglos.

De Candolle (1830) fue el primer autor en proponer una clasificación supragenérica en la familia Apiaceae, dividiendo a aquellas plantas con umbelas simples y frutos sin vittae valeculares en tres tribus según el tipo de compresión del fruto (Tribu I Hydrocotyleae, Tribu II Mulineae y Tribu III Saniculeae). De esta manera, *Mulinum* es ubicado en la Tribu II Mulineae junto con los géneros *Bolax* Comm. ex Juss., *Drusa* DC., *Huanaca* Cav., *Diposis* DC., *Spananthe* Jacq., *Pozoa* Lag., y *Asteriscium* Cham. & Schldl. por poseer frutos comprimidos dorsalmente, mientras que *Azorella* Lam. junto con otros géneros con frutos comprimidos lateralmente son ubicados en la Tribu I. Weddell (1857) considera que estas dos tribus que propuso De Candolle (1830) deberían ser una sola, restándole importancia a la compresión del fruto para establecer afinidades entre géneros. En su obra (Weddell, 1857) queda de manifiesto a través de la clave y de las observaciones la afinidad que encuentra entre los géneros *Pozoa*, *Azorella*, *Laretia* y *Mulinum*. De hecho, Weddell (1857) es el primer autor en mencionar el parecido que hay vegetativamente entre *Laretia* y *Azorella*, sin embargo por la presencia de frutos grandes y anchamente alados en *Laretia* los trata como géneros distintos. Posteriormente, Bentham (1867) utiliza el concepto de tribus de De Candolle (1830) y separa nuevamente la tribu Mulineae (*Laretia*, *Spananthe*, *Bowlesia*, *Domeykoa* Phil., *Huanaca*, *Astericum*, *Mulinum*, *Hermas* L.) de la tribu Hydrocotyleae (*Azorella*, *Hydrocotyle* L., y otros géneros) manteniendo las diferencias por el tipo de compresión del fruto. Sin embargo, en sus observaciones aclara que hay algunas azorelas que pueden tener el fruto comprimido dorsalmente. Baillon (1880) junta todos los géneros de Mulineae e Hydrocotyleae sensu De Candolle (1830) en una única tribu (inclusive géneros de saniculeas) y comenta que el género *Laretia* es intermedio entre *Mulinum* y *Azorella* (vegetativamente es afín a *Azorella* pero tiene frutos alados como *Mulinum*). Al igual que Bentham (1867) menciona que en *Azorella* la compresión del fruto

es un carácter variable y que algunas pueden presentar frutos con compresión dorsal. Posteriormente, Drude (1897-1898) propone una nueva clasificación de Apiaceae basada principalmente en caracteres del fruto, pero restándole importancia al tipo de compresión para establecer los agrupamientos de mayor rango. Así, crea a la subfamilia Hydrocotyloideae que incluye a aquellas umbelíferas con frutos con endocarpio leñoso y sin vittae (géneros incluidos por De Candolle (1830) en *Mulineae* e *Hydrocotyleae*) y la divide en dos tribus y 5 subtribus. Drude (1897-1898), ubica a *Mulinum*, *Laretia* y *Azorella* en la tribu *Mulineae* junto con otros géneros cuyos frutos están comprimidos dorsalmente o casi no tienen compresión. Sin embargo, *Mulinum* y *Azorella* quedan en subtribus diferentes (*Asteriscinae* y *Azorellinae*, respectivamente) por la presencia de alas en *Mulinum*. La clasificación de Umbelliferae de Drude (1897-1898) ha sido el sistema de referencia de los especialistas de la familia desde esa fecha, prevaleciendo por más de un siglo. En la actualidad se han propuesto modificaciones (menores en las subfamilias y algo mayores en las tribus y subtribus) al sistema de clasificación de Drude (1897-1898) para reflejar grupos monofiléticos (Downie & al., 1998, 2000, 2010; Plunkett & Downie, 1999; Chandler & Plunkett, 2004; Calviño & Downie, 2007; Nicolas & Plunkett, 2009). Claramente se puede observar la importancia que han tenido las características del fruto en los distintos sistemas de clasificación de Apiaceae. La presencia de alas y compresión del fruto en la historia taxonómica de *Mulinum* han sido caracteres tan influyentes, que *Mulinum* y *Azorella* nunca fueron considerados géneros con máxima afinidad (i.e., nunca fueron agrupados en la misma categoría taxonómica de menor rango en el sistema de clasificación propuesto) a pesar de que varios autores (Gillies, 1830; Clos, 1848-1849; Weddell, 1857; Bentham, 1867; Baillon, 1880; Echegaray, 1881; Reiche, 1902; Constance, 1988) hayan resaltado la gran afinidad entre estos géneros.

*Mulinum* ha sido tratado en varios estudios florísticos: Flora de Chile (Gay, 1848-1849; Reiche, 1902), Flora de Buenos Aires (Pontiroli, 1965), Flora Patagónica (Constance, 1988), Flora de San Juan (Martínez, 2003). Sin embargo, no todas sus especies han sido incluidas en este tipo de estudios. Gay (1848-1849) y Reiche (1902), fueron los primeros autores en tratar al género en la Flora de Chile. En su tratado, incluyen descripciones modernas de varias especies y una clave para diferenciarlas, no aportan ilustraciones pero hacen buenas observaciones. Algunas de las especies tratadas bajo *Mulinum* en estos

trabajos luego fueron sinonimizadas con *Azorella*. Pontiroli (1965), en la Flora de Buenos Aires incluye a *M. spinosum* (Cav.) Pers., mencionando su presencia en el sudoeste de la provincia, en Sierra de la Ventana. Constance (1988) en Flora Patagónica menciona siete especies, propone una clave para separarlas (aunque en la práctica no funciona para algunas especies), descripciones completas, ilustraciones, lista sinonímica y observaciones. Este autor aclara que el género se encuentra en “estado algo confuso” y plantea las dificultades para establecer límites entre las especies *M. echinus*, *M. leptacanthum* Phil. y *M. spinosum*. También menciona que “sobre la base de caracteres vegetativos, *Azorella* y *Mulinum* a menudo se distinguen sólo con dificultad”, y esta misma observación hace Reiche (1902) en la Flora de Chile. Martínez (2003), en la Flora de San Juan menciona cuatro especies, siendo la primera vez que se describen en estudios florísticos algunas de las especies del noroeste argentino como por ejemplo *M. ulicinum*.

Zech (1992) realizó una revisión taxonómica del género como trabajo de tesis, sin embargo ésta no es considerada una publicación efectiva según artículos 29 y 30 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica ya que nunca fue publicada (McNeill & al., 2012). Este autor divide al género en secciones, subsecciones y series diferenciándolas principalmente por el hábito. Reconoce ocho especies y ocho variedades, y para diferenciarlas hace énfasis principalmente en las características de las hojas, la inflorescencia y el fruto, y en la distribución geográfica. Varias de las especies que nosotros reconocemos en esta tesis fueron sinonimizadas por Zech (1992), por ejemplo *M. echeagarayi* Hieron. y *M. triacanthum* Griseb. son ubicadas en la sinonimia de *M. ulicinum*. Otras, como por ejemplo *M. famatinense* Wolff, fue excluida del tratamiento del género por Zech (1992) por presentar escaso material para tomar una decisión final y porque consideró que hay que atribuirla al género *Azorella* por la presencia de frutos casi ápteros.

Martínez (1999, 2008) en los catálogos de las Plantas Vasculares de la República Argentina y del Cono Sur mantiene los nombres y las sinonimias que fueron propuestos por Constance (1988), no así los propuestos por Zech (1992), posiblemente hasta tanto se completase una revisión del género que resolviera realmente los problemas del mismo, principalmente los límites entre *M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*, y entre las especies del noroeste argentino y/o norte chileno (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*). En total Martínez (2008) reconoce la existencia de 13 especies de *Mulinum*, que

se detallan a continuación y que en este trabajo fueron consideradas como hipótesis iniciales para el análisis de su delimitación a partir de estudios morfológicos, anatómicos y filogenéticos moleculares: *M. albovaginatum* Gillies & Hook., *M. axilliflorum* Griseb., *M. crassifolium* Phil., *M. echegarayi*, *M. echinus*, *M. famatinense*, *M. hallei* Skottsbo., *M. leptacanthum*, *M. microphyllum* (Cav.) Pers., *M. spinosum*, *M. triacanthum*, *M. ulicinum* y *M. valentini* Speg.

## MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA

### Materiales y métodos

El material estudiado en este capítulo proviene de ejemplares depositados en los herbarios de BA, BAA, BAB, BCRU, BM, CONC, CORD, E, F, G, GOET, K, LAU, LIL, LP, LPB, LY, MA, MCNS, MERL, NY, PRC, SGO, SI, UPS (abreviaturas según Holmgren & al., 1990) y/o de ejemplares coleccionados en el campo, donde se han podido observar las variaciones morfológicas intraespecíficas e individuales.

Para el estudio exomorfológico de hojas, flores y frutos de ejemplares herborizados, el material fue hidratado, hirviéndolo unos minutos en agua con unas gotas de detergente. Para aquellas estructuras menores a 1cm, todas las observaciones y mediciones se realizaron bajo microscopio estereoscópico.

Para el estudio anatómico de las especies, se analizaron las hojas y los frutos de las 13 especies de *Mulinum* reconocidas por Martínez (2008; Apéndice 1). Las observaciones fueron hechas en 1 a 4 ejemplares de cada especie. Para *M. triacanthum* y *M. axilliflorum*, se observó un único ejemplar ya que estas especies presentan la misma variación en su morfología foliar. Se hidrataron hojas y frutos maduros de las especies en agua caliente, y se les realizaron cortes histológicos transversales a mano alzada con hoja de afeitar entre el medio y tercio distal del segmento central de la lámina foliar, y en la parte media del fruto.

Para el estudio de caracteres anatómicos de la hoja, los cortes histológicos fueron clarificados, colocándolos en hipoclorito de sodio comercial durante un minuto. Luego, se les realizaron seis lavados con agua destilada por cuatro minutos cada uno. Para diferenciar los distintos tipos de tejidos mediante microscopio óptico, se tiñeron los cortes histológicos con violeta de cresyl, siguiendo una versión modificada de la técnica empleada por Dizeo de Strittmatter (1980). Para ello, se colorearon los cortes por inmersión en solución acuosa

de violeta de cresyl 0.12% P/v y luego de 30 segundos, se les agregó una gota de solución de etanol al 50%. Por último, se lavó el material con agua destilada para retirar el excedente de colorante. Con esta tinción, los tejidos que tienen células con paredes primarias no lignificadas se tiñen de rosa a rojo-violáceo claro y las células con paredes secundarias lignificadas lo hacen de distintos tonos de color azul (Dizeo de Strittmatter, 1980). Los cortes histológicos fueron observados en un microscopio óptico Olympus BX40, fotografiados, y a partir de ello, se confeccionaron esquemas a mano alzada utilizando los símbolos de Metcalfe & Chalk (1950). Además, se probó la tinción azul de cresilo brillante al 1% P/v para detectar la presencia de mucílagos en las células epidérmicas. La presencia de mucílagos en las células epidérmicas es un carácter descrito por Martínez (1995) en tres especies de *Azorella*, sin embargo en *Mulinum* no se detectó la presencia de estas sustancias.

Para el estudio del indumento (presente en *M. albovaginatum*, *M. hallei*, *M. microphyllum* y *M. spinosum*), se obtuvo la epidermis por raspado de la superficie foliar. Ésta, se maceró con hipoclorito de sodio y se coloreó con violeta de cresyl. Para la descripción de estas estructuras se siguió la nomenclatura utilizada por Martínez (1995) para *Azorella*. Para corroborar si el indumento está constituido por tricomas o emergencias, se requieren estudios ontogenéticos que no fueron llevados a cabo. Sin embargo, al igual que Martínez (1995), se utilizó el término emergencia y no tricoma, ya que del análisis de los cortes de dichas estructuras se observó que está involucrado en su arquitectura tejido subepidérmico, con lo cual el término tricoma no estaría correctamente utilizado.

Para el estudio de los caracteres anatómicos de los frutos, los cortes histológicos fueron observados en microscopio estereoscópico Olympus SZ30, fotografiados, y a partir de ello, se confeccionaron esquemas a mano alzada siguiendo la nomenclatura de los trabajos de Tseng (1967) y Martínez (1995).

Para profundizar el estudio de los distintos tipos de emergencias registrados en *Mulinum*, se realizaron observaciones adicionales con microscopio electrónico de barrido (MEB) Philips 515 perteneciente al Centro Atómico Bariloche, Comisión Nacional de Energía Atómica, Argentina. Las observaciones fueron hechas en *M. albovaginatum*, *M. hallei*, *M. microphyllum* y *M. spinosum*, y además, se realizaron observaciones en dos especies de *Mulinum* que no presentan emergencias: *M. echeagarayi* y *M. valentini*. Para

ello, bajo microscopio estereoscópico se seccionó una pequeña porción de hoja y se montó sobre una platina de aluminio cubierta con cinta bifaz, para después cubrir el material con una capa fina de oro-paladio utilizando el cubridor iónico de dicha institución.

Adicionalmente, se realizaron observaciones con MEB de la superficie de frutos de tres especies aladas: *M. leptacanthum*, *M. spinosum*, *M. triacanthum*, y una especie casi áptera: *M. ulicinum*. Se siguió el mismo procedimiento que para las hojas, excepto que los frutos fueron colocados enteros sobre la platina. La descripción de los caracteres micromorfológicos se hizo siguiendo la terminología utilizada por Martínez (1995) y Barthlott & al., (1998).

### **Hábito**

Todas las especies de *Mulinum* son subarbustos, es decir, cojines o matas leñosas que no superan los 50 cm de altura. En *M. spinosum* esta altura puede superarse, encontrando arbustos de hasta 1 m de altura. La forma de crecimiento en cojín es la más común entre las especies de *Mulinum*. Las plantas con esta forma de crecimiento presentan un tallo principal poco desarrollado y muy ramificado desde la base, y según si el crecimiento es uniforme o si prevalece el crecimiento lateral, la planta resulta en un contorno hemisférico o de carpeta achatada (basado en Rauh, 1939 y Aubert & al., 2014). Por otra parte, según el grado de ramificación y el tamaño de los entrenudos y de las hojas, se observan cojines compactos o laxos. Así, por ejemplo, en *M. albovaginatum* y en *M. crassifolium*, se observa en un mismo cojín, que en la parte central la ramificación es más densa, los entrenudos son más cortos y las hojas bien pequeñas, en comparación con la periferia, donde la ramificación es más laxa, los entrenudos son más largos y las hojas más grandes.

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**  
**CAPÍTULO 1: EL GÉNERO *MULINUM* Y SU RELACIÓN CON *AZORELLA* Y *LARETIA***

---



**Figura 1.** Fotografías de las distintas formas de crecimiento en *Mulinum*; cojines hemisféricos y laxos: **A**, *M. crassifolium*; **B**, *M. spinosum*; **C**, *M. echinus*; cojines chatos y compactos: **D**, *M. leptacanthum*; **E**, *M. hallei*; **F**, *M. famatinense*; matas bajas, irregulares y laxas: **G**, *M. echegarayi*; **H**, *M. microphyllum*; **I**, *M. triacanthum*; **J**, *M. ulicinum*. [Fotografías: A, E-G, J: M. Fernández; B-D, H: C.I. Calviño; I: M. Tammine].

**A.** Cojines hemisféricos, laxos  
de 5-100 cm alt. y 15-300 cm de diámetro  
*M. crassifolium*, *M. echinus* y *M. spinosum*.



**B.** Cojines chatos, laxos a compactos  
de 2-15 cm alt. y 10-30 cm de diámetro  
*M. albovaginatum*, *M. famatinense*, *M. hallei*, *M. leptacanthum*  
y *M. valentini*.



**C.** Matas bajas, irregulares y laxas,  
de 5-50 cm alt. y 10-30 cm de diámetro  
*M. echeagarayi*, *M. microphyllum*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*.



**Figura 2.** Esquemas de las distintas formas de crecimiento en *Mulinum*.

Esto está correlacionado con un crecimiento lento en el centro del cojín y más rápido en la periferia como ocurre en algunas especies de *Azorella* (Martínez, 1989). Especies como *M. crassifolium*, *M. echinus* o *M. spinosum* forman cojines hemisféricos y laxos (Fig. 1A-C; 2A). Otras, como *M. albovaginatum*, *M. famatinense*, *M. hallei*, *M. leptacanthum* y *M. valentini* forman cojines chatos, laxos a compactos que no superan los 15 cm de altura (Fig. 1D-F; Fig. 2B). También es común encontrar matas bajas (subarbustos que no superan los 50 cm de altura) cuyo crecimiento es irregular y laxo, por lo que no llegan a constituir verdaderos cojines (Fig. 1G-J; Fig. 2C). *M. echeagarayi*, *M. microphyllum*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum* son las especies de *Mulinum* que presentan este tipo de crecimiento.

En todas las especies de *Mulinum* las ramas crecen intrincadas y profusamente ramificadas, cubiertas por los restos foliares persistentes. La ramificación es simpodial, el crecimiento de cada rama concluye con la formación de una umbela terminal, y las nuevas ramas se originan a partir de yemas axilares de las hojas distales, inmediatamente por debajo de la inflorescencia, como se describió para *Azorella* y *M. spinosum* (Martínez, 1989; Damascos & al., 2008).

### **Indumento**

El indumento, en *Mulinum*, se restringe a pelos finos de longitud variable y a ciliias (pelos finos y largos, marginales o apicales), según la especie. Ninguna de las especies es enteramente glabra ya que la base foliar es siempre más o menos ciliada. En algunas especies, el indumento también está presente en la lámina foliar y/o en la inflorescencia. La presencia de indumento no siempre es un carácter constante en todas las hojas de un mismo individuo y/o en una especie. *M. albovaginatum* es frecuentemente casi glabro, aunque puede presentar pelos cortos y finos esparcidos irregularmente en el margen y en la cara adaxial de la lámina foliar. En *M. spinosum* la mayoría de los individuos son casi glabros, sin embargo, se observa que en algunas poblaciones chilenas hay variación en el tipo de indumento. Así, las poblaciones de Huasco (Región III) presentan abundantes pelos largos y finos en toda la hoja dándole una coloración grisácea característica, mientras que algunas poblaciones de Colchagua (Región VI) se distinguen por tener unos pocos pelos muy largos, distribuidos irregularmente en toda la hoja. En *M. hallei* y *M. microphyllum* el ápice de los segmentos foliares termina en una cilia fina, larga y blanca, a veces caediza, por lo que suele no verse; la articulación de las hojas también puede presentar ciliias. Estas dos especies son las únicas del género que presentan indumento en la inflorescencia. En ellas la base de las brácteas involucrales posee ciliias extremadamente largas y enroscadas, también presentes en la base de los pedicelos florales, dando un aspecto densamente lanoso (Fig. 3). Asimismo, el pedúnculo de la inflorescencia y el margen y ápice de las brácteas, pueden presentar ciliias similares a las que se encuentran en las hojas. Los frutos de *Mulinum* son siempre glabros.



**Figura 3.** Indumento en la inflorescencia de *M. microphyllum*. **A**, aspecto general de la cúpula lanosa; **B**, detalle de la base de las brácteas involucrales y los pedicelos florales mostrando las ciliás extremadamente largas y enruladas. [Calviño & al. 747 (BCRU)].

### Exomorfología foliar

Las hojas de *Mulinum* están divididas en tres segmentos, generalmente son rígidas y punzantes, pecioladas y con una base envainadora. Si bien en este sentido son bastante homogéneas, el tamaño de las hojas, la consistencia, y la forma de los segmentos y del ápice son caracteres sumamente útiles para diferenciar las especies.

El tamaño de las hojas varía desde los 4 milímetros, en *M. albovaginatum* o *M. valentini*, a los 8 centímetros de longitud, en *M. spinosum*. La consistencia de las hojas es en la mayoría de las especies rígida, aunque en *M. hallei* y *M. microphyllum* es coriácea, y en *M. crassifolium* y *M. echegarayi* además es crasa. En la mayoría de las especies la lámina es trisecta y en algunas también tripartida. A veces los segmentos laterales pueden ser 2-partidos, resultando en una lámina con 5 segmentos aparentes (ej. en *M. hallei*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*). En algunos casos, estos segmentos laterales también se dividen parcialmente, mostrando un margen hasta 3-fido (ej. *M. microphyllum*). Los segmentos pueden ser planos o circulares, de forma y ancho variables. El ápice puede ser agudo, u obtuso a redondeado, mucronado como en *M. albovaginatum*, *M. crassifolium*, *M. echegarayi*, *M. hallei*, *M. microphyllum* y *M. valentini*, o espinoso en el resto de las especies. El pecíolo es similar a los segmentos. Las hojas pueden ser casi sésiles (cortamente pecioladas), como en *M. echegarayi* y *M. valentini* o pecioladas en el resto de las especies. En *M. albovaginatum* y en *M. crassifolium* aquellas hojas provenientes del centro del cojín son menos pecioladas que aquellas provenientes de la periferia. La base

foliar es membranácea, generalmente amplexicaule y formando una vaina abierta. Sin embargo, en algunos ejemplares de *M. leptacanthum* y *M. spinosum* la base foliar está poco ensanchada, por lo que no rodea completamente el tallo.

### **Anatomía foliar**

Los caracteres anatómicos de la hoja ya se conocían para algunas especies como por ejemplo, *M. hallei*, *M. microphyllum*, *M. echinus*, *M. leptacanthum*, *M. spinosum*, y *M. valentini* (Pyykkö, 1966; Böcher, 1979; Ancibor, 1980; Forcone & Ayestarán, 1996). Sin embargo, este es el primer trabajo donde se estudia la totalidad de las especies en conjunto, e incluso realizando el mismo tipo de análisis que Martínez (1995) hizo para todas las especies de *Azorella*, con lo que permitirá un estudio comparativo para el grupo *Azorella-Mulinum*. Los estudios realizados en MEB, demostraron la presencia de ornamentación en la cutícula y de ceras epicuticulares en las hojas estudiadas. Si bien este carácter no fue estudiado sistemáticamente en el presente trabajo, la variación encontrada amerita estudios futuros en todas las especies.

En *Azorella*, se observa una gran variación en cuanto a la anatomía foliar, posiblemente relacionada con distintas adaptaciones a ambientes xéricos (Martínez, 1995). En este sentido, la anatomía foliar de *Mulinum* es bastante homogénea, aunque pueden diferenciarse tres grupos morfo-anatómicos con distintos grados de xeromorfismo. Esta variación exomorfológica y anatómica incluye un gradiente desde hojas coriáceas y con segmentos planos, hipodermis discontinua, mesófilo isolateral, vaina parenquimática incompleta, y esclerénquima y canales intrajugales poco desarrollados hasta hojas rígidas y con segmentos aciculares, hipodermis continua, mesófilo céntrico, vaina parenquimática completa, y esclerénquima y canales intrajugales muy desarrollados.

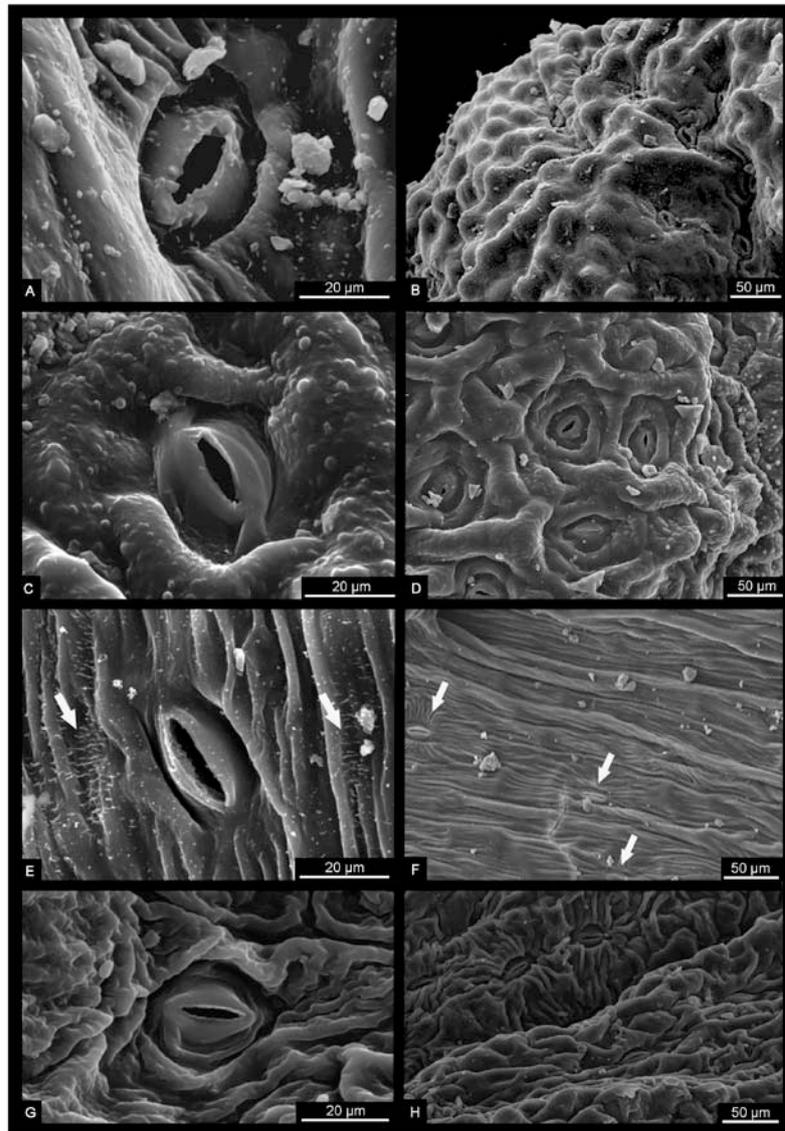
Las abreviaturas utilizadas en esta parte del texto y en las leyendas de las figuras son las siguientes: **V.S.** = vista superficial, **C.T.** = corte transversal.

### **Caracteres genéricos**

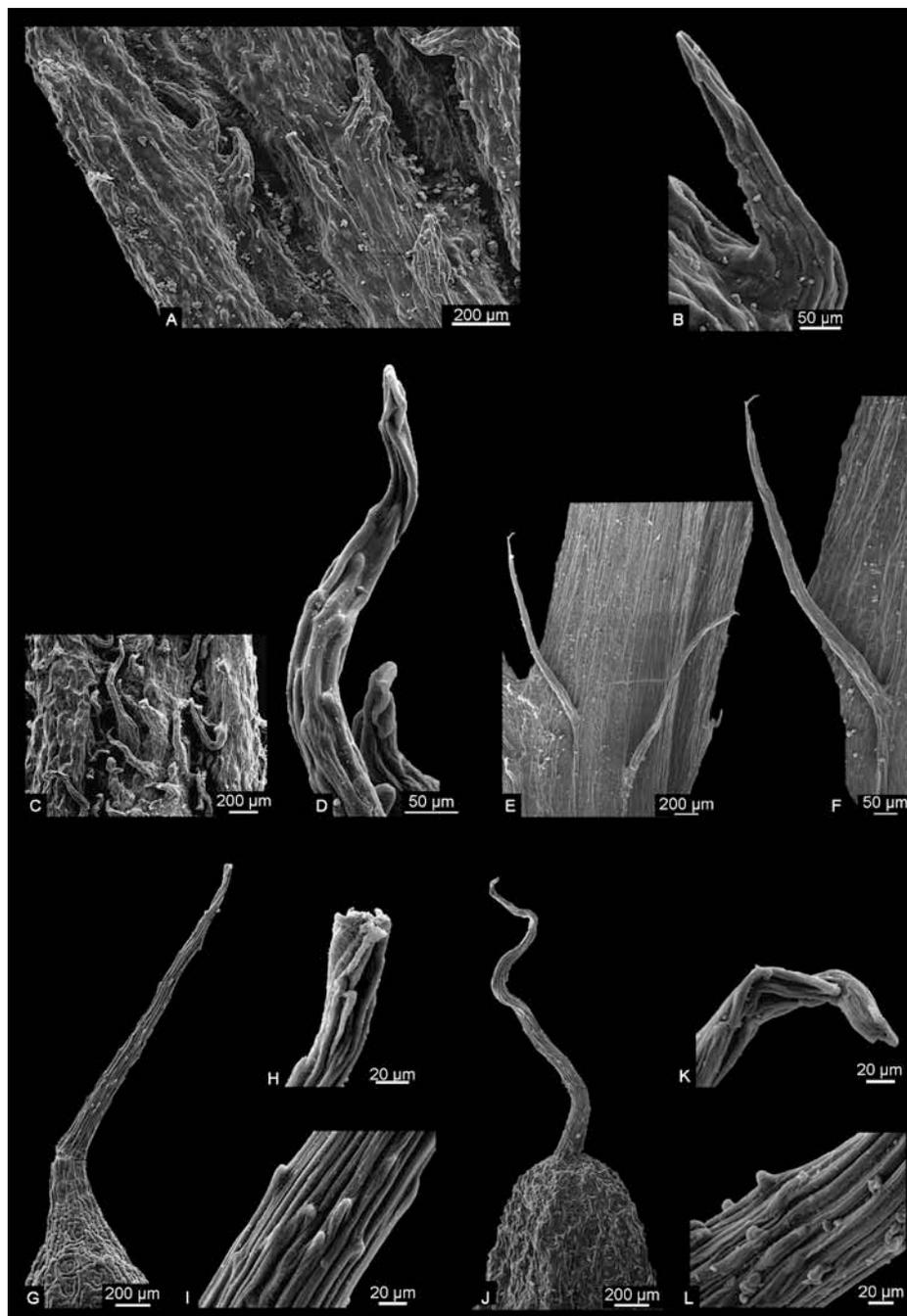
**V.S.** *Ceras epicuticulares* presentes y en patrones de deposición granulosa, papilosa o en hebras (Fig. 4A, C, E). *Cutícula* con ornamentación papilosa, reticulada o estriada (Fig. 4B, D, F). *Células epidérmicas* poligonales o rectangulares, alargadas en el sentido longitudinal de la lámina o más o menos isodiamétricas, de paredes anticlinales rectas a

levemente curvas. *Estomas* siempre en ambas caras de las hojas (anfiestomáticas); generalmente anomocíticos con 4-6 células vecinas, anisocíticos o paracíticos, pudiendo presentarse varios de estos tipos simultáneamente; hundidos en la superficie foliar por ornamentaciones de la cutícula que los rodean; rebordes estomáticos prominentes; apertura alargada, en algunas especies las células adyacentes a los estomas son estriadas (Fig. 4F, H). *Emergencias* cilíndricas, multicelulares, lisas o en algunos casos el extremo distal de las células se proyecta un poco hacia afuera determinando el carácter semiplumoso, el ápice de las emergencias puede ser redondeado o truncado (Fig. 5).

**C.T.** *Epidermis* uniestratificada, células cuadradas a rectangulares con bordes redondeados, paredes anticlinales y periclinales internas finas, la periclinal externa generalmente gruesa y cutinizada, formando en algunos casos una membrana cuticular moderada a muy gruesa (Figs. 6-7) o bien una membrana cuticular un poco más delgada que en general se desprende fácilmente (Figs. 7-8). En la mayoría de las especies las células oclusivas de los *estomas* están al mismo nivel que las células epidérmicas adyacentes (Figs. 6B, 7B, E, G, 8, 9H), aunque en algunas especies están ligeramente sobreelevadas (Figs. 6E, 9F-G) o levemente hundidas (Figs. 7I, 9I). *Emergencias* compuestas por 5-15 series de células epidérmicas y por algunas células hipodérmicas en la base; las células epidérmicas basales muy cutinizadas y más o menos isodiamétricas, las restantes, de paredes delgadas, poco cutinizadas y alargadas (Fig. 9J-K). Por debajo de la epidermis se diferencia una *hipodermis* de células parenquimáticas más pequeñas que las epidérmicas, isodiamétricas o rectangulares en sentido periclinal, con bordes redondeados y de paredes algo engrosadas; discontinua o continua aunque siempre interrumpida a nivel de los estomas. *Mesófilo* isolateral o céntrico, clorofiliano, formado por 1-5 (6) capas de parénquima en empalizada y 1-3 capas de parénquima esponjoso que se dispone sólo en el centro de la lámina y no llega a los márgenes. En aquellas especies con mesófilo céntrico las células en empalizada se disponen de forma más compacta y se observa generalmente la misma cantidad de capas en ambas caras, mientras que en el mesófilo isolateral hay más capas en la cara adaxial. Asimismo, en el mesófilo central se observa una reducción en el

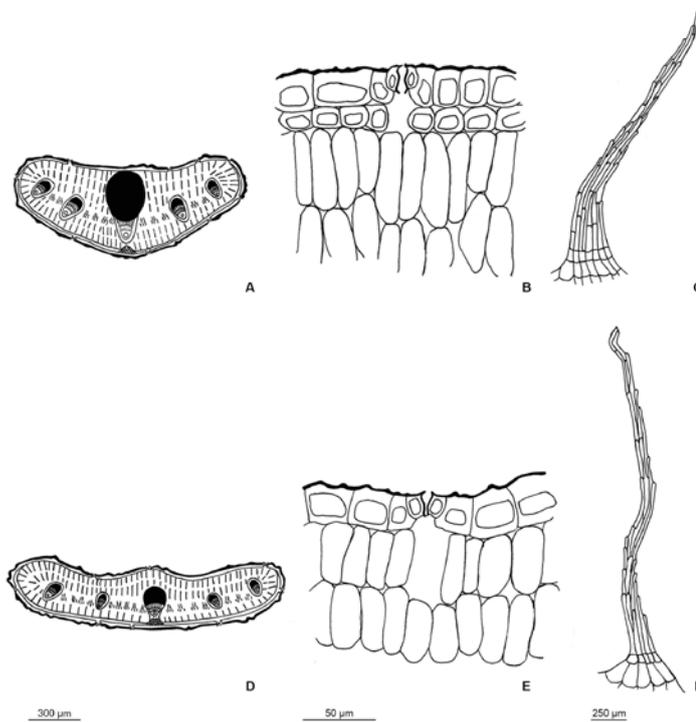


**Figura 4.** Vista superficial de la epidermis foliar de especies de *Mulinum*. **A-B**, *M. albovaginatum*: **A**, cera epicuticular de deposición granulosa y estoma con reborde estomático prominente y alargado; **B**, cutícula papilosa. **C-D**, *M. hallei*: **C**, cera epicuticular de deposición papilosa y estoma con reborde estomático prominente; **D**, cutícula reticulada. **E-F**, *M. spinosum*: **E**, cera epicuticular de deposición en hebras (se indican con flechas) y estoma con reborde estomático prominente y alargado, apertura angosta; **F**, cutícula estriada con estomas con células adyacentes estriadas (se indican con flechas). **G**, *M. echegarayi*: estoma con reborde estomático y periestomático prominente y alargado. **H**, *M. valentini*: estomas con células adyacentes estriadas. Fotomicrográficas tomadas en la cara adaxial con MEB. [A-B) *Boelcke 11610* (SI); C-D) *Fernández 22* (BCRU); E-F) *Perez Moreau 23314* (BA); G) *Lujan 64* (CORD); H) *Ruiz Leal 26434* (MERL)].

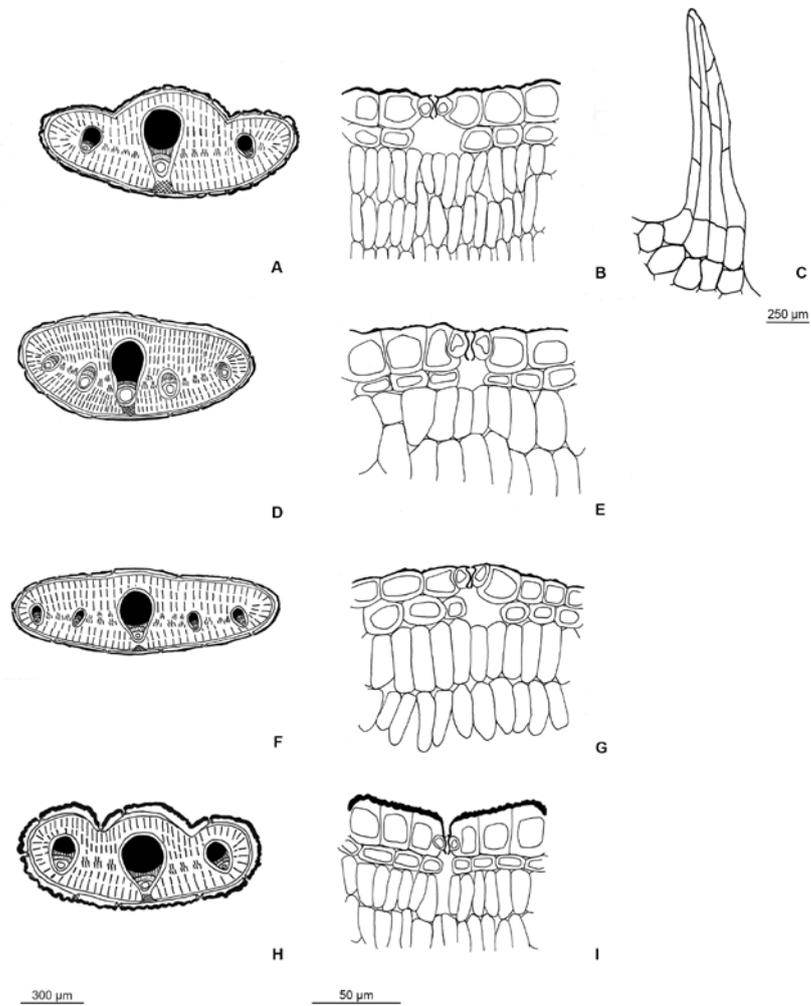


**Figura 5.** Emergenias foliares en especies de *Mulinum*. Emergenias cilíndricas lisas de ápice redondeado: **A-B**, *M. albovaginatum*, **C-F**, *M. spinosum* mostrando variación en la abundancia y longitud en distintos ejemplares. Emergenias cilíndricas semiplumosas de ápice truncado: **G-I**, *M. hallei*, **J-L**, *M. microphyllum*. Fotomicrografías tomadas en la cara adaxial con MEB. [A-B) *Boelcke* 11610 (SI); C-D) *Werdermann* 268 (SI); E-F) *Perez Moreau* 23314 (BA); G-I) *Fernández* 22 (BCRU); J-L) *Calviño & al.* 750 (BCRU)].

número de capas del parénquima esponjoso. *Haces vasculares* colaterales, con escaso tejido de conducción, siempre rodeados de una vaina uniseriada de células parenquimáticas incoloras. En el haz vascular principal de *M. hallei* y *M. microphyllum* la vaina no es completa ya que sólo rodea al tejido de conducción y no al esclerénquima. *Tejido mecánico* asociado sólo a los haces vasculares y representado por esclerénquima lignificado localizado en posición adaxial y frecuentemente por colénquima subepidérmico que se ubica en posición abaxial asociado siempre al haz vascular principal, pudiendo o no estar rodeado por la vaina de dicho haz vascular. El esclerénquima es muy desarrollado en el haz vascular principal, mientras que en los laterales este tejido es reducido o ausente. *Canales intrajugales* esquizógenos siempre presentes, acompañando a todos los haces vasculares, con distinto grado de desarrollo, ubicados en posición abaxial. *Células cristalíferas* con cristales de oxalato de calcio formando drusas, muy abundantes en el mesófilo.

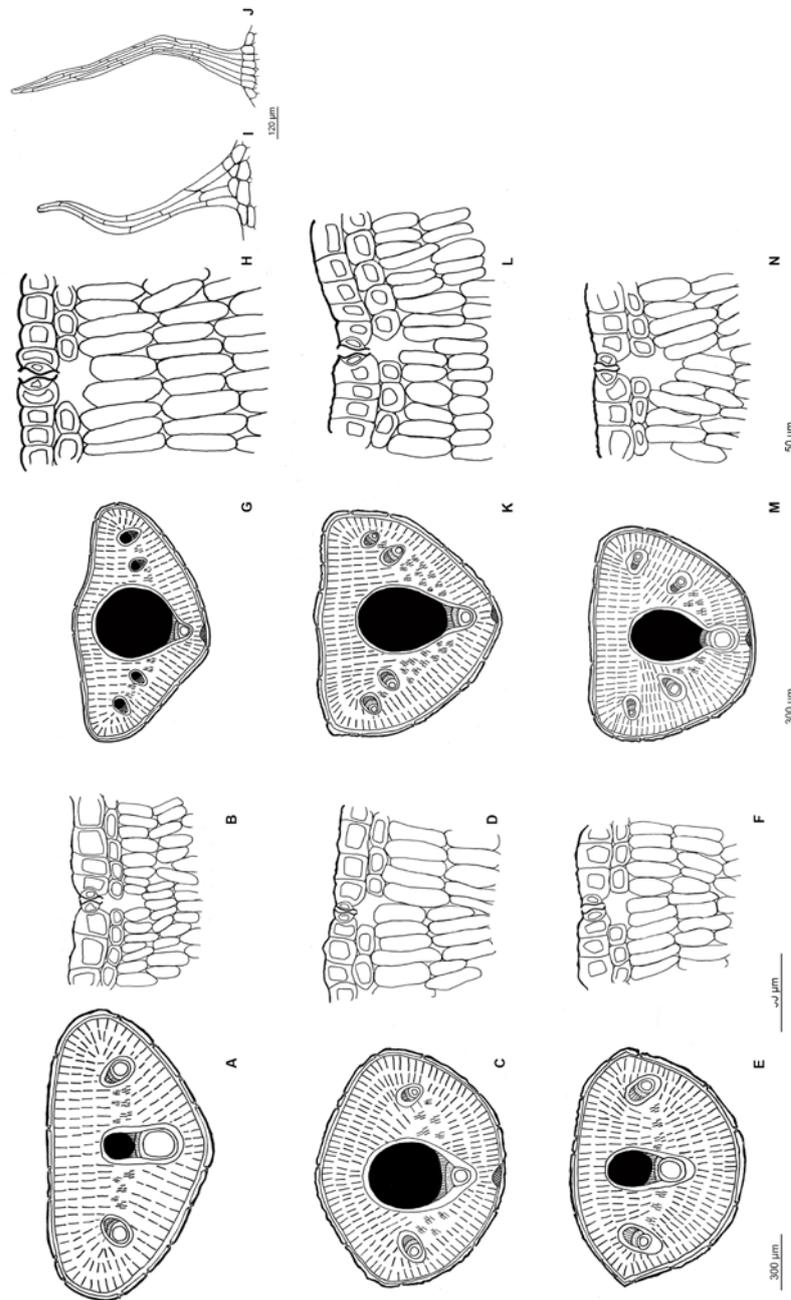


**Figura 6.** Anatomía foliar de *Mulinum*, Grupo I. Esquemas de cortes transversales y emergencias. **A-C**, *M. hallei*: **A**, aspecto general; **B**, detalle de estoma en cara adaxial; **C**, emergencia cilíndrica semiplumosa. **D-F**, *M. microphyllum*: **D**, aspecto general; **E**, detalle de estoma en cara abaxial; **F**, emergencia cilíndrica semiplumosa. Símbolos según Metcalfe & Chalk (1950). [A-B] *Losert s.n.* (BCRU); C-D) *Calviño & al.* 750 (BCRU)].



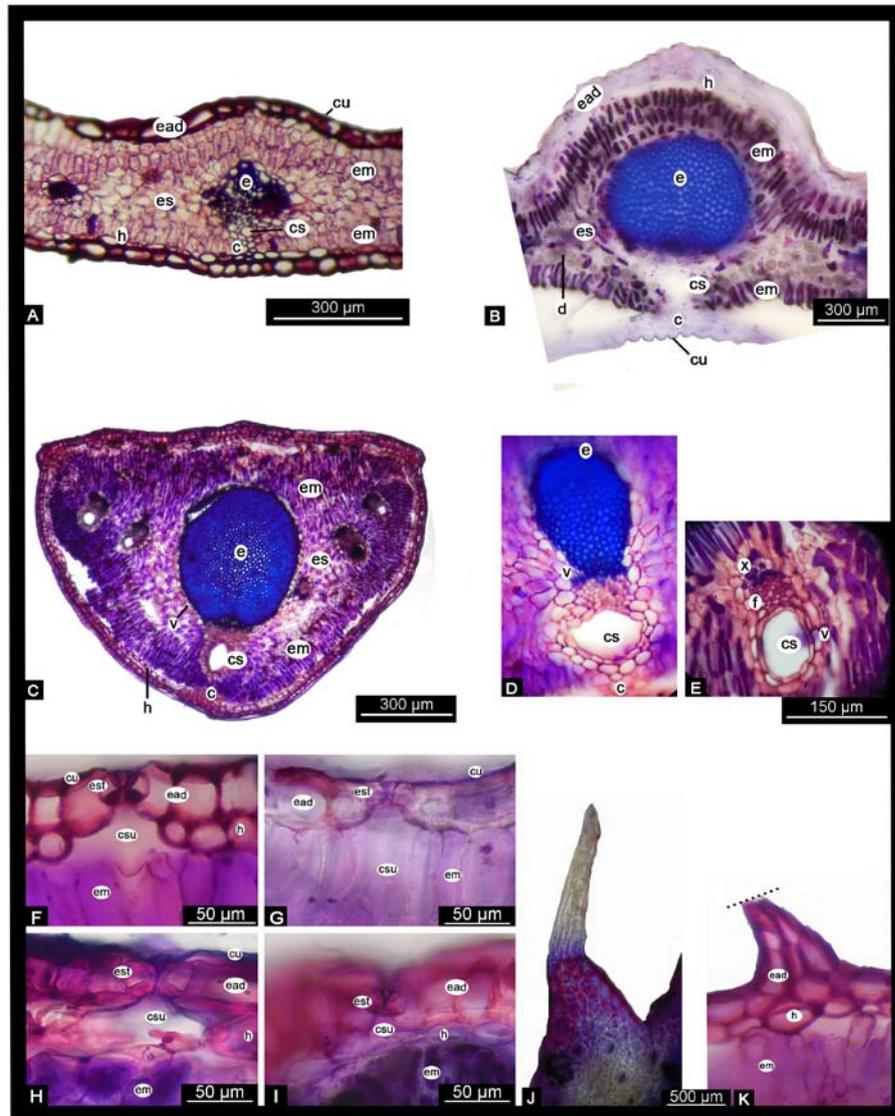
**Figura 7.** Anatomía foliar de *Mulinum*, Grupo II. Esquemas de cortes transversales y emergencias. **A-C**, *M. albovaginatum*: **A**, aspecto general; **B**, detalle de estoma en cara adaxial; **C**, emergencia cilíndrica lisa. **D-E**, *M. echeagarayi*: **D**, aspecto general; **E**, detalle de estoma en cara adaxial. **F-G**, *M. leptacanthum*: **F**, aspecto general; **G**, detalle de estoma en cara adaxial. **H-I**, *M. valentini*: **H**, aspecto general; **I**, detalle de estoma en cara adaxial. Símbolos según Metcalfe & Chalk (1950). [A-B) Boelcke & al. 11228 (SI); C) Boelcke 11610 (SI); D-E) Semper 11855 (MERL); F-G) Ezcurra & al. 2980 (BCRU); H-I) Ruiz Leal 26434 (MERL)].

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**  
**CAPÍTULO 1: EL GÉNERO *MULINUM* Y SU RELACIÓN CON *AZORELLA* Y *LARETIA***



**Figura 8.** Anatomía foliar de *Mulinum*, Grupo III. Esquemas de cortes transversales y emergencias. **A-B**, *M. crassifolium*: **A**, aspecto general; **B**, detalle de estoma en cara adaxial. **C-D**, *M. echinus*: **C**, aspecto general; **D**, detalle de estoma en cara adaxial. **E-F**, *M. famatinense*: **E**, aspecto general; **F**, detalle de estoma en cara adaxial. **G-J**, *M. spinosum*: **G**, aspecto general; **H**, detalle de estoma en cara adaxial; **I-J**, emergencias cilíndricas lisas. **K-L**, *M. triacanthum*: **K**, aspecto general; **L**, detalle de estoma en cara adaxial. **M-N**, *M. ulicinum*: **M**, aspecto general; **N**, detalle de estoma en cara adaxial. Símbolos según Metcalfe & Chalk (1950). [A-B) *Latorre & al.* 206 (CONC); C-D) *Fernández* 7

(BCRU); E-F) *Calviño 817 bis* (BCRU); G-H) *Calviño & al. 752* (BCRU); I) *Werdermann 268* (SI); J) *Perez Moreau 23314* (BA); K-L) *Cabrera 27458* (SI); M-N) *Ruiz Leal & Roiz 23635* (MERL)].



**Figura 9.** Anatomía foliar de especies de *Mulinum*. Cortes transversales: **A**, *M. microphyllum*. **B**, *M. valentini*. **C**, *M. triacanthum*. **D-E**, *M. echegarayi*: **D**, detalle de tejido mecánico y canal secretor; **E**, detalle de haces vasculares por encima del canal secretor. **F**, *M. spinosum*, estoma con células oclusivas ligeramente sobreelevadas respecto de las células adyacentes. **G**, *M. microphyllum*, idem que en **F**. **H**, *M. triacanthum*, estoma con células oclusivas al mismo nivel que las células adyacentes. **I**, *M. valentini*, estoma con células oclusivas levemente hundidas respecto de las células adyacentes. **J-K**, emergencias cilíndricas lisas: **J**, *M. albovaginatum* (en vista superficial); **K**, *M. spinosum* (en corte transversal). Abreviaturas: **c**: colénquima; **cs**: canal secretor; **csu**: cámara subestomática; **cu**: cutícula; **d**: drusas; **e**:

esclerenquima; **ead**: epidermis adaxial; **eab**: epidermis abaxial; **em**: parénquima en empalizada; **es**: parénquima esponjoso; **est**: estoma; **f**: floema; **h**: hipodermis; **v**: vaina; **x**: xilema. Fotomicrografías tomadas con microscopio óptico. [A, G) *Calviño & al. 750* (BCRU); C, H) *Cabrera & al. 27458* (SI); D-E) *Semper 11855* (MERL); F) *Calviño & al. 752* (BCRU); B, I) *Ruiz Leal 26434* (MERL); J) *Boelcke 11610* (SI); K) *Werdermann 268* (SI)].

### Caracteres específicos

Se describen a continuación solo los caracteres diagnósticos de las especies separadas en grupos según su similitud anatómica.

**Grupo I:** *M. hallei* (Fig. 4C-D; Fig. 5G-I; Fig. 6A-C) y *M. microphyllum* (Fig. 5J-L; Fig. 6D-F; Fig. 9A, G).

Estas especies tienen hojas coriáceas y con segmentos planos.

**V.S.** *Ceras epicuticulares* de deposición papilosa. *Cutícula* con ornamentación reticulada. *Estomas* con células adyacentes no estriadas. *Emergencias* cilíndricas semiplumosas, de ápice truncado, ubicadas en el ápice de los segmentos foliares, a veces caedizas.

**C.T.** *Cutícula* moderada a gruesa. *Estomas* generalmente escasos, con células oclusivas al mismo nivel o ligeramente sobreelevadas respecto de las células epidérmicas adyacentes. *Hipodermis* presente solo en la cara abaxial, interrumpida en la zona del haz vascular principal. *Mesófilo* isolateral. *Haz vascular* principal con vaina de células parenquimáticas que se extiende desde el tejido de conducción hacia la cara abaxial, de modo que no rodea al casquete de esclerenquima; haces vasculares secundarios rodeados completamente por una vaina de células parenquimáticas. *Tejido mecánico* representado por esclerenquima en todos los haces vasculares, en *M. hallei* está un poco más desarrollado que en *M. microphyllum*, pudiendo llegar a la epidermis en la cara adaxial; y por colénquima que puede o no estar rodeado por la vaina del haz vascular principal. *Canales intrajugales* poco desarrollados.

**Grupo II:** *M. albovaginatum* (Fig. 4A-B; Fig. 5A-B; Fig. 7A-C; Fig. 9J), *M. echeagarayi* (Fig. 4G; Fig. 7D-E; Fig. 9D-E), *M. leptacanthum* (Fig. 7F-G) y *M. valentini* (Fig. 4H; Fig. 7H-I; Fig. 9B, I).

Estas especies tienen hojas coriáceas a rígidas, crasas (en *M. echeagarayi*) o no (en el resto de las especies), y con segmentos planos.

**V.S.** *Ceras epicuticulares* de deposición granulosa. *Cutícula* con ornamentación papilosa o reticulada. *Estomas* con o sin células adyacentes estriadas. *Emergencias* ausentes o en *M. albovaginatum*, cilíndricas, lisas, de ápice redondeado, distribuidas irregularmente en la cara adaxial, ausentes o abundantes y persistentes.

**C.T.** *Cutícula* de grosor variable, delgada y que en general se desprende con facilidad a muy gruesa en *M. valentini*. *Estomas* poco abundantes en *M. valentini* o abundantes en el resto de las especies, con células oclusivas al mismo nivel o levemente hundidas respecto de las células epidérmicas adyacentes. *Hipodermis* continua o en *M. valentini* discontinua. *Mesófilo* isolateral. *Haces vasculares* rodeados completamente por una vaina de células parenquimáticas. *Tejido mecánico* representado por esclerénquima en todos los haces vasculares o en *M. echeagarayi* solo en el haz vascular principal, y por colénquima que puede o no (en *M. leptacanthum*) estar rodeado por la vaina del haz vascular principal. *Canales intrajugales* poco desarrollados, en *M. echeagarayi* están un poco más desarrollados que en el resto de las especies.

**Grupo III:** *M. crassifolium* (Fig. 8A-B), *M. echinus* (Fig. 8C-D), *M. famatinense* (Fig. 8E-F), *M. spinosum* (Fig. 4E-F; Fig. 5C-F; Fig. 8G-J; Fig. 9F, K), *M. triacanthum* (Fig. 8K-L; Fig. 9C, H) y *M. ulicinum* (Fig. 8 M-N).

Estas especies tienen hojas rígidas, crasas (en *M. crassifolium*) o no (en el resto de las especies), y con segmentos planos o aciculares.

**V.S.** *Ceras epicuticulares* de deposición en hebras y/o granulosa. *Cutícula* con ornamentación estriada. *Estomas* con células adyacentes estriadas. *Emergencias* ausentes o en *M. spinosum*, cilíndricas, lisas, de ápice redondeado, distribuidas irregularmente en la cara adaxial o en ambas caras, escasas y muy largas, o abundantes y muy cortas (en poblaciones de Colchagua y Huasco, respectivamente) y persistentes.

**C.T.** *Cutícula* delgada que se desprende con facilidad. *Estomas* abundantes, con células oclusivas al mismo nivel o ligeramente sobreelevadas respecto de las células adyacentes. *Hipodermis* continua. *Mesófilo* céntrico. *Haces vasculares* rodeados de vaina de células parenquimáticas. *Tejido mecánico* muy desarrollado, representado por esclerénquima solo en el haz vascular principal o en todos los haces vasculares como en *M. spinosum* y,

excepto en *M. crassifolium* y en *M. famatinense*, por colénquima muy poco desarrollado, y que no está rodeado por la vaina del haz vascular principal. *Canales intrajugales* muy desarrollados en *M. echinus*, *M. spinosum*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*, y menos desarrollados en *M. crassifolium* y *M. famatinense*.

### **Características foliares xeromorfas en *Mulinum***

Las plantas xerófitas poseen mecanismos fisiológicos y morfológicos destinados a retrasar la deshidratación para evitar llegar al estrés por déficit hídrico. Una de las estrategias es ajustar el tamaño y la resistencia de los órganos para incrementar al máximo la captación de agua y disminuir su pérdida (Montenegro & al., 1981; Cosa & Dottori, 2012). Muchos de los caracteres tradicionalmente considerados xeromorfos son aquellos eficaces para regular la pérdida de agua por transpiración, función localizada principalmente en las hojas (Martínez, 1995). En ambientes áridos, la reducción de la superficie foliar expuesta al medio exterior a través de la cual ocurre el intercambio gaseoso e hídrico resulta en una estrategia adaptativa (Shields, 1950; Böcher, 1979, Martínez, 1995; Cosa & Dottori, 2012). Muchas especies de *Azorella* y *Mulinum* tienen un área foliar reducida. Esto se observa de dos maneras en *Azorella* y *Mulinum*: por el desarrollo de hojas aciculares como en *A. cryptantha* y en la mayoría de las especies de *Mulinum* del grupo III, o por la involución de los márgenes foliares como en *A. filamentosa*, *A. ameghinoi*, *M. albovaginatum* y *M. valentini*. En este último tipo, la involución de los márgenes determina la presencia de un surco en la cara adaxial que podría proteger a los estomas, y su presencia es muy frecuente en especies xerófitas (Martínez, 1995; Padín & al., 2014). Si bien, la mayoría de las especies de *Mulinum* pueden presentar surcos adaxiales, en *M. albovaginatum* y *M. valentini* estos surcos son mucho más notorios exomorfológicamente y evidentes en los cortes transversales (Fig. 7A, H).

La presencia de *ceras epicuticulares* y de ornamentaciones en la *cutícula* (Fig. 4) sirven como mecanismos efectivos para reducir la transpiración cuticular (Riederer & Schreiber, 2001). Además, en la mayoría de las especies xerófitas, los *estomas* están presentes en ambas caras de las hojas (anfiestomáticas) como ocurre en todas las especies de *Mulinum* (Figs. 6, 7, 8) y en la mayoría de las especies de *Azorella* (Martínez, 1995). Esta característica junto con la abundancia de estomas permitiría una mayor eficiencia en el

intercambio gaseoso en poco tiempo, en condiciones de escasa humedad relativa del ambiente e intensa iluminación (Cosa & Dottori, 2012).

La presencia de *emergencias* en las hojas, en general se relaciona con la economía del agua. Su función es contribuir directamente a disminuir el movimiento de aire en la superficie externa que rodea la epidermis, permitiendo de esta manera concentrar el vapor de agua en este sector y evitar la excesiva transpiración; pero además, se considera que indirectamente, regulan la temperatura, a través de la reducción de la absorción de energía radiante o por reflexión de la luz (Rotondi & al., 2003; Cosa & Dottori, 2012). Como ya se mencionó el indumento está representado en el género por *emergencias* lisas o semiplumosas, presentes en *M. albovaginatum*, *M. hallei*, *M. microphyllum* y *M. spinosum* (Fig. 5). Este tipo de *emergencias* también se encuentran en varias especies de *Azorella* (Martínez, 1995).

Otro carácter xeromorfo es la presencia de *células epidérmicas* con paredes gruesas y de *hipodermis*. Se sabe que debido a sus características fisicoquímicas las células con paredes gruesas retienen agua que puede ser cedida a las células vecinas del mesófilo en caso de estrés hídrico, y además, es probable que cumplan también con una importante función de sostén, reduciendo el riesgo de colapso por marchitamiento (Martínez, 1995; Cosa & Dottori, 2012). Por otro lado, en ninguna de las especies se encontró en las hojas espacios lisígenos aeríferos entre la hipodermis y el mesófilo subyacente como describen Böcher (1979) para *M. spinosum* y Forcone (1996) para *M. hallei*, sin embargo, en *Azorella* así como en otras especies xerófitas es común encontrar estos espacios de aire que podrían funcionar como aislante térmico (Böcher, 1979; Ragonese, 1990; Martínez, 1995; Padín & al., 2013). La presencia de *mesófilo* céntrico en las especies de *Mulinum* del grupo III, con varias capas de parénquima en empalizada dispuestas de forma compacta y unas pocas capas de parénquima esponjoso es otro rasgo comúnmente asociado al xeromorfismo, e implica una mayor cantidad de células fotosintetizantes, lo que podría permitir un rápido intercambio de gases y mayor eficiencia en la fotosíntesis (Fahn, 1985; Rotondi & al., 2003; Cosa & Dottori, 2012). *A. cryptantha* es la única especie de *Azorella* con este tipo de mesófilo (Martínez, 1995).

La presencia de vainas parenquimáticas rodeando los *haces vasculares*, como en todas las especies de *Mulinum* (aunque con distinto grado de desarrollo), es otra característica

relacionada con especies xerófitas. Estas vainas ayudan a mantener la integridad hidráulica previniendo el ingreso de aire en el xilema, y pueden almacenar agua para amortiguar las fuertes tensiones por transpiración que son comunes en climas áridos (Cosa & Dottori, 2012). La presencia de *tejido mecánico*, tanto de colénquima como de esclerénquima, en especies xerófitas generalmente es muy abundante y se considera preventivo del colapso por marchitamiento (Martínez, 1995). En *Mulinum*, en general todas las especies presentan colénquima y esclerénquima, aunque con distinto grado de desarrollo. En las especies de *Mulinum* del grupo I el esclerénquima se encuentra menos desarrollado mientras que en las especies del grupo III alcanza su mayor desarrollo.

Todas las especies presentan *canales intrajugales*. Estas estructuras en general ayudan a disminuir los niveles de transpiración, y pueden ser un mecanismo de defensa anti-herbívoro dado que estos canales secretores pueden exudar sustancias tóxicas (Cosa & Dottori, 2012). La presencia de *células cristalíferas* con cristales de oxalato de calcio formando drusas en general permiten una reflexión uniforme de la radiación solar entre las células del mesófilo así como un refuerzo estructural de las paredes celulares (Cosa & Dottori, 2012), tanto en *Mulinum*, como en *Azorella* (Martínez, 1995), estas células están presentes y son muy abundantes en el mesófilo.

Como ya se mencionó, en *Azorella* se observa una gran variación en cuanto a la anatomía foliar, posiblemente relacionada con distintas adaptaciones a ambientes xéricos (Martínez, 1995). Esta variación incluye diferentes combinaciones de caracteres considerados más o menos xeromorfos; así, *Azorella* presenta especies con hojas coriáceas a más o menos rígidas, con segmentos planos, hipodermis no diferenciada, o a veces discontinua, mesófilo dorsiventral, y esclerénquima ausente o en posición central poco desarrollado, y canales intrajugales también poco desarrollados, como se da en por ejemplo *A. trifoliolata*, *A. multifida*, *A. monantha*, *A. crassipes* y *A. compacta*. En otras especies como por ejemplo en *A. selago* y *A. lycopodioides*, presentan las mismas características que las mencionadas para las especies de arriba, pero en este caso el esclerénquima es escaso y se ubica en posición marginal o bien está formando una placa continua, y además está acompañado por una marcada reducción foliar. En *A. fuegiana*, *A. filamentosa* y *A. ameghinoi*, el xeromorfismo se manifiesta a través de la presencia de hojas cilíndricas por involución de los márgenes foliares, mesófilo isolateral o dorsiventral, y esclerénquima

ausente o poco desarrollado. Por otro lado, *A. spinosa* y *A. cryptantha*, son dos especies marcadamente xerófitas cuyas características anatómicas incluyen la presencia de hojas rígidas, segmentos planos o aciculares, hipodermis continua, mesófilo dorsiventral a céntrico, esclerénquima muy desarrollado y en posición central, y canales intrajugales desarrollados (Martínez, 1995). Todas las especies de *Mulinum* son similares anatómicamente a estas dos últimas especies de *Azorella*, dado que todas las especies presentan mesófilo dorsiventral, y que se observa una reducción de la superficie foliar expuesta que va acompañada de un aumento de las capas de mesófilo en empalizada haciéndolo céntrico, un aumento en el desarrollo del esclerénquima (siempre en posición central), y un aumento en el desarrollo de los canales intrajugales.

Para *Azorella*, se plantearon al menos tres líneas adaptativas diferentes que culminan en síndromes xeromorfos altamente especializados, a partir de ancestros mesomorfos o xeromorfos no especializados (Martínez, 1995). Al culminar esta tesis Doctoral, se dispondrá de una filogenia molecular robusta para el grupo *Azorella-Mulinum* (Cap. 3) y de una minuciosa revisión morfológica y anatómica de todas las especies (Martínez, 1989, 1995, Cap. 1-4), por lo que se espera poder corroborar estas hipótesis y otras que plantaremos (Cap. 3) acerca de la evolución del xeromorfismo en el grupo, mediante la datación de filogenias y análisis de correlación entre cambios morfológicos y variables climáticas, ambientales y edáficas.

### **Inflorescencia**

La inflorescencia en *Mulinum* se compone de una umbela simple, terminal, cuyos radios nacen del eje central. Las umbelas presentan un número variable de flores y brácteas. Son pedunculadas y pueden estar muy por debajo del nivel de las hojas como en *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*, apenas sobrepasando el nivel de las hojas como en *M. albovaginatum*, *M. crassifolium*, *M. echeagarayi*, *M. leptacanthum* y *M. valentini*, o sobrepasando ampliamente el nivel de las hojas como en *M. hallei* y *M. microphyllum*. En *M. echinus* y *M. spinosum* hay umbelas que apenas sobrepasan el nivel de las hojas hasta umbelas que sobrepasan ampliamente el nivel de las hojas. En *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum* se observa la mayor reducción de pedúnculos y pedicelos en relación al tamaño de las hojas.

Las brácteas del involucreo son de menor longitud que los pedicelos florales, siendo poco conspicuas. En la mayoría de las especies son adpresas y pueden estar connadas hasta la mitad o solo en la base formando una cúpula más o menos profunda. En *M. spinosum* las brácteas del involucreo pueden ser también reflexas. En *M. hallei* y *M. microphyllum*, las brácteas involucrales son reflexas y están connadas sólo en la base formando una cúpula densamente lanosa en su interior, como se describió bajo indumento.

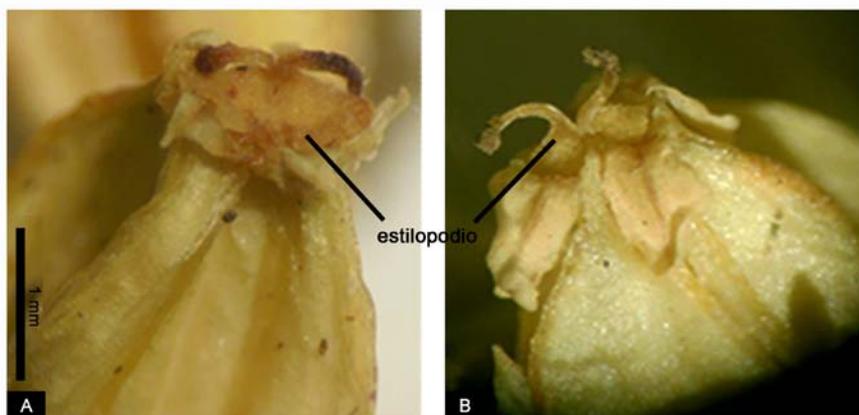
Las umbelas son generalmente homogéneas, es decir que todas sus flores son perfectas o estaminadas. En *M. spinosum*, también hay umbelas heterogéneas con flores estaminadas en la periferia y perfectas en el centro. Esta misma característica ocurre en *A. cryptantha* y *A. spinosa* (Martínez, 1989, 1991). A lo largo del desarrollo de la umbela van ocurriendo distintos estadios fenológicos hasta la maduración y escisión de los mericarpios que caen por acción de la gravedad o del viento. El desarrollo de las umbelas como ocurre en la mayoría de las apiaceas (Webb, 1981) y como se describió para *Azorella* (Martínez, 1989), es abierto y la maduración es centrípeta, así los botones florales van madurando, floreciendo y fructificando desde la periferia hacia el interior de la umbela a medida que se van formando.

### Flor

En *Mulinum* la corola es de color amarillento, las flores son muy pequeñas, pediceladas y pentámeras. Los sépalos están reducidos a pequeños dientes triangulares, mucho más cortos que los pétalos, y son persistentes. Los pétalos, en la mayoría de las especies, son elípticos a ovados, variando en el ancho, o espatulados y marcadamente angostados en la base en *M. hallei* y *M. microphyllum*; en todos los casos son reflexos y con el ápice débilmente inflexo y caedizos a la madurez. Los estambres son cortos pero más largos que los estilos y no sobresalen de la flor, con filamentos subulados y anteras globosas de color amarillo. Los estilos son dos, divergentes y persistentes; la base está engrosada y ensanchada formando el estilopodio. Esta estructura relacionada con la secreción de néctar (Bell, 1971), es en la mayoría de las especies de *Mulinum* un disco cónico a deprimido, que en todos los casos es de menor diámetro que el largo de los estilos (Fig. 10).

Todas las especies de *Mulinum* tienen individuos con flores estaminadas y/o perfectas. La proporción entre el tipo de flores es variable dentro de cada especie. Para ninguna de las especies se observaron individuos con flores pistiladas, a pesar de que Constance (1988)

mencionó esta característica para *M. echinus*, *M. hallei*, *M. leptacanthum* y *M. valentini*. En *Azorella* sólo dos especies (*A. fuegiana* y *A. filamentosa*) poseen flores exclusivamente pistiladas, en las cuales el androceo falta o está representado por estaminodios hialinos (Martínez, 1989).



**Figura 10.** Tipos de estilopodios en *Mulinum*. **A**, detalle de fruto con estilopodio deprimido en *M. crassifolium*; **B**, detalle de fruto con estilopodio cónico en *M. spinosum*. Fotografías tomadas con microscopio estereoscópico. [A] Latorre & al. 206 (CONC); B) Calviño & al. 752 (BCRU)].

### **Exomorfología del fruto**

*Mulinum* tiene un fruto seco, indehiscente, esquizocárpico, derivado de un gineceo ínfero, bicarpelar, característico de la familia Apiaceae. Cada mericarpo está comprimido dorsalmente y es alado, estas características, como se discutió en la historia taxonómica del género, fueron las utilizadas para definir al género y considerarlo una entidad distinta de otros géneros afines como *Azorella*.

Los frutos son glabros, de color amarillo, rojo y/o anaranjado, de tamaño variable (3-9 mm de largo x 2-9 mm de ancho) y de contorno elíptico, oblongo u ovado, a circular (Fig. 11). Los mericarpos están unidos por sus comisuras, y a la madurez se separan dejando ver una estructura especializada denominada carpóforo. Esta estructura está formada por los haces vasculares ventrales de cada mericarpo y por tejido adyacente de la parte central del fruto y su función está relacionada con la separación de los mericarpos y su posterior diseminación (Tseng, 1967; Calviño & al., 2008a). En *Mulinum*, el carpóforo en general persiste en uno de los mericarpos, quedando adherido a uno de los mismos y en este caso los mericarpos se separan con dificultad como en *M. albovaginatum*, *M. crassifolium* y *M.*

*valentini*; o bien puede estar libre y ser entero o cortamente bifido como en *M. echeagarayi*, *M. famatinense*, *M. hallei*, *M. microphyllum*, *M. triacanthum*, *M. ulicinum*, y en este caso los mericarpios se separan fácilmente. En *M. echinus*, *M. leptacanthum*, y *M. spinosum* pueden darse ambas situaciones, es decir, el carpóforo puede persistir en unos de los mericarpios, y en este caso los mericarpios se separan con dificultad; o también los mericarpios se separan fácilmente cuando el carpóforo es libre. En *M. spinosum* se observan todas las variantes en cuanto al carpóforo y es la única especie con carpóforo dividido hasta la base. En *Gymnophyton*, *Huanaca* y *Laretia*, el carpóforo tiene las mismas características que en *Mulinum*, mientras que en *Azorella*, *Bowlesia*, *Domeykoa* y *Pozoa* puede estar ausente o ser muy rudimentario y raramente es libre (Tseng, 1967; Constance, 1988; Martínez, 1989).

Cada mericarpio está recorrido longitudinalmente por cinco costillas bien marcadas (Fig. 11), una de esas costillas recorre el centro de la cara dorsal (costilla dorsal), dos más discurren por las caras laterales (costillas laterales) y las dos restantes se sitúan en la cara comisural (costillas comisurales) o en sus bordes (costillas marginales), una a cada lado de la hendidura originada por el carpóforo (Fig. 12).

Las alas del fruto son prolongaciones de las costillas laterales (Fig. 12). Sin embargo, en *Laretia* las alas no son homólogas a las de *Mulinum*, ya que en *Laretia* son prolongaciones de las costillas marginales (Tseng, 1967; Fernández & al., *en preparación*). El ancho de las alas en relación al ancho del cuerpo del fruto varía entre especies. Así, las alas pueden ser iguales o más anchas que el cuerpo del fruto, como por ejemplo en *M. crassifolium*, *M. echeagarayi*, *M. echinus*, *M. hallei*, *M. leptacanthum*, *M. microphyllum*, *M. spinosum*, *M. triacanthum* y *M. valentini*, hasta muy angostas determinando un fruto casi áptero como en *M. famatinense* y *M. ulicinum* (Figs. 11, 12). En la bibliografía (ej. Constance, 1988), se habla de frutos 2 o 4-alados. Estrictamente, todos los frutos tienen cuatro alas (dos por mericarpio), sin embargo, cuando las alas de ambos mericarpios se alinean sobre el plano comisural (las alas de cada mericarpio se separan 180° entre sí) de forma tal que las alas de mericarpios distintos quedan paralelas entre sí, semejan dos alas por fruto. En cambio, cuando las alas de cada mericarpio forman un ángulo menor a 180° entre sí, las alas de mericarpios distintos se distinguen fácilmente, observándose claramente las cuatro alas (Fig. 12). Es más común encontrar frutos 4-alados con diferentes grados de apertura de las

alas. En *M. leptacanthum* se observa la mayor apertura (mayor ángulo respecto del eje comisural) en las alas del fruto, pero este ángulo es variable incluso dentro de las especies, por lo que no se le ha encontrado valor taxonómico, a excepción de la distinción extrema entre alas paralelas vs. divergentes, siendo siempre paralelas en *M. microphyllum* mientras que en *M. leptacanthum* las alas son siempre divergentes (Fig. 12).

### **Anatomía del fruto**

Anatómicamente, los frutos de *Mulinum* presentan poca variación entre las especies por lo que se hará una descripción de los caracteres anatómicos del fruto para todo el género. Estos resultados son, en general, congruentes con aquellos obtenidos por Tseng (1967) en su trabajo sobre anatomía comparada del fruto en Hydrocotyloideae. Tseng (1967) describió una cutícula muy fina para las especies estudiadas excepto en *M. crassifolium*, donde la cutícula fue descrita como gruesa y en capas. Los estudios realizados en MEB, demostraron la presencia de ornamentación en la cutícula y de ceras epicuticulares en los frutos estudiados. Si bien este carácter no fue estudiado sistemáticamente en el presente trabajo, la variación encontrada amerita estudios futuros en todas las especies.

### **Caracteres genéricos**

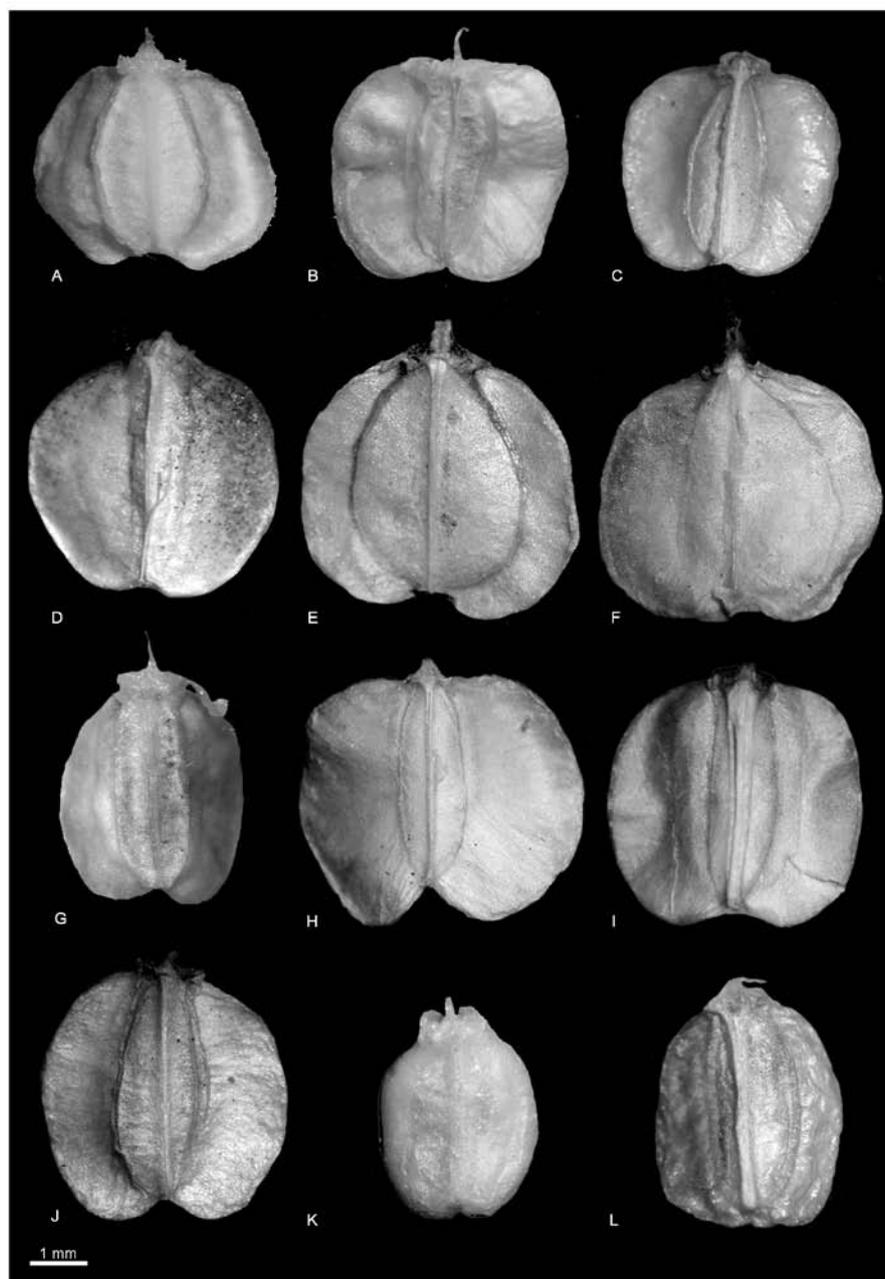
**V.S.** *Ceras epicuticulares* presentes y en patrones de deposición granulosa o en escamas (Fig. 13A-B, D). *Cutícula* con ornamentación estriada (Fig. 13C, G); en *M. spinosum* y en *M. triacanthum* las estrías se disponen densamente (Fig. 13B, E). *Células epidérmicas* generalmente de forma poligonal y paredes rectas. *Estomas* abundantes en la cara dorsal, con rebordes estomáticos y periestomáticos prominentes (Fig. 13H), apertura generalmente alargada, en algunas especies las células adyacentes a los estomas presentan abundantes estrías (Fig. 13C, E-F).

**C.T.** *Pericarpo* que rodea a un endospermo abundante. Pueden distinguirse hacia el interior las siguientes capas: 1) *Exocarpo o epicarpo*, formado por una sola capa de células epidérmicas, con paredes gruesas y cutinizadas; 2) *Mesocarpo*, constituido por 5-10 filas de células parenquimatosas, no lignificadas, Tseng (1967) menciona que pueden aparecer de manera escasa, en algunas especies células con cristales, aunque en *Mulinum* no se observaron. En esta capa se encuentran los 5 *haces vasculares* por cada mericarpo, con su respectivo *canal intrajugal*, hacia la cara dorsal de cada haz vascular (Fig. 12). Estos haces

vasculares son los que marcan las costillas que se observan exomorfológicamente. Los haces vasculares laterales se ubican en los extremos de las alas, sin embargo, en *M. microphyllum* ocasionalmente los haces vasculares laterales se ubican dorsalmente cerca de la base de las alas (Fig. 12). En la cara comisural, se halla el carpóforo (Fig. 12). Tseng (1967) menciona que esta estructura contiene un haz vascular y en aquellas especies en las que el carpóforo se divide hasta la base en dos mitades, cada mitad contiene un haz vascular, junto con células esclerificadas; 3) *Endocarpo* leñoso y ligeramente variable en espesor, rodea a la cavidad seminal y se prolonga hacia las alas. En *M. albovaginatum* (Fig. 12A) se observó el mayor desarrollo en grosor de esta capa.

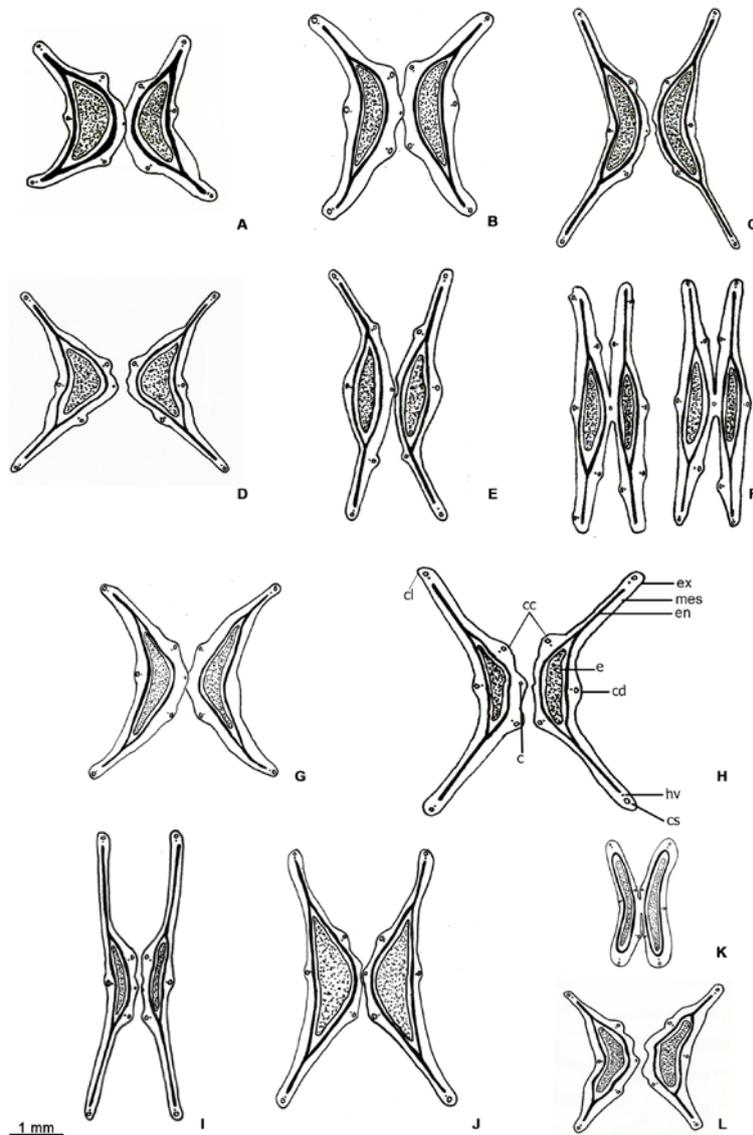
### **Polen**

La morfología del polen de varios géneros y especies de Apiaceae fueron descritos en los trabajos de Ting & al. (1964), Cerceau-Larrival (1971), y Heusser (1971). Para *Mulinum*, sólo describen el polen de *M. spinosum* (Ting & al., 1964). Esta especie presenta granos pequeños, isopolares, elipsoides u oblongos, tricolporados, colpos muy largos, rectos, estrechos, con exina delgada, uniforme, de escultura fina, y nexina curvada. *Azorella* y *Laretia* comparten algunas de estas características morfológicas con *Mulinum*, sin embargo, Ting & al., (1964), mencionan que el polen de *Laretia* es indistinguible del de *Azorella* y que a su vez presentan diferencias menores con *Mulinum*.

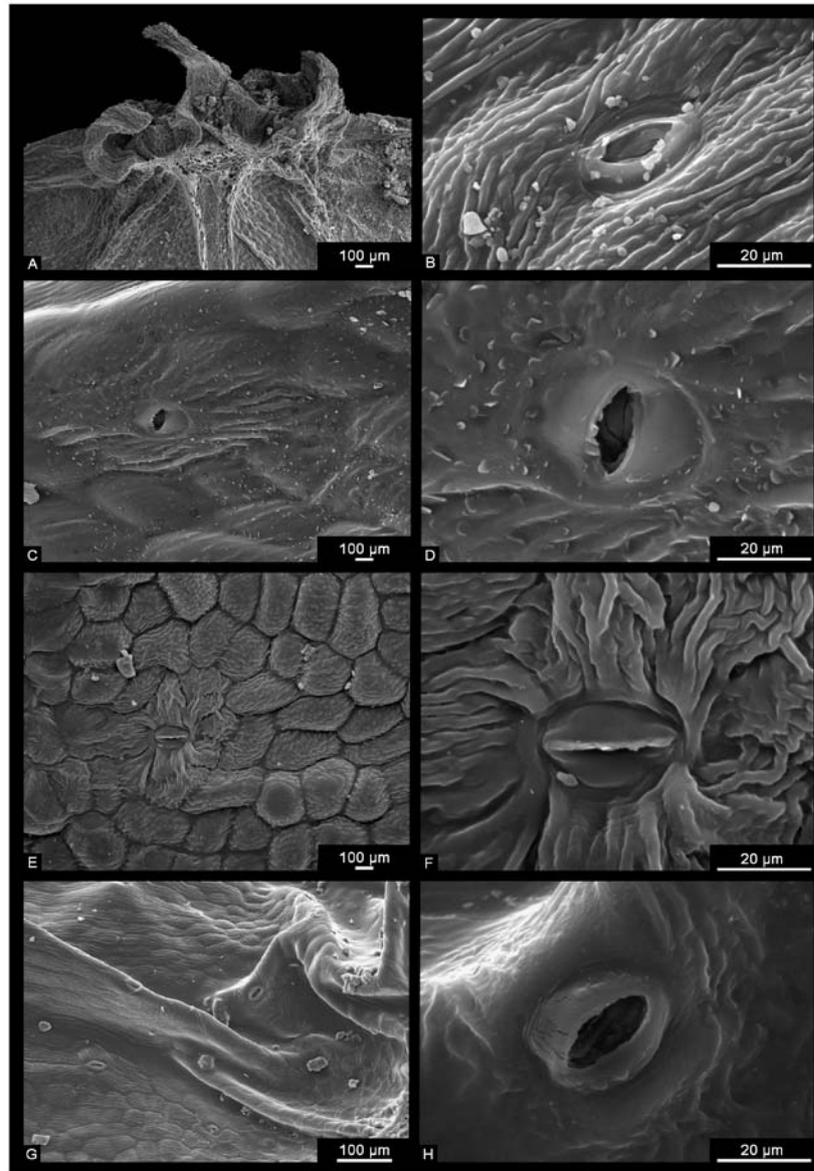


**Figura 11.** Variación del fruto en *Mulinum*. **A**, *M. albovaginatum*; **B**, *M. crassifolium*; **C**, *M. echeagarayi*; **D**, *M. valentini*; **E**, *M. hallei*; **F**, *M. microphyllum*; **G**, *M. echinus*; **H**, *M. leptacanthum*; **I**, *M. spinosum*; **J**, *M. triacanthum*; **K**, *M. famatinense*; **L**, *M. ulicinum*. Fotografías tomadas en vista ventral con microscopio estereoscópico. [A] *Boelcke 11228* (SI); [B] *Latorre & al. 206* (CONC); [C] *Semper 11855* (MERL); [D] *Fernández 30* (BCRU); [E] *Roig 15096* (MERL); [F] *Calviño & al. 750* (BCRU); [G] *Fernández 7* (BCRU); [H] *Ezcurra & al. 2980* (BCRU); [I] *Chiapella & al. 144* (BCRU); [J] *Cabrera & al. 27458* (SI); [K] *Calviño & al. 817bis* (BCRU); [L] *Ruiz Leal & Roig 23635* (MERL)].

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**  
**CAPÍTULO 1: EL GÉNERO *MULINUM* Y SU RELACIÓN CON *AZORELLA* Y *LARETIA***



**Figura 12.** Esquemas de la anatomía de frutos en *Mulinum*. **A**, *M. albovaginatum*; **B**, *M. crassifolium*; **C**, *M. echegarayi*; **D**, *M. valentini*; **E**, *M. hallei*; **F**, *M. microphyllum*; **G**, *M. echinus*; **H**, *M. leptacanthum*; **I**, *M. spinosum*; **J**, *M. triacanthum*; **K**, *M. famatinense*; **L**, *M. ulicinum*. Abreviaturas: **ex**: exocarpio; **mes**: mesocarpio; **en**: endocarpio; **e**: endosperma; **hv**: haz vascular; **cd**: costilla dorsal; **cc**: costilla comisural; **cl**: costilla lateral; **cs**: canal secretor; **c**: carpóforo. [A] *Boelcke 11228* (SI); B) *Latorre & al. 206* (CONC); C) *Semper 11855* (MERL); D) *Fernández 30* (BCRU); E) *Roig 15096* (MERL); F) *Calviño & al. 750* (BCRU); G) *Ezcurra Fernández 7* (BCRU); H) *Ezcurra & al. 2980* (BCRU); I) *Chiapella & al. 144* (BCRU); J) *Cabrera & al. 27458* (SI); K) *Calviño & al. 817bis* (BCRU); L) *Ruiz Leal & Roig 23635* (MERL)].



**Figura 13.** Vista superficial de la epidermis de los frutos en especies de *Mulinum*. **A**, aspecto general del fruto con ceras epicuticulares de deposición granulosa en *M. triacanthum*. **B**, cutícula muy estriada con cera epicuticular de deposición granulosa y estoma en *M. spinosum*. **C-D**, *M. leptacanthum*: **C**, cutícula estriada con estoma y células adyacentes estriadas; **D**, detalle de estoma y cera epicuticular de deposición en escamas. **E-F**, *M. triacanthum*: **E**, cutícula muy estriada y estoma con células adyacentes estriadas; **F**, detalle de estoma con células adyacentes estriadas. **G-H**, *M. ulicinum*: **G**, cutícula estriada con estomas; **H**, detalle de estoma con rebordes estomáticos y periestomáticos prominentes. Fotomicrografías tomadas de la cara dorsal con MEB. [A, E-F) Cabrera 27458 (SI); B) Chiapella & al. 144 (BCRU); C-D) Ezcurra & al. 2980 (BCRU); G-H) Ruiz Leal & Roig 23635 (MERL)].

## CITOLOGÍA

Los estudios citológicos de *Mulinum* se limitan a recuentos cromosómicos en seis especies. Los mismos se resumen a continuación:

Especie	n	Referencia
<i>M. echinus</i>	8	Constance & al., 1971 Constance, 1988
<i>M. hallei</i>	8	Constance & al., 1971 Constance, 1988
<i>M. leptacanthum</i>	8	Constance & al., 1976 Constance, 1988
<i>M. microphyllum</i>	16	Constance & al., 1971 Constance, 1988
<i>M. spinosum</i>	8, 16, 24?	Constance & al., 1971 Constance, 1988
<i>M. valentini</i>	8	Constance & al., 1971 Constance, 1988

En base a los recuentos cromosómicos existentes para *Mulinum* y aquellos reportados para los géneros filogenéticamente más afines (*Azorella* n=8, *Huanaca* n=9, *Schizeilema* (Hook.) Domin n=8, *Spananthe* n=8, *Homolocarpus* Hook. & Arn. n= 8, *Bolax* n=16, *Bowlesia* n=8; Diers, 1961; Bell & Constance, 1960, 1966; Mathias & Constance, 1965; Moore, 1967, 1971; Constance & al., 1971, 1976; Hair, 1980; Constance, 1988), el número básico propuesto para *Mulinum* es  $x = 8$ . De las seis especies estudiadas, sólo *M. microphyllum* y *M. spinosum* son especies poliploides, y solamente *M. spinosum* presenta varios niveles de ploidía a nivel intraespecífico. En *Azorella* se ha citado el mismo número básico que para *Mulinum*, y también la presencia de dos especies tetraploides (*A. ameghinoi* y *A. trifoliolata*; Martínez, 1989). En cambio, *Laretia*, posee recuentos de n=9 (Rahn, 1960), atípico para el grupo al que pertenece.

Interesantemente, los otros géneros de Azorelloideae a los que se les conocen recuentos cromosómicos forman un grupo monofilético hermano a los géneros mencionados anteriormente (Nicolas & Plunkett, 2009, Cap. 3) y parecieran, por el contrario, tener un número cromosómico básico  $x=10$  (*Asteriscium* n= 10; *Eremocharis* n=5, n=8, n=10;

*Gymnophyton* n=10; *Pozoa* n=10; Covas & Schnack, 1946; Bell & Constance, 1957; Rahn, 1960; Constance & al., 1971; 1976; Constance, 1988).

## BIOLOGIA REPRODUCTIVA

La mayoría de las especies de *Mulinum* son andromonoicas, con un mismo individuo con flores perfectas y flores estaminadas y umbelas homogéneas. También es común encontrar especies (*M. crassifolium*, *M. echeagarayi*, *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*) androdioicas con individuos que poseen exclusivamente flores estaminadas y otros que desarrollan flores perfectas; en ambos casos las umbelas son homogéneas. En *M. spinosum*, además se pueden encontrar umbelas heterogéneas con flores estaminadas en la periferia y perfectas en el centro. Ninguna de las especies es ginodioica (umbelas con flores exclusivamente pistiladas); este mecanismo es mucho menos frecuente en Apiaceae (Martínez, 1989).

La andromonoecia es un mecanismo reproductivo interpretado como una adaptación que permite la especialización de los dos tipos de flores (perfectas y estaminadas) a través de una división del trabajo con respecto a la función sexual, la atracción de insectos, y el periodo de floración, entre otros (Richards, 1997). Una de las ventajas más evidentes es la producción durante un prolongado período de tiempo de grandes cantidades de polen con la finalidad de incrementar la relación polen/óvulos requerida por plantas con sistemas de polinización poco especializados (Webb, 1981). La andromonoecia y la protandria (en la que el androceo madura primero) son las condiciones más frecuentes en Apiaceae (Bell, 1971; Webb, 1979, 1981; Jury, 1996). En otros géneros de Azorelloideae como *Azorella*, *Laretia*, *Huanaca* y *Schizeilema*, la andromonoecia y la protandria también son comunes (Martínez, 1989).

La androdioecia es un mecanismo que resulta en una alta relación polen/óvulos y en la producción de flores estaminadas y perfectas en plantas diferentes, y pareciera ser una estrategia para compensar ineficiencias en la polinización, y como medida alternativa para favorecer la xenogamia (Godley, 1964; Martínez, 1989, 1991). Este mecanismo de reproducción junto con la presencia de umbelas heterogéneas se da también en dos especies de *Azorella*: *A. cryptantha* y *A. spinosa* (Martínez, 1989, 1991). En las umbelas heterogéneas, los estambres y los estigmas no alcanzan la madurez al mismo tiempo para la polinización, ya que aunque las flores perfectas se abran primero, su gineceo no madura

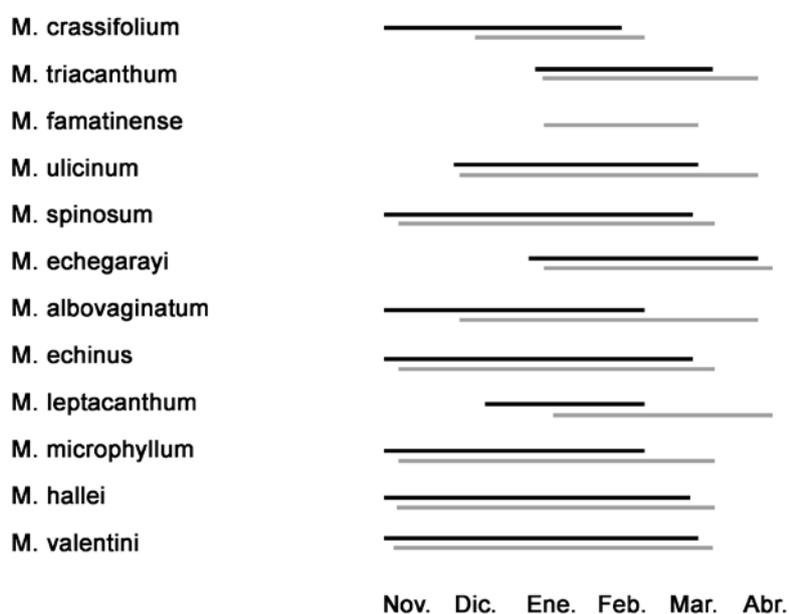
hasta que el androceo de éstas y de las flores estaminadas hayan madurado totalmente. Por lo tanto la separación entre las fases masculina y femenina es completa en una misma umbela, excluyendo por completo las posibilidades de polinización geitonógama (Jury, 1996). Sin embargo, la geitonogamia sería posible por ser plantas autocompatibles (Webb, 1981; Martínez, 1989) y por verse facilitada por el comportamiento de los polinizadores sobre las umbelas (por ejemplo, larga duración de visita, desplazamiento desde la zona central hacia la periferia). Estos patrones han sido estudiados en distintos géneros de la subfamilia Apioideae (Bell, 1971; Webb, 1979, 1981) pero no en azorelloideas.

En relación a la polinización, Arroyo & al., (1982) en su trabajo sobre ecología de la polinización en plantas de los Andes chilenos realizaron algunas observaciones en distintos géneros de Apiaceae (*Asteriscium*, *Azorella*, *Bolax*, *Bowlesia*, *Mulinum*, *Laretia* y *Sanicula*), concluyendo que el mayor porcentaje de polinización en estos grupos es mediada por una gran variedad de insectos, principalmente himenópteros y dípteros.

## FENOLOGÍA

Todas las especies de *Mulinum* florecen y fructifican desde noviembre a abril (Fig. 14). En base a las observaciones de las etiquetas del material de herbario y de lo que se ha podido observar en el campo para algunas especies, para cada especie los períodos de floración y fructificación coinciden casi completamente, aunque en *M. albovaginatum* y *M. leptacanthum*, el período de floración y fructificación se superpone solamente dos a tres meses. El período de fructificación de *M. crassifolium* (especie con distribución en el norte de Chile y Argentina entre los 3700-4600 m) es el más corto comparado con el del resto de las especies y principalmente con aquellas especies que también se distribuyen en el norte de Chile y Argentina entre los 2200-4900 m, y dura alrededor de tres meses (Fig. 14). En general, la duración de la estación de crecimiento es más corta a medida que aumenta la altitud por la limitación térmica y/o el estrés hídrico junto con la intensidad de la radiación (Cabrera, 2002). Adicionalmente, se observó que en general las especies que se distribuyen hacia el sur, desde aproximadamente los 30° a los 52° de latitud sur (ver Cap. 4, Fig. 1), el período de floración y fructificación comienza más temprano (a mediados de noviembre) en comparación con aquellas especies que se distribuyen hacia el norte desde los 30° a los 16° de latitud sur (ver Cap. 4, Fig. 1), en las que el período de floración y fructificación comienza entre uno y dos meses más tarde. Esta diferencia en el período de floración y

fructificación entre las especies del sur y del norte probablemente se relacione con el fin de la temporada de lluvias en ambos casos, ya que en el sur las lluvias son principalmente invernales y finalizan en primavera, y en el norte son estivales por lo que finalizan a fines del verano (<http://www.rhydronet.sr.unh.edu/grids/precipitation/sa.html>). *Mulinum crassifolium* es la excepción, dado que su floración comienza casi al mismo tiempo que las especies que se distribuyen al sur de Chile y Argentina. Para *M. famatinense* se desconoce el período de floración (Fig. 14).



**Figura 14.** Período de floración (raya negra) y período de fructificación (raya gris) para cada especie de *Mulinum* según su distribución latitudinal norte-sur. En *M. famatinense* se desconoce el período de floración.

## COMPOSICIÓN QUÍMICA Y USOS

Apiaceae es una familia muy rica en metabolitos secundarios, incluyendo alcaloides, flavonoides, cumarinas, ácidos orgánicos, poliacetilenos y terpenoides (Van Wyk & al., 2013). La mayoría de sus miembros tienen especies aromáticas debido a la presencia de aceites esenciales volátiles producidos por canales esquizógenos que se encuentran en hojas, raíces, tallos, inflorescencias y frutos. Es por ello que en muchas especies todas las partes de las plantas son factibles de usar como condimento, sin embargo, son las hojas frescas, los frutos y las semillas secas las de uso culinario más frecuente (por ejemplo,

perejil, eneldo, hinojo, apio, coriandro, comino, anís). Otras especies son utilizadas en la medicina tradicional por sus efectos beneficiosos atribuidos a los constituyente químicos que presentan (Hegnauer, 1971; Van Wyk & al., 2013).

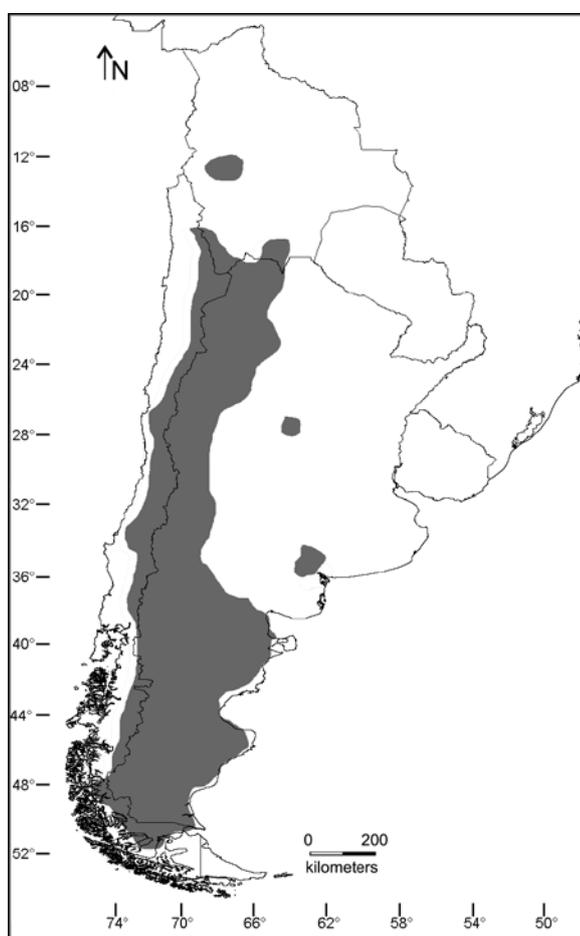
Existen varios estudios químicos en *Mulinum* (en *M. crassifolium* y *M. spinosum*), *Azorella* (en *A. compacta*, *A. madreporica*, *A. trifurcata*, *A. fuegiana*, *A. monantha*, y *A. lycopodioides*), y *Laretia acaulis*. Estos tres géneros han sido de gran interés dada la homogeneidad y especificidad desde el punto de vista químico de los extractos de éter de petróleo de sus partes aéreas, la potencialidad de las actividades biológicas detectadas y sus usos en la medicina tradicional (Loyola & al., 1990a, 1990b, 1996, 1997a, 1997b, 2000, 2001, 2002, 2004; Bórquez & al., 2007, 2011; Areche & al., 2008, 2009; Brito & al., 2007, 2008a, 2008b; Molina-Salinas & al., 2010). Los estudios llevados a cabo (op cit.) han permitido el aislamiento y la caracterización del ácido resínico y algunos aceites esenciales, particularmente  $\alpha$  y  $\beta$ -pineno y limoneno. Además se demostró que son una rica fuente exclusiva de diterpenoides del tipo *mulinano*, *azorellano*, *yaretano* y *madreporano*. Entre los más activos se destacan, ácido mulínico, 17-acetoxi-mulínico, isomulínico, mulinéxico, ácido mulinólico, azorellanol, 7-desacetilazorellanol, yaretol y 7-acetilyaretol. En *A. trifurcata* además, se han reportado por primera vez cinco triterpenos del tipo lanostano. A partir de estos terpenoides aislados se han llevado a cabo mediciones de su actividad biológica, y se ha encontrado que presentan actividad antiinflamatoria, antiparasitaria, actividad espermicida, analgésica y antihiperlipidémicos (op. cit.).

Zech (1999) aisló e identificó la presencia de diez flavonoides de las hojas y los tallos en ocho especies de *Mulinum* (*M. albovaginatum*, *M. crassifolium*, *M. hallei*, *M. leptacanthum*, *M. microphyllum*, *M. spinosum*, *M. ulicinum* y *M. valentini*), tres especies de *Azorella* (*A. monantha*, *A. patagonica*, *A. trifurcata*), y especies de otros géneros de la subfamilia Azorelloideae como *Gymnophyton*. Zech (1999) encontró que todas las especies de *Mulinum* y *Gymnophyton* contienen la flavona 6,8- di-C-glycosyl chrysoeriol y el flavonol quercetina, aunque este último compuesto no está presente en *M. valentini*, y que *Azorella* difiere de *Mulinum* y *Gymnophyton* en la producción de más tipos de flavonoides. La presencia de flavonoides así como de otros compuestos secundarios presentes en hojas, flores y frutos de *M. spinosum* cumplen funciones de defensa anti-herbívoro generando sabores desagradables (principalmente amargos: Ochoa & al., 2003; Seoane & al., 2011).

Por otro lado, varias especies de *Mulinum* y *Azorella* han sido también mencionadas en diversos trabajos etnobotánicos por su uso en la medicina tradicional, y doméstico (De Mösbach, 1992; Munizaga & Gunckel, 1958; Niemeyer, 1995; Villagrán & al., 1998a; 1998b; Muñoz & al., 1999; Estomba & al., 2005; Barboza & al., 2009). En general, *M. spinosum* (nombres vulgares: “neneo”, “chila”, “uña de gato”, “coirón”, “hierba negra”, “dichillo”, “hierba de la culebra”, “matabarrosa”), *M. crassifolium* (nombres vulgares: “zucurco”, “chuquicán”, “sulultur”, “sucurco”, “espinilla”, “chuchikan”, “chukikandi”, “chukikandia”, “chuchikandia”) y *A. compacta* (nombre vulgar: “yareta”) son las especies más citadas en la bibliografía, y se utilizan las raíces y las hojas para preparar infusiones como remedio contra afecciones bronquiales, urinarias, digestivas y diabéticas, como analgésicas, y para contrarrestar los efectos del mal de altura o puna. *Azorella compacta* además de su uso medicinal, es empleada como combustible y como sahumero en prácticas religiosas (De Mösbach, 1992; Munizaga & Gunckel, 1958; Niemeyer, 1995; Villagrán & al., 1998a; 1998b; Muñoz & al., 1999; Estomba & al., 2005; Barboza & al., 2009). También, han sido mencionadas aunque en menor medida: *M. echegarayi* (nombre vulgares: “taihuana”), *M. echinus* (nombres vulgares: “yerba negra”, “neneo oloroso”), *M. famatinense* (nombres vulgares: “chuchicaña, chuquicaya”), *A. cryptantha* (nombres vulgares: “pasto de vega”, “yerba del soldado”, “yareta”), *A. filametosa*, *A. monantha* (nombres vulgares: “yareta”, “leña de piedra”, “kurá mamüll”), *A. trifurcata* (nombre vulgar: “llareta”), *Laretia acaulis* (nombre vulgar: “llareta”) y especies de otros géneros de azorelloideas como *Bolax*, *Huanaca* y *Gymnophyton*, de las cuales también se utilizan las partes aéreas y las raíces para preparar infusiones para controlar enfermedades hepáticas, y como antisépticas y expectorantes (De Mösbach, 1992; Niemeyer, 1995; Martínez, 2003; Barboza & al., 2009).

## DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT

*Mulinum* es un género endémico de Sudamérica, característico de la estepa patagónica y de regiones elevadas de los Andes australes. Se extiende por Chile, sur de Bolivia, y Argentina desde el nivel del mar hasta los 4900 m (Fig. 15). La mayoría de las especies crecen en terrenos arenosos, roquedales y pedreros áridos del Dominio Andino-Patagónico en las provincias fitogeográficas Puneña, Altoandina y Patagónica (Cabrera, 1971; Cabrera & Willink, 1980).



**Figura 15.** Distribución geográfica del género *Mulinum*.

Las 13 especies de *Mulinum* crecen en Argentina (Martínez, 2008), siete de las cuales también crecen en Chile: *M. albovaginatum*, *M. crassifolium*, *M. echinus*, *M. leptacanthum*, *M. spinosum*, *M. ulicinum* y *M. valentini*, que se distribuyen desde la Región I (de Tarapacá) hasta la Región XII (de Magallanes y de la Antártida Chilena) en Chile, y desde Jujuy hasta Santa Cruz, en Argentina. De estas especies, *M. spinosum* es la única

especie que se distribuye en las sierras de San Luis y en Sierra de la Ventana, Buenos Aires. Otras cuatro especies: *M. echegarayi*, *M. famatinense*, *M. hallei* y *M. microphyllum* se distribuyen únicamente en Argentina. *M. hallei* y *M. microphyllum*, se distribuyen desde Neuquén hasta Santa Cruz, mientras que *M. echegarayi* y *M. famatinense* son endémicas de las cordilleras de San Juan y Mendoza, y de la Sierra de Famatina en La Rioja, respectivamente. Ninguna especie del género es exclusivamente chilena. Existe una única especie: *M. triacanthum* compartida entre Bolivia (Dptos. Cochabamba, La Paz y Tarija) y Argentina (desde Jujuy a La Rioja).

SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 1: EL GÉNERO *MULINUM* Y SU RELACIÓN CON *AZORELLA* Y *LARETIA*

**Apéndice 1.** Ejemplares examinados para el estudio anatómico foliar y de fruto de las 13 especies de *Mulinum* sensu Martínez (2008). Para los acrónimos de los herbarios se siguió a Holmgren & al. (1990).

Taxón	Información del ejemplar
<i>M. albovaginatum</i> Gillies & Hook.	Argentina. Neuquén: Dpto. Chos Malal, Parque Provincial Tromen, cajón del Ao. del Cruce, 2500 m s.m., 27-I-1964, <i>Boelcke &amp; al. 11228</i> (SI). Dpto. Minas, Cordillera del Viento, cruzada de Tricao Malal al Cajón de Butaló, ladera este, 03-XI-1964, <i>Boelcke 11610</i> (SI).
<i>M. crassifolium</i> Phil.	Chile. Región III: Pcia. Chañaral, ladera O del Co. Los Patitos, 4400 m s.m., 24-II-2001, <i>Latorre &amp; al. 206</i> (CONC).
<i>M. echeagarayi</i> Hieron.	Argentina. Mendoza: Dpto. Tupungato, Ao. La Horqueta, 3700-3800 m s.m., 28-II-1949, <i>Semper 11855</i> (MERL). San Juan: Dpto. Calingasta, Reserva Natural Estricta El Leoncito, 4-IV-2000, <i>Lujan 64</i> (CORD).
<i>M. echinus</i> DC.	Argentina. Neuquén: Dpto. Los Lagos, Parque Nacional Nahuel Huapi, 2,3 km al O de RN 40, 1180 m s.m., 27-XII-2010, <i>Fernández 7</i> (BCRU).
<i>M. famatinense</i> Wolff.	Argentina. La Rioja: Dpto. Famatina, Sierra de Famatina, desde Cueva de Pérez a la Mejicana, 4032 m s.m., 5-IX-2013, <i>Calviño 817 bis</i> (BCRU).
<i>M. hallei</i> Skottsbo.	Argentina. Chubut: Dpto. Escalante, por RN 3 a 600 m desvío a RP 27, camino hacia Río Chico, 639-641 m, 21-I-12, <i>Fernández 22</i> (BCRU). Dpto. Florentino Ameghino, Uzcudun, 23-XII-1974, <i>Roig &amp; Méndez 15096</i> (MERL). Dpto. Tehuelches, RN 40, 2 km del centro de Gobernador Costa, 09-XII-2010, <i>Losert s.n.</i> (BCRU).
<i>M. leptacanthum</i> Phil.	Argentina. Neuquén: Dpto. Huiliches, Parque Nacional Lanín, Volcán Lanín, ladera norte subiendo al refugio por Sendero de Mulas, 1800-1900 m s.m., 01-II-2000, <i>Ezcurra &amp; al. 2980</i> (BCRU).

SISTEMÁTICA DE *AZORELLA*–*MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 1: EL GÉNERO *MULINUM* Y SU RELACIÓN CON *AZORELLA* Y *LARETIA*

**Apéndice 1 continuación.** Ejemplares examinados para el estudio anatómico foliar y de fruto de las 13 especies de *Mulinum* sensu Martínez (2008). Para los acrónimos de los herbarios se siguió a Holmgren & al. (1990).

Taxón	Información del ejemplar
<i>M. microphyllum</i> (Cav.) Pers.	Argentina. Río Negro: Dpto. Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, sendero Laguna Verde, mirador pedregoso, 1579 m s.m., 26-II-2010, <i>Calviño &amp; al.</i> 750 (BCRU).
<i>M. spinosum</i> (Cav.) Pers.	Argentina. Río Negro: Dpto. Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, Co. Catedral, 26-II-2010, <i>Calviño &amp; al.</i> 752 (BCRU). Neuquén: Dpto. Chos Malal, 36 km al norte de Chos Malal, cerca de la Laguna Aquincó, 05-II-1994, <i>Chiapella &amp; al.</i> 144 (BCRU). Chile. Región III: Pcia. Huasco, Laguna Chira, 1021 m s.m., 17-I-1924, <i>Werdermann</i> 268 (SI). Región VI: Pcia. Colchagua, San Fernando, baños del flaco, 14-XII-1937, <i>Perez Moreau</i> 23314 (BA).
<i>M. triacanthum</i> Griseb./ <i>M. axilliflorum</i> Griseb.	Argentina. Jujuy: Dpto. Humahuaca Tres Cruces, 21-I-1976, <i>Cabrera</i> 27458 (SI).
<i>M. ulicinum</i> Gillies & Hook.	Argentina. Mendoza: Dpto. Las Heras, Alto de los Manantiales, 3030 m s.m., 19-II-1965, <i>Ruiz Leal &amp; Roig</i> 23635 (MERL).
<i>M. valentini</i> Speg.	Argentina. Santa Cruz: Dpto. Lago Buenos Aires, meseta del Lago Buenos Aires, 1300-1500 m s.m., 23-XII-1968, <i>Ruiz Leal</i> 26434 (MERL); RN 40, 5,3 km al S del ingreso a la Ea. Cueva de las Manos, 64 km al S de Perito Moreno, <i>Fernández</i> 30 (BCRU).

**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL  
DELIMITACIÓN**

---

**CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM*  
DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN**

## INTRODUCCIÓN

En *Mulinum* existen especies de difícil identificación porque muestran gran afinidad morfológica y porque sus áreas de distribución se superponen. Estas especies problemáticas son por un lado, *M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum* (grupo 1) y por otro *M. famatinense*, *M. triacanthum* (incluyendo a *M. axilliflorum*) y *M. ulicinum* (grupo 2). Los dos grupos son fácilmente distinguibles entre sí por caracteres reproductivos y de hábito, y por su distribución geográfica. Los límites entre las especies del grupo 1 no están claros, y esto resulta evidente por comentarios de Constance (1988) sobre las dificultades para establecerlos, principalmente entre *M. echinus* y *M. spinosum*, y porque las claves que se han propuesto (Constance, 1988; Zech, 1992) no funcionan en la práctica para separar las especies dentro de este grupo. En el caso de las especies del grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*) nunca han sido tratadas juntas, y *M. famatinense* sólo se conoce por unas pocas y antiguas colecciones de la localidad tipo, por lo que los límites entre las especies de este grupo no están claros por la falta de estudios integrales de las especies. Por todo esto es común encontrar en herbarios ejemplares de las especies de ambos grupos mal determinados.

Las especies del grupo 1 (*M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*), se caracterizan principalmente por formar cojines hemisféricos y laxos, o bien en *M. leptacanthum* cojines chatos y compactos. *Mulinum leptacanthum* presenta hojas de pequeño tamaño, segmentos foliares planos, umbelas que no sobrepasan el nivel de las hojas y frutos de gran tamaño. *Mulinum spinosum*, en cambio, se caracteriza principalmente por el mayor tamaño de sus hojas, segmentos foliares típicamente aciculares, umbelas que sobrepasan bien el nivel de las hojas y frutos de menor tamaño. Sin embargo, en base a observaciones de campo y de todo el material de los distintos herbarios, *M. spinosum* parece presentar una gradación continua en el tamaño y acicularidad de las hojas, así como también en el tamaño de los frutos y de las alas del mismo. Por ello es posible encontrar ejemplares con hojas aciculares y ejemplares con hojas planas, e incluso se observan unos pocos ejemplares con hojas aciculares y planas en el mismo individuo. También puede presentar ejemplares con frutos chicos con alas angostas y ejemplares con frutos de mayor tamaño y alas más desarrolladas. Por otro lado,

*M. echinus* parece estar morfológicamente más relacionado a esta variación observada en *M. spinosum* que a la observada en *M. leptacanthum*, y en general, aquellos ejemplares de poco tamaño, hojas pequeñas y segmentos foliares bien angostos son determinados indistintamente como *M. echinus* o como *M. spinosum*. Es evidente que existe superposición entre las tres especies y que los ejemplares que presentan características intermedias son justamente los que dificultan la identificación de cada especie.

Las especies de este grupo se distribuyen desde el norte de San Juan hasta el sur de Santa Cruz en Argentina, y en regiones limítrofes de Chile, aproximadamente entre los 28° y los 54° de latitud sur y entre los 74° y los 62° de longitud oeste. Crecen en suelos arenosos, en roquedales y pedreros, tanto en la estepa como en la alta montaña, entre el nivel del mar y los 4000 m. De las tres especies del grupo, *M. spinosum* es la que muestra una distribución más amplia tanto en longitud como en latitud.

Las especies del grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* -incluyendo a *M. axilliflorum*- y *M. ulicinum*) se caracterizan por formar matas bajas, irregulares y laxas, o bien en *M. famatinense* cojines chatos y compactos. *M. triacanthum* en general tiene hojas de mayor tamaño y segmentos foliares ovados a angostamente ovados o subulados, bien aciculares, y el fruto es más grande y bien alado en comparación con *M. ulicinum*, que tiene hojas más pequeñas y segmentos foliares triangulares a angostamente triangulares, menos aciculares, y fruto de menor tamaño y casi áptero. Por otra parte, *M. famatinense* parece presentar características morfológicas más afines a *M. ulicinum* por el menor tamaño de sus hojas y frutos. Este grupo de especies, así como otras especies de *Mulinum* del norte de Chile y Argentina, han sido poco estudiadas hasta ahora. De hecho, hasta el momento no existe ningún tratamiento para estas tres especies en conjunto. Zech (1992), ubica a *M. triacanthum* con *M. ulicinum* (aunque tratándolas como variedades distintas), por considerar al tamaño de las hojas un carácter con variación continua en ambas especies. Por otro lado, excluye a *M. famatinense* del tratamiento del género por presentar escaso material para tomar una decisión final y sugiere que habría que transferir esta especie al género *Azorella* por la presencia de frutos casi ápteros. De hecho, su clave y las descripciones no permiten separar claramente a las variedades que propone. Martínez (2008) trata a *M. axilliflorum* como una especie distinta. Sin embargo, a partir del análisis del tipo y de los ejemplares de herbario, no se observaron diferencias morfológicas ni de

distribución geográfica entre esta especie y *M. triacanthum*, con lo que *M. axilliflorum* aquí se considera un sinónimo de *M. triacanthum*. Por otro lado, Martínez (2008) sinonimiza a *Mulinum triacanthum* var. *multiflorum* con *M. triacanthum*. Sin embargo, a partir del análisis del material tipo, no se observan diferencias morfológicas entre esta entidad y el material tipo y ejemplares de herbario de *M. ulicinum*. De todas maneras, al incluir en los análisis multivariados al material tipo de *M. axilliflorum* y de *Mulinum triacanthum* var. *multiflorum*, se pretende confirmar estas decisiones.

Las especies de este grupo se distribuyen desde el norte de Chile y Bolivia hasta el centro de Argentina, aproximadamente entre los 18° y los 36° de latitud sur y entre los 65° y los 70° de longitud oeste. *M. ulicinum* y *M. triacanthum* se superponen en las provincias de Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán y La Rioja, Argentina; *M. ulicinum* también se encuentra en el norte de Chile (Región II, de Antofagasta) y se extiende en Argentina hacia el sur en San Juan y Mendoza, mientras que *M. triacanthum* se extiende hacia el norte hasta Bolivia (Dptos. Cochabamba, La Paz y Tarija). Crecen en abras planas de macizos altos, sobre pedregales y roquedales, entre los 2200 m y los 4900 m. Por otro lado, *M. famatinense* es una especie endémica de la Sierra de Famatina, La Rioja, Argentina, y crece sólo entre los 4000 m y los 4100 m.

Dada la imposibilidad de reconocer los límites y el solapamiento en la variación entre las especies de cada uno de estos grupos, se decidió estudiar la variación morfológica mediante análisis estadísticos uni y multivariados. Estos análisis permitirán corroborar si las especies se separan o no de acuerdo con su similitud morfológica, e identificar caracteres morfológicos diagnósticos.

Adicionalmente, dado que en el análisis multivariado del grupo 1 dos especies (*M. echinus* y *M. spinosum*) no lograron diferenciarse y que estas especies tienen una distribución muy amplia en latitud y/o longitud que podría relacionarse con la variación morfológica de la especie, se realizaron análisis de correlación entre estas variables. Se buscó evaluar si la variación morfológica que muestran estas especies se correlaciona con la variación latitudinal y/o longitudinal, y analizar si se observan distintos patrones en la variación morfológica de cada una de estas especies en relación a la latitud y/o longitud que pudieran aportar datos independientes para separar a las entidades.

Análogamente, dado que para las especies del grupo 2 (*M. famatinense*, *M. ulicinum* y *M. triacanthum*) se observó a partir de los ejemplares estudiados que las especies estarían creciendo a altitudes distintas en los lugares donde sus áreas se superponen, se realizó un gráfico de la altitud (mínima y máxima) a la que crece cada especie en función de su distribución geográfica para corroborar esta observación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Obtención de datos

Los datos morfológicos de seis especies de *Mulinum* fueron obtenidos a partir de ejemplares de herbario provenientes de BA, BAA, BAB, BCRU, BM, CONC, CORD, E, F, G, GOET, K, LAU, LIL, LP, LPB, LY, MA, MCNS, MERL, NY, PRC, SGO, SI, UPS (abreviaturas según Holmgren & al., 1990) y/o de ejemplares coleccionados en el campo (Apéndice 1). Las especies analizadas fueron: *M. echinus*, *M. famatinense*, *M. leptacanthum*, *M. spinosum*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*. Los límites *a priori* entre estas especies se establecieron sobre la base de la observación de la variación morfológica del material de herbario. Los ejemplares tipo de estos nombres y de sus sinónimos también fueron estudiados e incluidos en el análisis a partir de fotografías (Apéndice 1). El material seco fue hervido unos minutos en agua con unas gotas de detergente para rehidratarlo y todas las observaciones se realizaron bajo microscopio estereoscópico. Se midió un total de 25 caracteres morfológicos cuantitativos vegetativos y reproductivos (Tabla 1) en 15 ejemplares de *M. echinus*, 46 de *M. leptacanthum*, 102 de *M. spinosum*, 4 de *M. famatinense*, 36 de *M. triacanthum*, y 52 de *M. ulicinum*. Estos ejemplares corresponden a todos aquellos disponibles para la especie o bien representan una selección que incluye toda la variación morfológica y geográfica de la entidad. Para analizar la morfología de las hojas, éstas fueron montadas sobre papel y escaneadas. Las imágenes digitales fueron utilizadas para medir perímetro, área y la relación perímetro/raíz cuadrada del área ( $P/\sqrt{A}$ ), mediante el uso del programa Digimizer 3.7 (MedCalc Software 2005-2010). Esta última variable indica el grado de incisión de una lámina (Steinke & al., 2008), ya que a mayor valor del coeficiente, mayor grado de incisión. Para evaluar el grado de acicularidad de los segmentos foliares se calculó la relación alto/ancho del corte transversal de un segmento central de una hoja tomada al azar. Para ello, se realizaron cortes

## SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

### CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

---

transversales en el punto más ancho entre el medio y el tercio distal del segmento foliar y se midió el alto y el ancho del segmento sobre el corte bajo lupa. En sentido estricto, esta medida indica el grado de circularidad del segmento en corte transversal, ya que para medir

**Tabla 1.** Lista de los caracteres morfológicos (ordenados por clase) analizados en las seis especies de *Mulinum*. Las unidades de medida están expresadas entre paréntesis. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en las Figuras 1-8 y en las Tablas 2-8.

---

#### Caracteres vegetativos

---

1. Largo total de la hoja (mm)
  2. Perímetro de la hoja (cm)
  3. Área de la hoja (cm<sup>2</sup>)
  4. Relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja, carácter 2 / carácter 3
  5. Largo del pecíolo y de la vaina (mm)
  6. Largo del pecíolo (mm)
  7. Largo de la lámina (mm)
  8. Ancho de la lámina (mm)
  9. Relación entre el largo y el ancho de la lámina, carácter 7 / carácter 8
  10. Largo del segmento central de la lámina (mm)
  11. Espesor del segmento central de la lámina (mm)
  12. Ancho del segmento central de la lámina (mm)
  13. Acicularidad del segmento central de la lámina, carácter 11 / carácter 12
- 

#### Caracteres reproductivos

---

14. Largo del pedúnculo (mm)
  15. Relación entre el largo total de la hoja y el largo del pedúnculo, carácter 1 / carácter 14
  16. Número de brácteas del involucre
  17. Largo de las brácteas del involucre (mm)
  18. Largo del pedicelo floral (mm)
  19. Relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral, carácter 17 / carácter 18
  20. Número de flores perfectas por umbela
  21. Número de flores estaminadas por umbela
  22. Largo del fruto (mm)
  23. Ancho del fruto (mm)
  24. Relación entre el largo y el ancho del fruto, carácter 22 / carácter 23
  25. Ancho del ala del fruto (mm)
-

la acicularidad, también habría que contemplar la longitud del segmento y el tipo de ápice. Sin embargo, estas dos últimas características no varían en las especies estudiadas como para dejar de considerar a segmentos con sección circular como aciculares (ya que son relativamente largos y de ápice agudo).

En algunos casos no fue posible medir caracteres reproductivos porque el material no presentaba flores y/o frutos, o porque el material se encontraba inmaduro. Estos datos faltantes representan el 12% del total de los datos de todas las especies.

### **Análisis de datos**

Se analizaron independientemente dos grupos de especies, por un lado *M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum* (grupo 1), y por otro lado *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum* (grupo 2). Esta agrupación se realizó por la gran similitud morfológica que presentan las especies y por la distribución geográfica coincidente. Sin embargo, los dos grupos pueden diferenciarse sin ningún problema entre sí.

Con el fin de determinar si existen diferencias significativas entre las especies para cada uno de los caracteres, se realizó un ANOVA de una vía (F-ANOVA) para aquellos caracteres que cumplieron el supuesto de distribución normal probado mediante el test de Kolmogorov–Smirnov (Sokal & Rohlf, 1995) y Shapiro-Wilk's (1965). Luego, para los caracteres que arrojaron diferencias significativas se realizó un test *a posteriori* de homogeneidad de Tukey (Winer & al., 1991), donde se resolvieron grupos homogéneos para cada carácter, permitiendo ver qué especie difiere de las restantes para cada carácter. Para los caracteres medidos que no cumplieron el supuesto de distribución normal se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (H-KW) y luego se realizaron comparaciones múltiples por el método de Dunn para resolver grupos homogéneos (Siegel & Castellan, 1988). En los análisis de homogeneidad tanto paramétricos como no paramétricos de los grupos 1 y 2, se aplicó la corrección de Bonferroni (Rice, 1989) ya que incluyen comparaciones múltiples. Para explorar gráficamente la variación observada se realizaron gráficos de cajas (“box plots”) para aquellos caracteres que arrojaron diferencias significativas entre las especies. En el grupo 2, donde para *M. famatinense* no se pudieron medir ocho caracteres reproductivos por falta de material, los análisis de ANOVA y de Kruskal-Wallis para esos caracteres solo se hicieron entre *M. triacanthum* y *M. ulicinum*.

Para poder visualizar cómo las especies se agrupan o no según sus afinidades morfológicas y para determinar qué caracteres diferencian a las especies, se realizó un análisis de componentes principales (PCA). Ésta es una técnica multivariada de ordenamiento en la que se utilizaron todos los caracteres morfológicos medidos y cuyo objetivo principal es reducir la dimensionalidad de un conjunto de variables. En este análisis las variables son tratadas igualmente. El procedimiento que se utiliza es la transformación de las variables originales en otras variables que son llamadas componentes principales, de manera que sólo unas pocas recojan la mayor parte de la variabilidad de los datos. Cada componente principal es una combinación lineal de las variables originales. Una medida de la cantidad de información contenida por cada componente principal es su varianza, por esta razón cada componente principal es ordenado por la varianza en forma decreciente, así el componente principal que mayor información muestra es el primero, el segundo muestra la máxima variabilidad posible no recogida por el primero, y así sucesivamente (Afifi & Clark, 1990). Este análisis fue realizado con todos los caracteres.

Para describir las diferencias morfológicas entre especies también se realizó un análisis discriminante, que es una técnica multivariada de clasificación de individuos en la que se presupone la existencia de dos o más grupos definidos *a priori* (especies), y cuyo objetivo es describir las diferencias existentes entre esos grupos en base a los valores que toman ciertas variables sobre los individuos de cada uno de los grupos, y clasificar nuevos individuos en alguno de los grupos preexistentes en función de los valores que toman ciertas variables para esos nuevos individuos. Trabaja sobre la base de combinaciones lineales de los caracteres originales de tal forma que se consiga la máxima separación o discriminación entre los grupos existentes, lo cual equivale a maximizar la varianza entre los grupos frente a la varianza dentro de los grupos. El estadístico  $\Lambda$  (lambda) de Wilk's es una medida de las diferencias entre los grupos debidas a las funciones discriminantes, y fue utilizado para ilustrar si existen diferencias significativas entre los grupos. Los valores  $\Lambda$  varían entre 0 y 1: valores próximos a 0 indican elevada discriminación, es decir los grupos están muy separados, mientras que valores cercanos a 1 representan escasa discriminación o poca diferencia entre los grupos (Afifi & Clark, 1990). Para llevar a cabo este análisis se utilizó el método de selección *paso a paso* ("forward stepwise") de caracteres para definir las funciones discriminantes, donde los caracteres se fueron incluyendo uno a uno según

sea su capacidad discriminatoria. Se incluyeron aquellos caracteres que más contribuyeron a separar las especies y se desestimaron aquellos caracteres cuya contribución fue escasa, bien porque no fueron relevantes o porque resultaron redundantes (Legendre & Legendre, 1983). Dado que la mayoría de los caracteres analizados no cumplieron con el supuesto de distribución normal, se les aplicó la transformación de  $\log_{10}$  (Nicola & al., 2014) con el fin de incrementar el número de caracteres a analizar, aún cuando varios autores consideran que las técnicas multivariadas son poco sensibles a las desviaciones de la distribución normal (Tabachnik & Fidell, 2001; Henderson, 2006). También se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson (1896) para verificar multicolinealidad entre todos los pares de caracteres, y de esta manera eliminar aquellos caracteres muy correlacionados (valores de correlación  $\geq 0,90$ ; por ejemplo Nicola & al., 2014). Este mismo coeficiente de Pearson (1896) se utilizó para estudiar la correlación entre la morfología y la latitud y la longitud en *M. spinosum*, *M. echinus* y en ambas entidades juntas. Para el gráfico de altitud en función de las regiones geográficas para el grupo 2, se registró para cada departamento de Bolivia y provincias de Chile y Argentina, la altitud mínima y máxima a la que los individuos crecían teniendo en cuenta todos los ejemplares analizados.

En todos los casos los caracteres fueron estandarizados, para descartar las diferencias de peso entre los caracteres debidas a diferentes escalas de medida (Afifi & Clark, 1990). Los análisis se realizaron con los programas de computación SPAD versión 5.5 (SPAD 5.5, 2002), y STATISTICA versión 7 (Stat Soft. Inc., 2004).

## RESULTADOS

### Grupo 1: *M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*

Excepto los caracteres ancho del fruto y la relación entre el largo y el ancho del fruto (caracteres 23, 24; Tabla 2, F-ANOVA), el resto de los caracteres no cumplieron el supuesto de distribución normal (Tabla 2, H-KW). Los análisis de ANOVA y de Kruskal-Wallis realizados resultaron en diferencias estadísticamente significativas entre especies para 23 de los 25 caracteres medidos (Tabla 2, Fig. 1A-B). Solamente la relación entre el largo y el ancho de la lámina y el largo del fruto (caracteres 9, 22) no mostraron diferencias significativas entre las especies. De los 23 caracteres que arrojaron diferencias

significativas entre las especies, nueve (caracteres 1-3, 5-7, 16-18; Fig. 1A-B) separan a *M. spinosum* de *M. echinus* y *M. leptacanthum*, cuatro (caracteres 4, 11, 14, 15; Fig. 1A-B) separan a *M. leptacanthum* de *M. echinus* y *M. spinosum*, tres (caracteres 12, 23, 25; Fig. 1A-B) separan a *M. echinus* de *M. leptacanthum* y *M. spinosum*, y cuatro caracteres (caracteres 8, 10, 13, 24; Fig. 1A-B) separan a las tres especies; por último, tres caracteres (caracteres 19-21; Fig. 1A-B) separan a *M. spinosum* de *M. leptacanthum* pero no separan a *M. echinus*. Los box plots (Fig. 1) muestran que si bien hay caracteres que separan a las tres especies (caracteres 8, 10, 13, 24), y otros caracteres que permiten diferenciar a *M. leptacanthum* de *M. echinus* y *M. spinosum* (caracteres 4, 11, 14, 15), existe para la mayoría de estos caracteres al menos un 25% de superposición con una u otra especie (Fig. 1), y también existe un porcentaje de superposición mayor para la mayoría de los caracteres entre *M. echinus* y *M. spinosum* que el porcentaje observado con *M. leptacanthum*. El único carácter que no mostró ningún tipo de superposición fue el largo del pedúnculo y permite diferenciar a *M. leptacanthum* de *M. echinus* y *M. spinosum* (carácter 14; Fig. 1).

Los análisis univariados permiten diferenciar a *M. spinosum* de *M. echinus* por el tamaño de las hojas y por el desarrollo de las brácteas del involucre y de los pedicelos florales, siendo todas estas características más grandes en *M. spinosum*. Sin embargo, se observa una importante superposición en la variación de la mayoría de los caracteres entre las dos especies (más importante que con *M. leptacanthum*). Esta superposición, se ve reflejada en los análisis multivariados donde, si bien existe una tendencia para separar a las especies, los ejes no separan claramente a los ejemplares y la variación observada para *M. echinus*, puede considerarse parte de la variación morfológica de *M. spinosum*.

El análisis de componentes principales (PCA) dió resultados similares ya que diferenció a las tres especies en dos grupos (Fig. 2). Esto es, *M. leptacanthum* se separa de *M. echinus* y *M. spinosum*, sin embargo se observa bastante superposición entre *M. echinus* y *M. spinosum* (Fig. 2). En el eje 1 se separa *M. leptacanthum* de *M. echinus* y *M. spinosum* casi sin superposición, y en el eje 2 se separa principalmente *M. echinus* de *M. leptacanthum* y *M. spinosum*, aunque con bastante superposición. Los caracteres que más contribuyen al eje 1 se relacionan principalmente con el tamaño de la hoja y el largo de la inflorescencia y son largo total de la hoja, perímetro de la hoja, largo del pecíolo y de la

vaina, largo del pecíolo, largo de la lámina, ancho de la lámina, largo del segmento central de la lámina, largo del pedúnculo, largo de las brácteas del involucre y largo del pedicelo floral (caracteres 1-2, 5-8, 10,14, 17-18; Tabla 3). En general, estos caracteres coinciden con los caracteres que mostraron diferencias significativas entre especies en los análisis de ANOVA y KW, y separaron a *M. spinosum* de las otras dos especies en los tests de homogeneidad (Tabla 2). Los caracteres que más contribuyen al eje 2 son principalmente la forma del fruto: largo del fruto, ancho del fruto y ancho del ala del fruto (caracteres 22-23, 25; Tabla 3) y de la hoja. El ancho del segmento central de la lámina (carácter 14), es el siguiente carácter que mayor variación explica al eje 2, y la acicularidad del segmento central de la lámina (carácter 13) es el siguiente carácter que mayor variación explica en ambos ejes aunque sus correlaciones son menores a 0,6 (Tabla 3). Estos dos componentes juntos explican el 48% de la variación total de los datos; el eje 1 explica el 36% y el eje 2 el 12%.

Al aplicarle el log10 a cada uno de los caracteres que no cumplieron con el supuesto de distribución normal, los siguientes caracteres mostraron normalidad: largo total de la hoja, relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja, largo del pecíolo y de la vaina, largo de la lámina, ancho de la lámina, largo del segmento central de la lámina, ancho del segmento central de la lámina, relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral, y número de flores perfectas por umbela (caracteres 1, 4-5, 7-8, 10, 12, 19, 20). Los coeficientes de correlación de Pearson entre todos los pares de caracteres, mostraron una asociación significativa ( $P < 0,05$ ) y fuerte (coeficientes de correlación  $\geq 0,90$ ) entre el largo del pecíolo y de la vaina con el largo total de la hoja (caracteres 5, 1), y el largo del segmento central de la lámina con el largo de la lámina (caracteres 10, 7). Los valores de correlación fueron  $\geq 0,90$ , por lo tanto se decidió eliminar los caracteres largo del pecíolo y de la vaina, y largo del segmento central de la lámina. En total suman a nueve los caracteres para incorporar en el análisis discriminante.

El Análisis Discriminante realizado con los nueve caracteres que presentaron distribución normal y valores de correlación  $\leq 0,90$ , arrojó diferencias estadísticamente significativas entre las tres especies (Wilks' Lambda 0,274,  $F_{(10,312)} = 28,4$ ,  $P < 0,000$ ) para cinco de los 9 caracteres analizados. En la primera función discriminante, los caracteres que más determinan las diferencias entre las especies son largo total de la hoja,

el ancho de la lámina, la relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral, y la relación entre el largo y el ancho del fruto (caracteres 1, 8, 19, 24; Tabla 4), mientras que en la segunda función discriminante el carácter que más determina las diferencias entre las especies es el ancho del segmento central de la lámina (carácter 12, Tabla 4). Las dos funciones discriminantes explican el 100% de la varianza total de los datos. La primera función explica el 90% de la varianza, muestra diferencias significativas entre las especies (Wilks' Lambda 0,274,  $\chi^2_{(10)}=204,5$ ,  $P < 0,000$ ) y separa principalmente a *M. leptacanthum* de *M. spinosum* y *M. echinus*, con poca superposición (Fig. 3). La segunda función explica el 10% restante de la varianza total, también muestra diferencias significativas entre las especies (Wilks' Lambda 0,816,  $\chi^2_{(4)}=32,02$ ,  $P < 0,000$ ) y separa a *M. echinus* de *M. leptacanthum* y *M. spinosum*, aunque con bastante superposición (Fig. 3). El porcentaje de individuos, incluyendo los tipos de las especies y de sus sinónimos, que fueron clasificados correctamente por el análisis discriminante en las tres especies es de 60% para *M. echinus*, 95% para *M. leptacanthum* y 94% para *M. spinosum*. De un total de 15 individuos de *M. echinus*, uno fue clasificado dentro de *M. leptacanthum* y cinco (incluidos los dos ejemplares tipo de la especie) fueron clasificados dentro de *M. spinosum*, de un total de 46 individuos de *M. leptacanthum* tres fueron clasificados dentro de *M. spinosum*, y de un total de 102 individuos de *M. spinosum* cinco fueron clasificados dentro de *M. leptacanthum* y uno dentro de *M. echinus*.

Los coeficientes de correlación de Pearson entre todos los caracteres y los datos de latitud y longitud variaron entre -0,69—0,51. Los valores de correlación significativos fueron muy bajos en todos los casos (Figs. 4-5). Para *M. echinus*, ningún carácter se correlacionó significativamente ( $P > 0,05$ ) con la latitud, y dos (caracteres 14 y 22) se correlacionaron significativamente ( $P < 0,05$ ) con la longitud. Para *M. spinosum*, un carácter (16) se correlacionó significativamente con la latitud y cuatro (caracteres 12, 14, 16, 22) con la longitud. El análisis de correlación de *M. echinus* y *M. spinosum* tratados como una entidad arrojó una correlación significativa con la latitud con el mismo carácter (16) que para *M. spinosum*, mientras que para la longitud, se correlacionó significativamente con seis caracteres (12, 13, 14, 18, 22, 23), tres de los cuales se comparten con *M. spinosum*. Para la entidad *M. spinosum/M. echinus*, hacia latitudes mayores, disminuye el número de

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN**

brácteas del involucre y hacia longitudes menores, disminuye el ancho de los segmentos foliares y la superficie expuesta (segmentos más angostos y más aciculares), y también disminuyen el tamaño de las umbelas (pedicelos florales y pedúnculos menores) y de los frutos (frutos más angostos y más cortos). Estos caracteres que resultaron con una correlación significativa para la entidad *M. spinosum*/*M. echinus*, muestran las mismas tendencias en los análisis de las especies por separado (Figs. 4-5).

**Tabla 2.** Diferencias morfológicas entre especies del grupo 1. Para cada especie se indican los promedios calculados para cada carácter  $\pm$  el error estándar con los rangos de los caracteres morfológicos entre paréntesis. Las últimas columnas muestran los resultados de las pruebas de ANOVA (F-ANOVA) y de Kruskal-Wallis (H-KW). El asterisco indica diferencias significativas entre especies con  $P < 0,05$ . Medias con letras iguales corresponden a grupos homogéneos de especies por carácter.

Caracteres	<i>M. echinus</i>	<i>M. leptacanthum</i>	<i>M. spinosum</i>	F-ANOVA	H-KW
1. Largo total de la hoja	20,2 $\pm$ 1,61 a (13-40)	13,7 $\pm$ 0,67 a (6,1-30)	35,36 $\pm$ 1,13 b (17-73)		102,00*
2. Perímetro de la hoja	8,92 $\pm$ 1,64 a (1,26-29,6)	5,43 $\pm$ 0,25 a (2,54-10,01)	14,66 $\pm$ 0,57 b (5,42-29,6)		92,11*
3. Área de la hoja	0,57 $\pm$ 0,13 a (0,18-2,24)	0,30 $\pm$ 0,01 a (0,15-0,57)	1,05 $\pm$ 0,06 b (0,2-3,11)		71,08*
4. Relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja	12,47 $\pm$ 1,24 a (1,4-22,8)	9,80 $\pm$ 0,26 b (6,5-14)	15,18 $\pm$ 0,42 a (8,6-28,1)		58,01*
5. Largo del pecíolo y de la vaina	9,8 $\pm$ 0,89 a (6-20)	7,34 $\pm$ 0,41 a (3-17)	19,12 $\pm$ 0,68 b (8-37)		95,30*
6. Largo del pecíolo	5,3 $\pm$ 0,79 a (3-14,6)	3,97 $\pm$ 0,34 a (1-10)	12,19 $\pm$ 0,52 b (3-29)		85,12*
7. Largo de la lámina	10,53 $\pm$ 0,88 a (6-20)	7,15 $\pm$ 0,33 a (3-13)	16,53 $\pm$ 0,58 b (8,4-36)		91,57*
8. Ancho de la lámina	14,26 $\pm$ 1,49 a (9-30)	8,87 $\pm$ 0,4 b (3-16)	22,25 $\pm$ 0,8 c (7,5-42)		89,67*
9. Relación entre el largo y el ancho de la lámina	0,76 $\pm$ 0,03 (0,55-1,11)	0,83 $\pm$ 0,02 (0,54-1,28)	0,76 $\pm$ 0,01 (0,3-2)		5,45
10. Largo segmento central de lámina	9,8 $\pm$ 0,9 a (6-20)	6,1 $\pm$ 0,29 b (3-10)	15,23 $\pm$ 0,57c (7-35)		92,37*
11. Espesor del segmento central de la lámina	0,88 $\pm$ 0,03 a (0,6-1,2)	0,67 $\pm$ 0,02 b (0,4-1)	0,96 $\pm$ 0,02 a (0,2-1,6)		43,70*

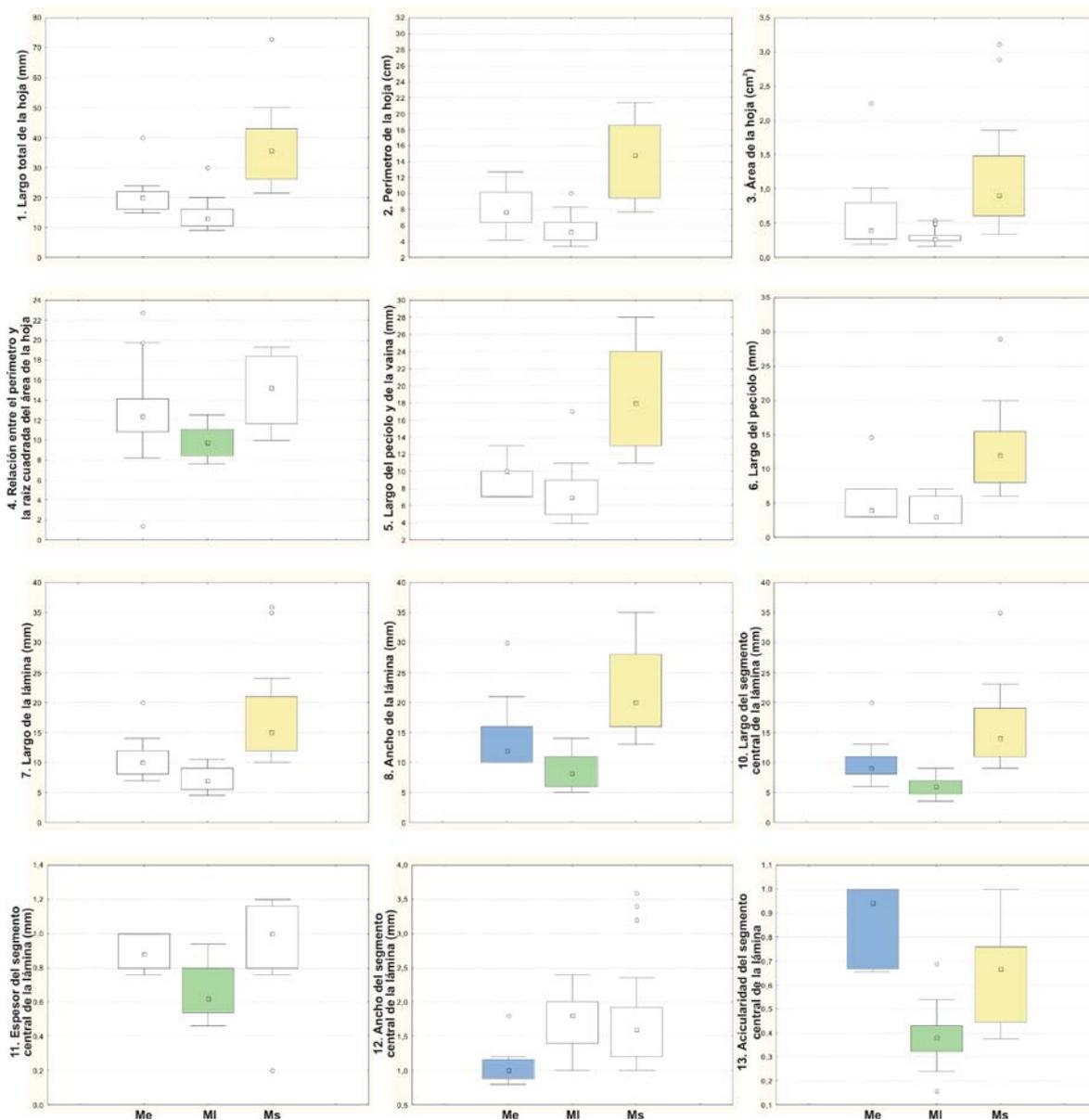
**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

**Tabla 2 continuación.** Diferencias morfológicas entre especies del grupo 1.

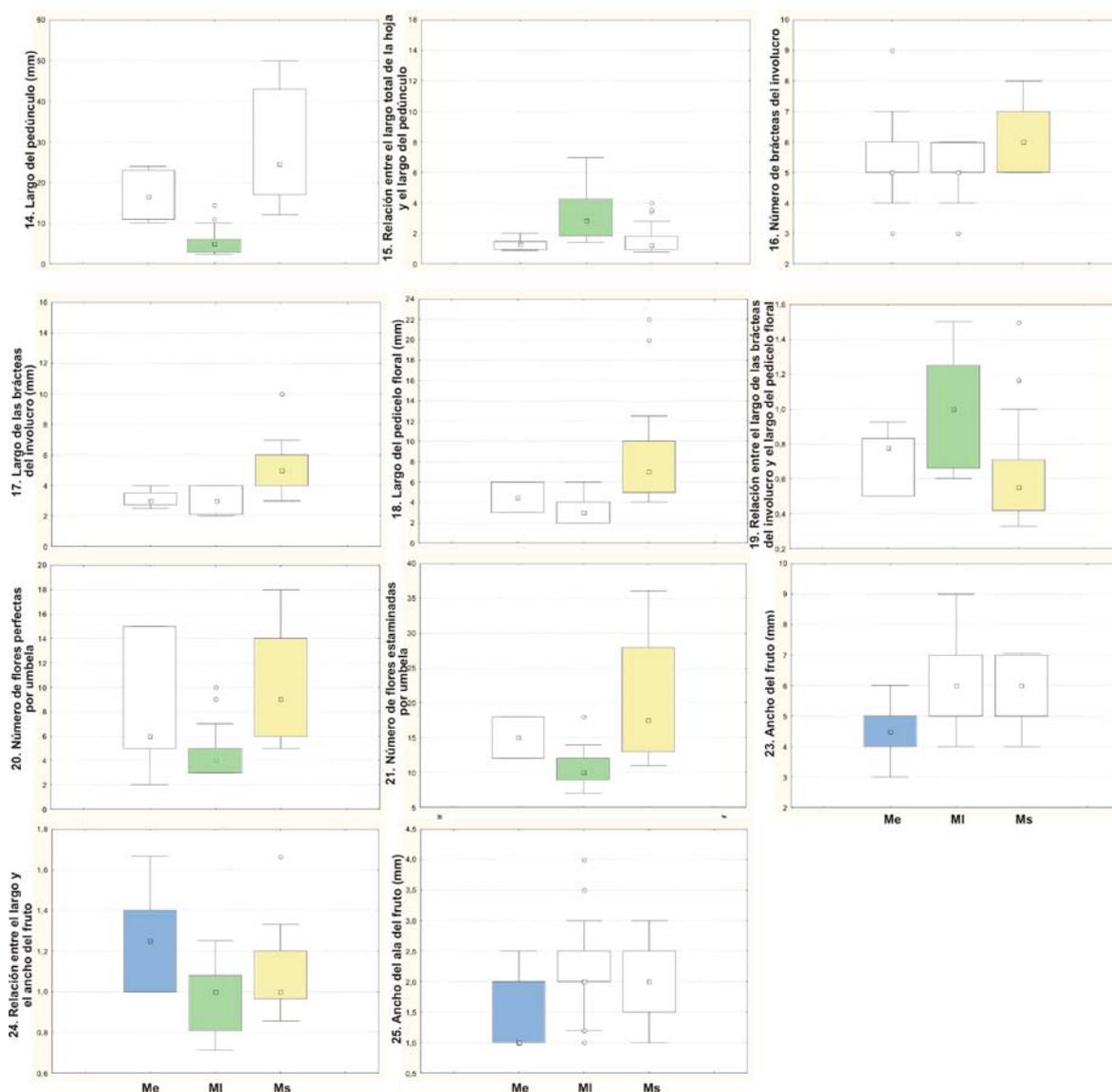
Caracteres	<i>M. echinus</i>	<i>M. leptacanthum</i>	<i>M. spinosum</i>	F-	
				ANOVA	H-KW
12. Ancho del segmento central de la lámina	1,03 ± 0,07 a (0,6-1,8)	1,73 ± 0,07 b (1-2,8)	1,6 ± 0,05 b (0,5-3,6)		22,90*
13. Acicularidad del segmento central de la lámina	0,85 ± 0,04 a (0,6-1)	0,39 ± 0,02 b (0,15-0,76)	0,62 ± 0,02 c (0,2-1)		48,81*
14. Largo del pedúnculo	17,14 ± 1,55 a (10-25)	5,48 ± 0,51 b (1-16)	29,4 ± 1,60 a (3-74)		80,48*
15. Relación entre el largo total de la hoja y el largo del pedúnculo	1,30 ± 0,12 a (0,66-2,1)	3,54 ± 0,42 b (0,75-14)	1,54 ± 0,10 a (0,54-8,66)		36,00*
16. Número de brácteas del involucre	5,41 ± 0,43 a (3-9)	5 ± 0,11 a (3-7)	6,47 ± 0,16 b (4-10)		30,27*
17. Largo de las brácteas del involucre	3,08 ± 0,18 a (2-4)	2,93 ± 0,14 a (1-4,5)	5,09 ± 0,22 b (2-15)		47,36*
18. Largo del pedicelo floral	4,54 ± 0,40 a (3-6)	3,4 ± 0,24 a (1-6,5)	7,96 ± 0,37 b (3-22)		60,96*
19. Relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral	0,72 ± 0,05 ab (0,5-1)	0,98 ± 0,07 b (0,33-2)	0,6 ± 0,04 a (0,22-1,5)		20,04*
20. Número de flores perfectas por umbela	8,22 ± 1,75 ab (2-15)	4,45 ± 0,43 a (2-10)	10,38 ± 0,62 b (3-22)		29,15*
21. Número de flores estaminadas por umbela	15 ± 3 ab (12-18)	10,52 ± 0,65 a (6-18)	20,36 ± 1,33 b (9-44)		23,93*
22. Largo del fruto	5,44 ± 0,34 (4-7)	5,81 ± 0,17 (4,8-7,5)	6,02 ± 0,16 (3-9)		2,56
23. Ancho del fruto	4,38 ± 0,33 a (3-6)	6,3 ± 0,31 b (3,7-10)	5,71 ± 0,19 b (3-9)	5,90*	
24. Relación entre el largo y el ancho del fruto	1,27 ± 0,09 a (1-1,66)	0,95 ± 0,03 b (0,7-1,28)	1,08 ± 0,02 c (0,66-1,66)	8,70*	
25. Ancho del ala del fruto	1,41 ± 0,19 a (1-2,5)	2,17 ± 0,14 b (1-4)	2,08 ± 0,10 b (1-4)		8,05*

A.



**Figura 1.** Gráficos de caja para los 23 caracteres que arrojaron diferencias significativas entre las especies del grupo 1 (*M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*) en los análisis de F-ANOVA y H-KW. **A.** Caracteres vegetativos. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. Se gráfica la mediana (cuadrados sin relleno), los percentiles del 25% y 75%, y las barras de error con los percentiles del 10% y 90%. Los círculos sin relleno corresponden a valores atípicos u outliers. Para cada carácter, la especie que puede discriminarse según los análisis de grupos homogéneos se indica en color (ver Tabla 2). Abreviaturas: Me, *M. echinus* (celeste), MI, *M. leptacanthum* (verde) y Ms, *M. spinosum* (amarillo).

## B.



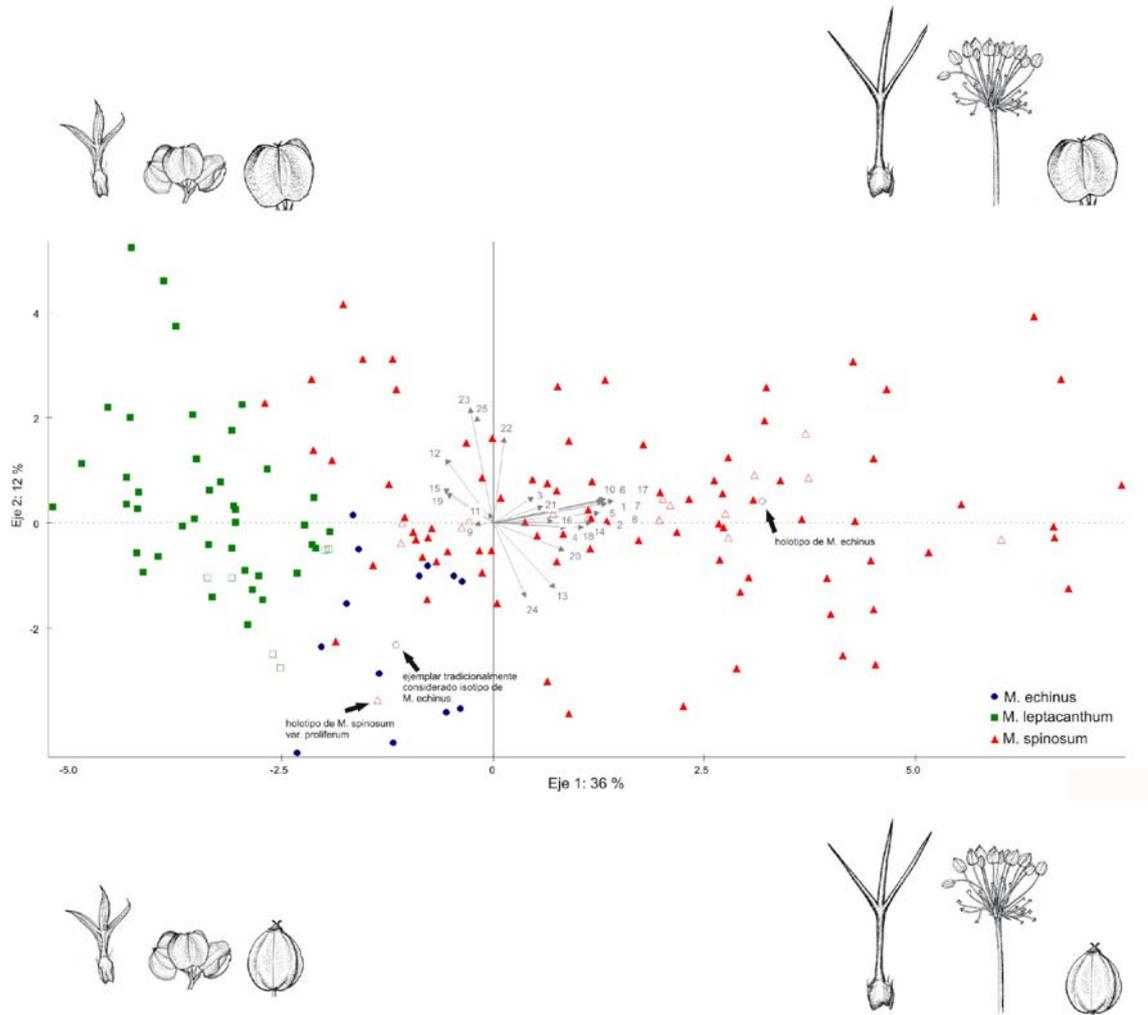
**Figura 1 continuación. B.** Caracteres reproductivos. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. Se gráfica la mediana (cuadrados sin relleno), los percentiles del 25% y 75%, y las barras de error con los percentiles del 10% y 90%. Los círculos sin relleno corresponden a valores atípicos u outliers. Para cada carácter, la especie que puede discriminarse según los análisis de grupos homogéneos se indica en color (ver Tabla 2). Abreviaturas: Me, *M. echinus* (celeste), MI, *M. leptacanthum* (verde) y Ms, *M. spinosum* (amarillo).

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

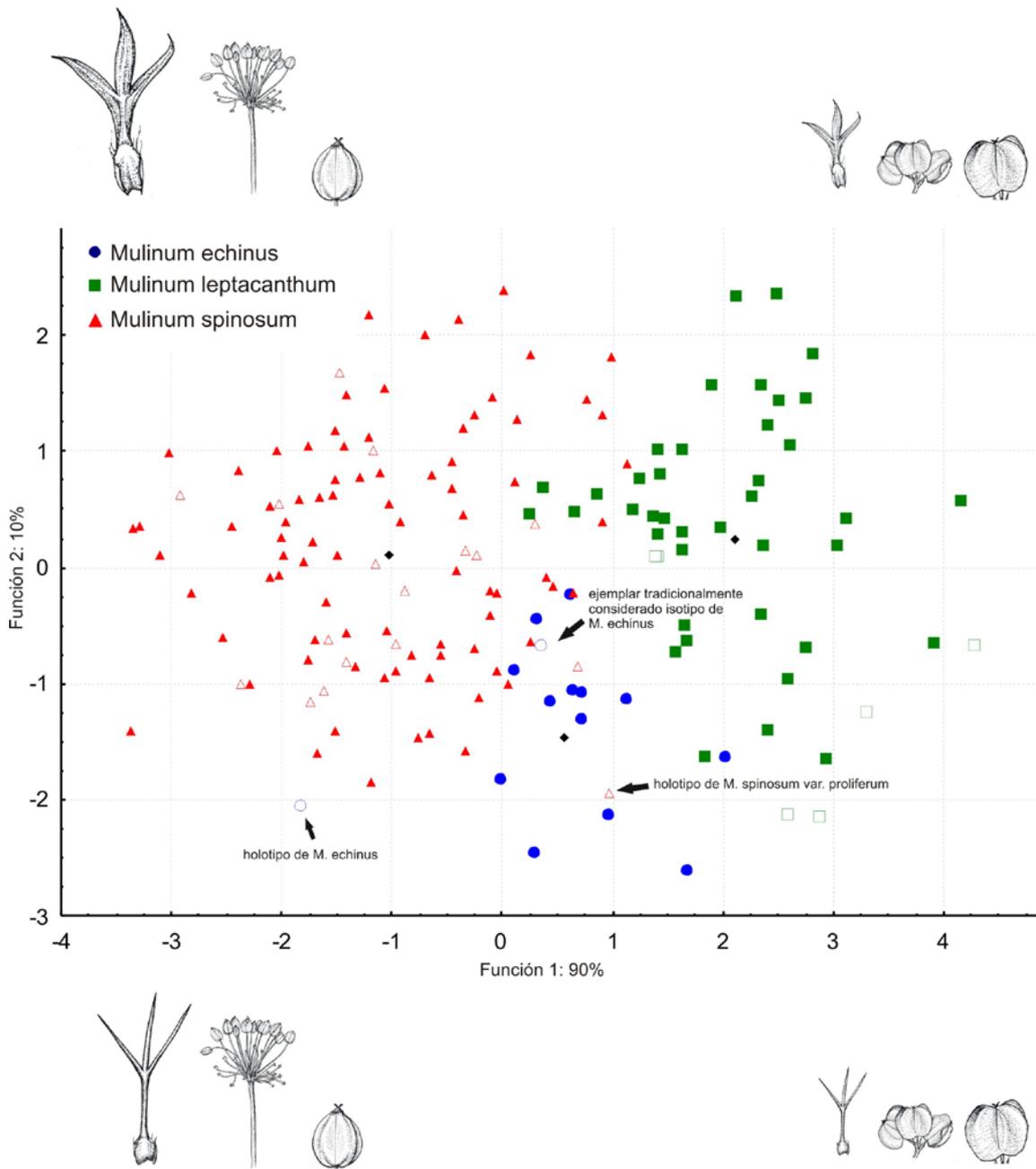
CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

**Tabla 3.** Correlación de cada carácter vegetativo y reproductivo con los dos primeros ejes del análisis de componentes principales para el grupo 1 (*M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*). Se indica el porcentaje de la variación que explica cada eje. Se resaltan en negrita las correlaciones  $\geq 0,6$ .

Caracteres	Eje 1: 36%	Eje 2: 12%
1. Largo total de la hoja	<b>0,95</b>	0,15
2. Perímetro de la hoja	<b>0,84</b>	0,06
3. Área de la hoja	0,32	0,19
4. Relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja	0,58	-0,05
5. Largo del pecíolo y de la vaina	<b>0,89</b>	0,12
6. Largo del pecíolo	<b>0,86</b>	0,14
7. Largo de la lámina	<b>0,90</b>	0,17
8. Ancho de la lámina	<b>0,88</b>	0,15
9. Relación entre el largo y el ancho de la lámina	-0,12	0,02
10. Largo del segmento central de la lámina	<b>0,89</b>	0,17
11. Espesor del segmento central de la lámina	-0,02	0,10
12. Ancho del segmento central de la lámina	-0,36	0,49
13. Acicularidad del segmento central de la lámina	0,48	-0,48
14. Largo del pedúnculo	<b>0,79</b>	-0,01
15. Relación entre el largo total de la hoja y el largo del pedúnculo	-0,36	0,23
16. Número de brácteas del involucre	0,49	0,03
17. Largo de las brácteas del involucre	<b>0,60</b>	0,15
18. Largo del pedicelo floral	<b>0,72</b>	-0,03
19. Relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral	-0,38	0,27
20. Número de flores perfectas por umbela	0,57	-0,20
21. Número de flores estaminadas por umbela	0,41	0,14
22. Largo del fruto	0,10	<b>0,62</b>
23. Ancho del fruto	-0,17	<b>0,84</b>
24. Relación entre el largo y el ancho del fruto	0,26	-0,54
25. Ancho del ala del fruto	-0,12	<b>0,78</b>



**Figura 2.** Gráfico de los dos primeros ejes del ordenamiento obtenido a partir del análisis de componentes principales (PCA) de ejemplares de las especies del grupo 1 (*M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*) para los 25 caracteres analizados. Los caracteres que explican la mayor variación en cada eje se expresan por la longitud de las flechas que salen del origen de coordenadas, los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. Círculos, cuadrados y triángulos sin relleno representan los ejemplares tipo y sinónimos de los nombres de cada especie. Las flechas gruesas señalan ejemplares tipo discutidos en el texto.



**Figura 3.** Gráfico de las dos funciones del análisis discriminante obtenido a partir de los cinco caracteres que mostraron diferencias significativas entre las especies del grupo 1 (*M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*). Círculos, cuadrados y triángulos sin relleno representan los ejemplares

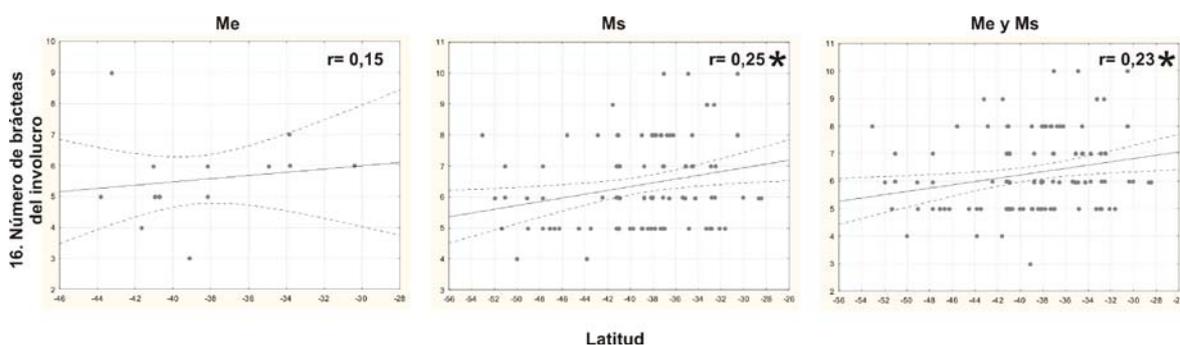
**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN**

tipo y sinónimos de los nombres de cada especie. Los rombos negros representan el valor medio que alcanzan las funciones discriminantes en cada grupo, definidas por el respectivo grupo de medias de cada carácter. Las flechas gruesas señalan ejemplares tipo discutidos en el texto.

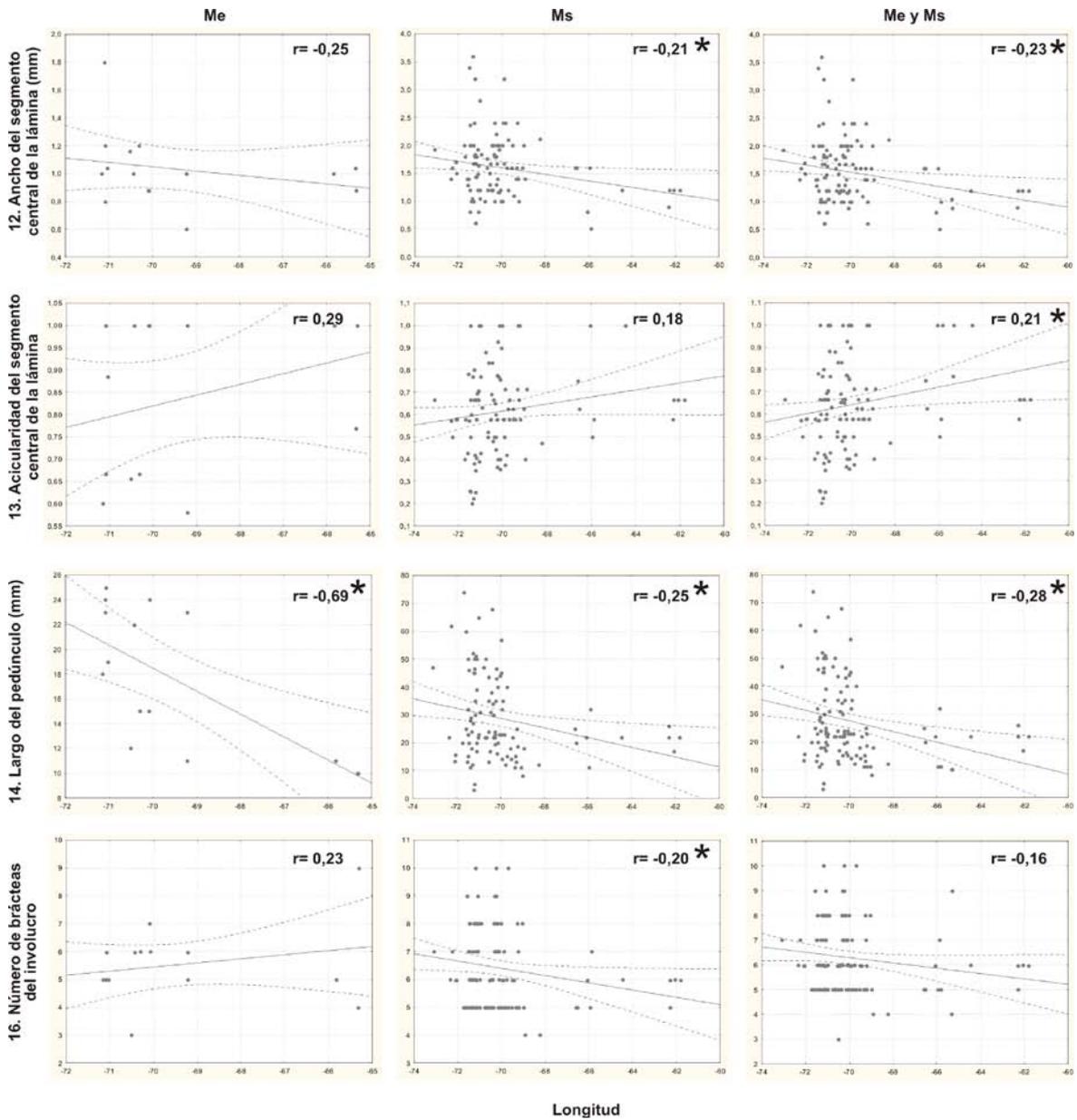
**Tabla 4.** Correlación de cada uno de los caracteres vegetativos y reproductivos que mostraron diferencias significativas entre las especies con las dos funciones del análisis discriminante para el grupo 1 (*M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*). Se indica el porcentaje de la varianza total de los datos explicada por cada una de las funciones discriminantes.

Caracteres	Función 1:	Función 2:
	90%	10%
1. Largo total de la hoja	-0,95	0,11
8. Ancho de la lámina	-0,80	-0,04
12. Ancho del segmento central de la lámina	0,06	0,80
19. Relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral	0,30	0,08
24. Relación entre el largo y el ancho del fruto	-0,80	-0,04



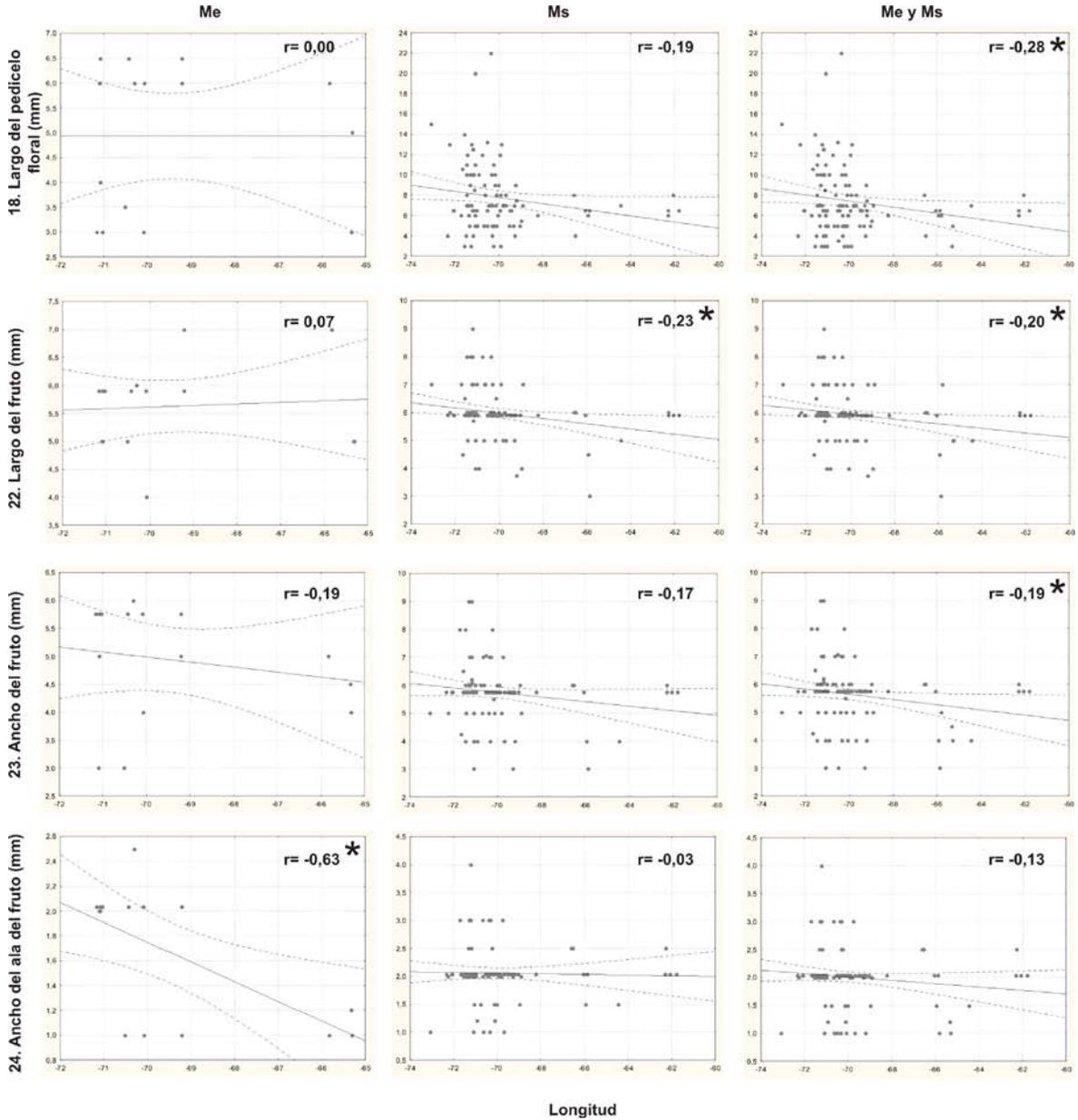
**Figura 4.** Correlación entre el número de brácteas del involucre y la latitud para *M. echinus* (Me), *M. spinosum* (Ms) y ambas entidades juntas (Me y Ms), mostrando los coeficientes de correlación de Pearson (r). Se muestra sólo el carácter morfológico que se correlacionó significativamente al menos para uno de los tres tratamientos (esto es, Me, Ms y/o Me y Ms). El número del carácter se corresponde con los presentados en la Tabla 1. El asterisco indica correlaciones significativas con  $P < 0,05$ .

A.



**Figura 5.** Correlación entre cada carácter y la longitud para *M. echinus* (Me), *M. spinosum* (Ms) y ambas entidades juntas (Me y Ms), mostrando los coeficientes de correlación de Pearson (r). **A.** Caracteres vegetativos. Se muestran sólo aquellos caracteres morfológicos que se correlacionaron significativamente al menos para uno de los tres tratamientos (esto es, Me, Ms y/o Me y Ms). Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. El asterisco indica correlaciones significativas con  $P < 0,05$ .

B.



**Figura 5 continuación. B.** Caracteres reproductivos. Se muestran sólo aquellos caracteres morfológicos que se correlacionaron significativamente al menos para uno de los tres tratamientos. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. El asterisco indica correlaciones significativas con  $P < 0,05$ .

**Grupo 2: *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum***

Excepto los siguientes caracteres reproductivos: largo del pedúnculo, relación entre el largo total de la hoja y el largo del pedúnculo, número de brácteas del involucre, largo de las brácteas del involucre, largo del pedicelo floral, relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral, número de flores perfectas por umbela y número de flores estaminadas por umbela (caracteres 14-21; Tabla 5, F-ANOVA), el resto de los caracteres no cumplieron el supuesto de distribución normal (Tabla 5, H-KW).

Los análisis de ANOVA y de Kruskal-Wallis realizados resultaron en diferencias estadísticamente significativas entre especies para 22 de los 25 caracteres medidos (Tabla 5, Fig. 6). La relación entre el largo y el ancho de la lámina, el número de brácteas del involucre y la relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral (caracteres 9, 16, 19) no mostraron diferencias significativas entre las especies. De los 22 caracteres que arrojaron diferencias significativas entre las especies, 10 (caracteres 1-3, 5-8, 10, 22, 25; Fig. 6) separan a *M. triacanthum* de *M. famatinense* y *M. ulicinum*, seis (caracteres 4, 11-13, 23-24; Fig. 6) separan *M. triacanthum* de *M. ulicinum* pero no separan a *M. famatinense*; y por último seis caracteres (14-15, 17-18, 20-21, Fig. 6B) que separan a *M. triacanthum* de *M. ulicinum*, y para los cuales no se disponía de material para medir en *M. famatinense*. Los box plots muestran que casi no existe superposición entre *M. triacanthum* y *M. ulicinum* para los caracteres vegetativos y del fruto (Fig. 6), mientras que para los caracteres reproductivos restantes (inflorescencia o florales), existe más de un 25% de superposición entre estas especies (caracteres 14-15, 17-18, 20-21, 24, Fig. 6B).

El análisis de componentes principales (PCA) diferenció a las tres especies en dos grupos sin superposición (Fig. 7). En el eje 1 se separa sin ninguna superposición a *M. triacanthum* de *M. famatinense* y *M. ulicinum*, y en el eje 2 no se diferencian las especies. En el eje 1, los caracteres que más contribuyen son el largo total de la hoja, perímetro de la hoja, área de la hoja, relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja, largo del pecíolo y de la vaina, largo del pecíolo, largo de la lámina, ancho de la lámina, largo del segmento central de la lámina, acicularidad del segmento central de la lámina y ancho del fruto (caracteres 1-8, 10, 13, 23; Tabla 6). Estos caracteres coinciden con los caracteres que mostraron diferencias significativas en los ANOVA y KW, y separaron a *M. triacanthum* de *M. famatinense* y *M. ulicinum* en los tests de homogeneidad (Tabla 5),

excepto los caracteres relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja, la acicularidad del segmento central de la lámina y el ancho del fruto (caracteres 4, 13, 23) que separaron a *M. triacanthum* de *M. ulicinum* pero no de *M. famatinense* (Tabla 5). En el eje 2, los caracteres que más contribuyen son el número de brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral (caracteres 16, 18). Este eje no es tan informativo dado que por un lado, para estos dos caracteres sólo se disponía de datos para *M. triacanthum* y para *M. ulicinum*, y por otro en los análisis de ANOVA el carácter número de brácteas del involucre no arrojó diferencias significativas entre las dos especies. Sin embargo, se puede observar que en este eje hay una tendencia a que los caracteres reproductivos contribuyan en mayor medida que los vegetativos (Tabla 6). Estos dos componentes juntos explican el 50% de la variación total de los datos; el eje 1 explica el 39% y el eje 2 el 11%.

Al aplicarle el log<sub>10</sub> a cada uno de los caracteres que no cumplieron con el supuesto de distribución normal, los siguientes caracteres mostraron normalidad: largo total de la hoja, perímetro de la hoja, área de la hoja, largo del segmento central de la lámina, ancho del segmento central de la lámina (caracteres 1-3, 10, 13). Los coeficientes de correlación de Pearson entre todos los pares de caracteres mostraron pocos caracteres con asociación significativa ( $P < 0,05$ ) y a su vez con valores de correlación  $\leq 0,90$ , por lo tanto ninguno de los caracteres fue eliminado para el análisis. En total suman 13 los caracteres para incorporar en el análisis discriminante.

El análisis discriminante realizado con los 13 caracteres que presentaron distribución normal, arrojó diferencias estadísticamente significativas entre especies (Wilks' Lambda 0,183,  $F_{(12,168)} = 18,657$ ,  $P < 0,000$ ) para seis de los 13 caracteres analizados. En la primera función discriminante, los caracteres que más determinan las diferencias entre las especies son el largo total de la hoja y el largo del segmento central de la lámina (caracteres 1, 10; Tabla 7) mientras que en la segunda función discriminante ninguno de los caracteres determina las diferencias entre las especies (Tabla 7). Las dos funciones discriminantes explican el 100% de la varianza total de los datos. La primera función explica el 98% de la varianza, muestra diferencias significativas entre las especies (Wilks' Lambda 0,183,  $\chi^2_{(12)} = 146,53$ ,  $P < 0,000$ ) y separa a *M. triacanthum* de *M. famatinense* y *M. ulicinum*. La segunda función explica el 2% restante de la varianza total y no muestra diferencias significativas entre las especies (Wilks' Lambda 0,920,  $\chi^2_{(5)} = 7,46$ ,  $P = 0,190$ ),

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

(Fig. 8). El porcentaje de individuos, incluyendo los tipos y sinónimos de cada especie que fueron clasificados correctamente por el análisis discriminante en las tres especies es de 0% para *M. famatinense*, 100% para *M. triacanthum* y 100% para *M. ulicinum*. Los cuatro individuos de *M. famatinense* fueron clasificados dentro de *M. ulicinum*.

Los resultados de los análisis multivariados muestran que el material tipo de *M. axilliflorum* cae en la nube de puntos de *M. triacanthum* y que el ejemplar tipo de *Mulinum triacanthum* var. *multiflorum* cae en la nube de puntos de *M. ulicinum* (Figs. 7-8).

**Tabla 5.** Diferencias morfológicas entre especies del grupo 2. Para cada especie se indican los promedios calculados para cada carácter ± el error estándar con los rangos de los caracteres morfológicos entre paréntesis. Las últimas columnas muestran los resultados de las pruebas de ANOVA (F-ANOVA) y de Kruskal-Wallis (H-KW). En el caso de *M. famatinense* hay datos faltantes para algunos caracteres reproductivos. El asterisco indica diferencias significativas entre especies con  $P < 0,05$ . Medias con letras iguales corresponden a grupos homogéneos de especies por carácter.

Caracteres	<i>M. famatinense</i>	<i>M. triacanthum</i>	<i>M. ulicinum</i>	F-ANOVA	H-KW
1. Largo total de la hoja	13 ± 1,22 a (10-16)	30,48 ± 1,21 b (21-51)	14,61 ± 0,44 a (6-22)		65,07*
2. Perímetro de la hoja	5,43 ± 0,91 a (3,61-7)	12,69 ± 0,86 b (6,77-24)	5,28 ± 0,28 a (2,67-9,73)		49,00*
3. Área de la hoja	0,25 ± 0,03 a (0,20-0,33)	0,71 ± 0,07 b (0,30-1,72)	0,3 ± 0,02 a (0,20-0,87)		38,58*
4. Relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja	10,88 ± 1,74 ab (8,02-14,04)	15,51 ± 0,72 a (8,6-23,35)	10,08 ± 0,47 b (5,61-17,60)		27,11*
5. Largo del pecíolo y de la vaina	8,25 ± 0,75 a (6-9)	17,56 ± 0,94 b (11-36)	8,85 ± 0,37 a (1-15)		56,73*
6. Largo del pecíolo	3,75 ± 0,47 a (3-5)	11,48 ± 0,72 b (5-23)	4,25 ± 0,25 a (2-10)		58,14*
7. Largo de la lámina	4,75 ± 0,75 a (4-7)	12,92 ± 0,47 b (9-20)	5,76 ± 0,22 a (3-10)		65,83*
8. Ancho de la lámina	8,5 ± 0,64 a (7-10)	18,34 ± 0,90 b (8-39)	8,12 ± 0,3 a (4-12)		58,63*
9. Relación entre el largo y el ancho de la lámina	0,55 ± 0,05 (0,44-0,70)	0,73 ± 0,02 (0,51-1,12)	0,74 ± 0,03 (0,40-2,25)		5,60
10. Largo segmento central de lámina	5,75 ± 1,03 a (4-8)	12,33 ± 0,48 b (8-19)	5,21 ± 0,22 a (2-9)		64,48*
11. Espesor del segmento central de la lámina	0,81 ± 0,02 ab (0,70-0,90)	0,96 ± 0,03 a (0,60-1,4)	0,83 ± 0,03 b (0,40-1,4)		7,04*
12. Ancho del segmento central de la lámina	1,15 ± 0,09 ab (1-1,4)	1,06 ± 0,03 a (0,7-1,48)	1,35 ± 0,04 b (0,6-2)		17,14*

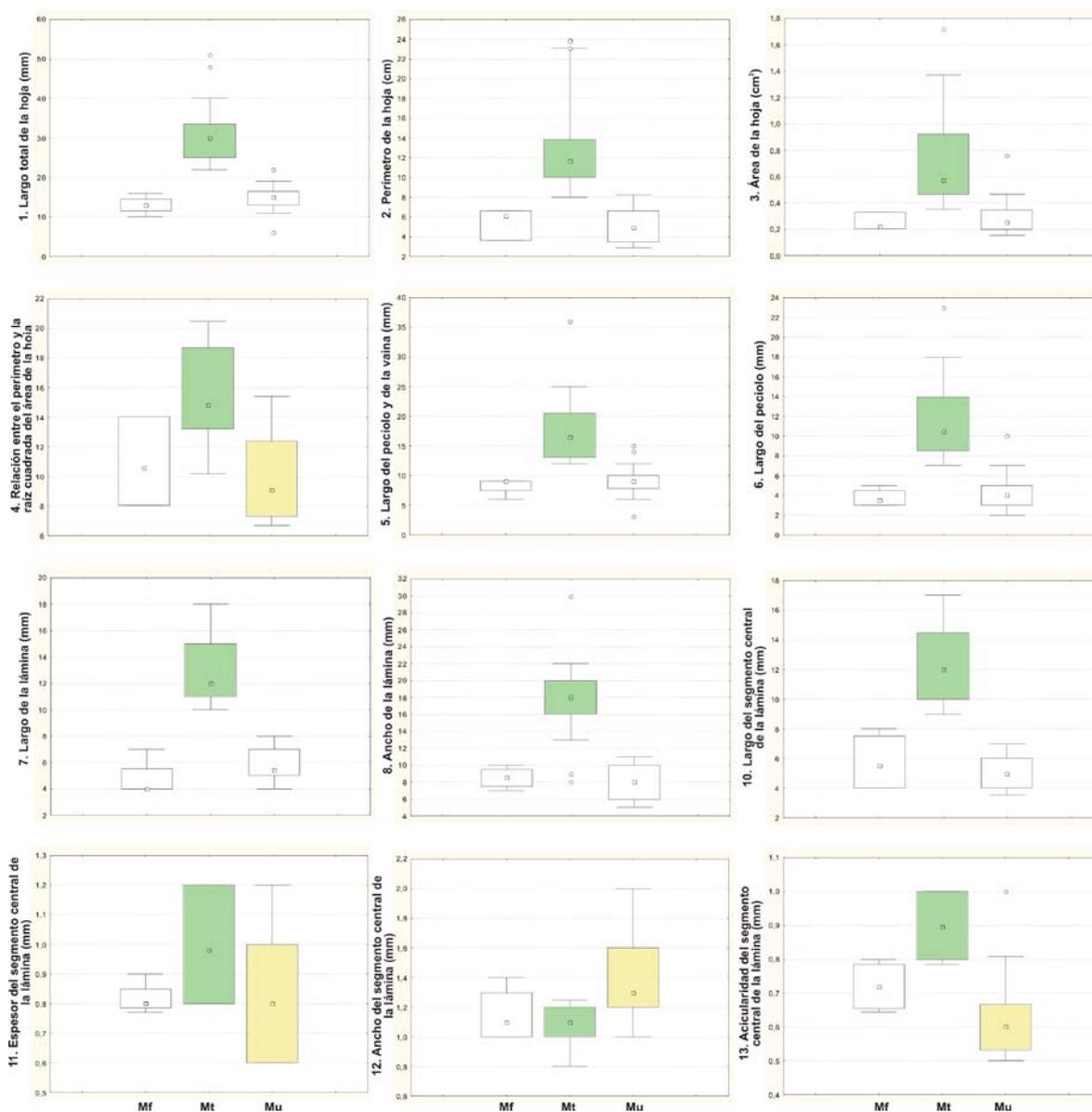
**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

**Tabla 5 continuación.** Diferencias morfológicas entre especies del grupo 2.

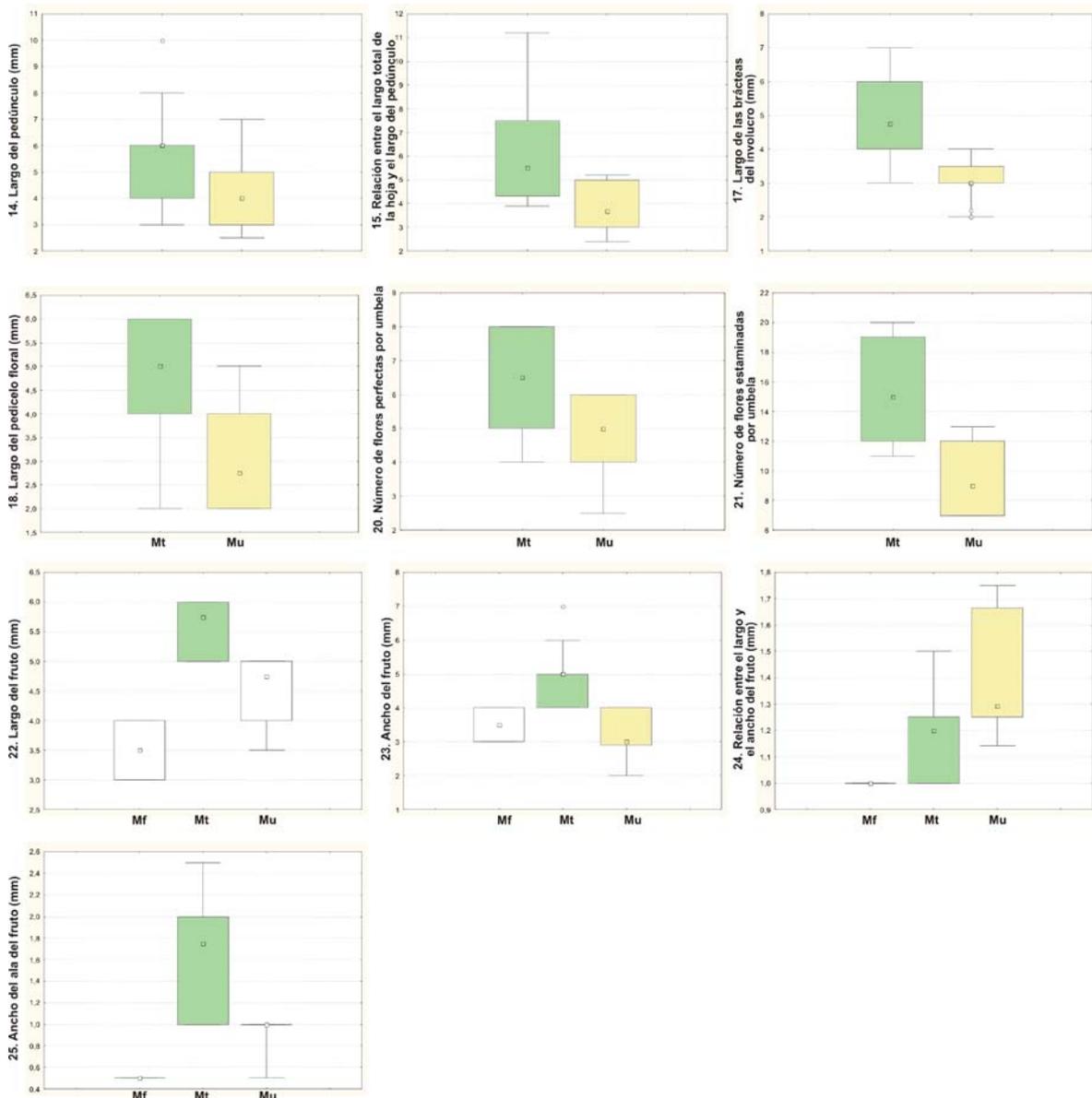
Caracteres	<i>M.</i>			F-ANOVA	H-KW
	<i>M. famatinense</i>	<i>triacanthum</i>	<i>M. ulicinum</i>		
13. Acicularidad del segmento central de la lámina	0,72 ± 0,03 ab (0,64-0,80)	0,89 ± 0,01 a (0,67-1)	0,62 ± 0,02 b (0,42-1)		22,29*
14. Largo del pedúnculo		5,32 ± 0,5 a (2,50-10)	4,11 ± 0,33 b (2,50-7)	4,32*	
15. Relación entre el largo total de la hoja y el largo del pedúnculo		6,39 ± 0,63 a (3,25-12)	3,83 ± 0,24 b (2,14-5,50)	14,92*	
16. Número de brácteas del involucre		4,72 ± 0,19 (3-6)	4,31 ± 0,25 (2-6)	1,52	
17. Largo de las brácteas del involucre		4,97 ± 0,35 a (3-9)	3,14 ± 0,19 b (2-6)	22,45*	
18. Largo del pedicelo floral		4,72 ± 0,36 a (2-8)	3,18 ± 0,26 b (2-6)	12,42*	
19. Relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral		1,12 ± 0,08 (0,62-2)	1,05 ± 0,10 (0,50-2)	0,25	
20. Número de flores perfectas por umbela		6,37 ± 0,59 a (4-8)	4,70 ± 0,45 b (2-6)	5,25*	
21. Número de flores estaminadas por umbela		15,63 ± 1,28 a (10-24)	9,64 ± 0,70 b (7-15)	18,60*	
22. Largo del fruto	3,5 ± 0,50 a (3-4)	5,64 ± 0,16 b (5-7)	4,37 ± 0,14 a (3-5)		21,62*
23. Ancho del fruto	3,5 ± 0,50 ab (3-4)	4,96 ± 0,24 a (3,50-7)	3,20 ± 0,14 b (2-4)		21,09*
24. Relación entre el largo y el ancho del fruto	1 ± 0,00 ab (1-1)	1,16 ± 0,05 a (0,83-1,57)	1,41 ± 0,06 b (0,75-2,25)		12,25*
25. Ancho del ala del fruto	0,5 ± 0,00 a (0,50-0,50)	1,71 ± 0,16 b (1-3)	0,91 ± 0,04 a (0,50-1)		22,96*

A.



**Figura 6.** Gráficos de caja para los 22 caracteres que arrojaron diferencias significativas entre las especies del grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*) en los análisis de F-ANOVA y H-KW. **A.** Caracteres vegetativos. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. Se gráfica la mediana (cuadrados sin relleno), los percentiles del 25% y 75%, y las barras de error con los percentiles del 10% y 90%. Los círculos sin relleno corresponden a valores atípicos u outliers. Para cada carácter, la especie que puede discriminarse según los análisis de grupos homogéneos se indica en color (ver Tabla 5). Abreviaturas: Mf, *M. famatinense* (celeste), Mt, *M. triacanthum* (verde) y Mu, *M. ulicinum* (amarillo).

**B.**



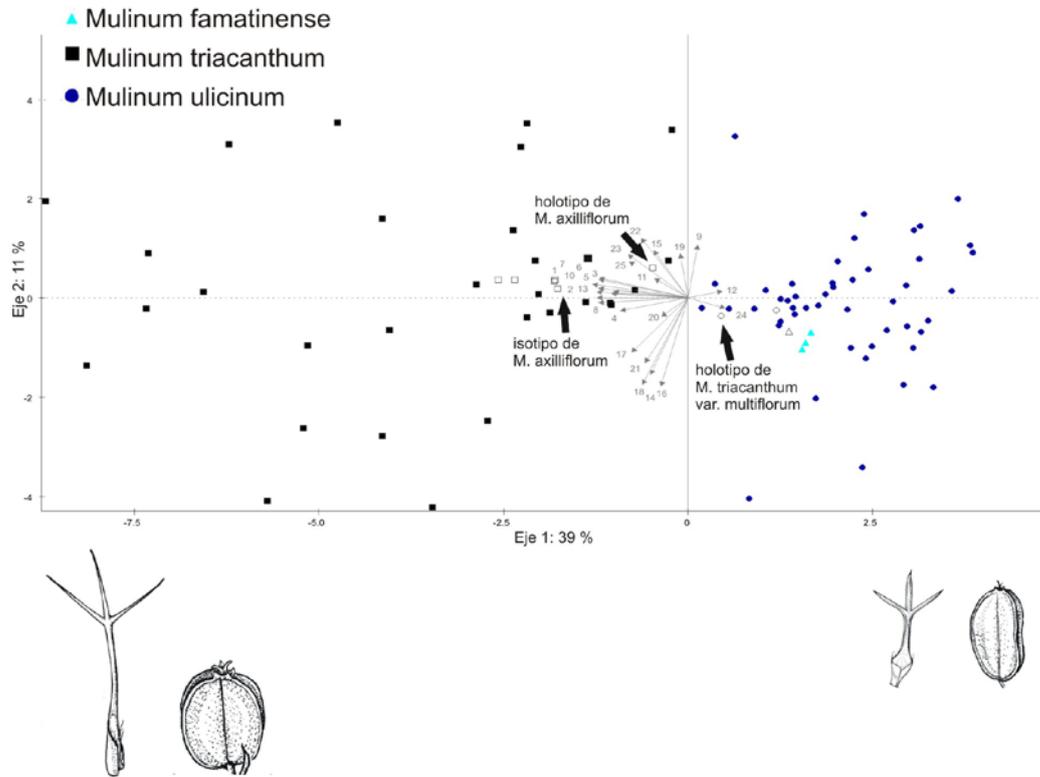
**Figura 6 continuación. B.** Caracteres reproductivos. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. Se gráfica la mediana (cuadrados sin relleno), los percentiles del 25% y 75%, y las barras de error con los percentiles del 10% y 90%. Los círculos sin relleno corresponden a valores atípicos u outliers. Para cada carácter, la especie que puede discriminarse según los análisis de grupos homogéneos se indica en color (ver Tabla 5). Abreviaturas: Mf, *M. famatinense* (celeste), Mt, *M. triacanthum* (verde) y Mu, *M. ulicinum* (amarillo).

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

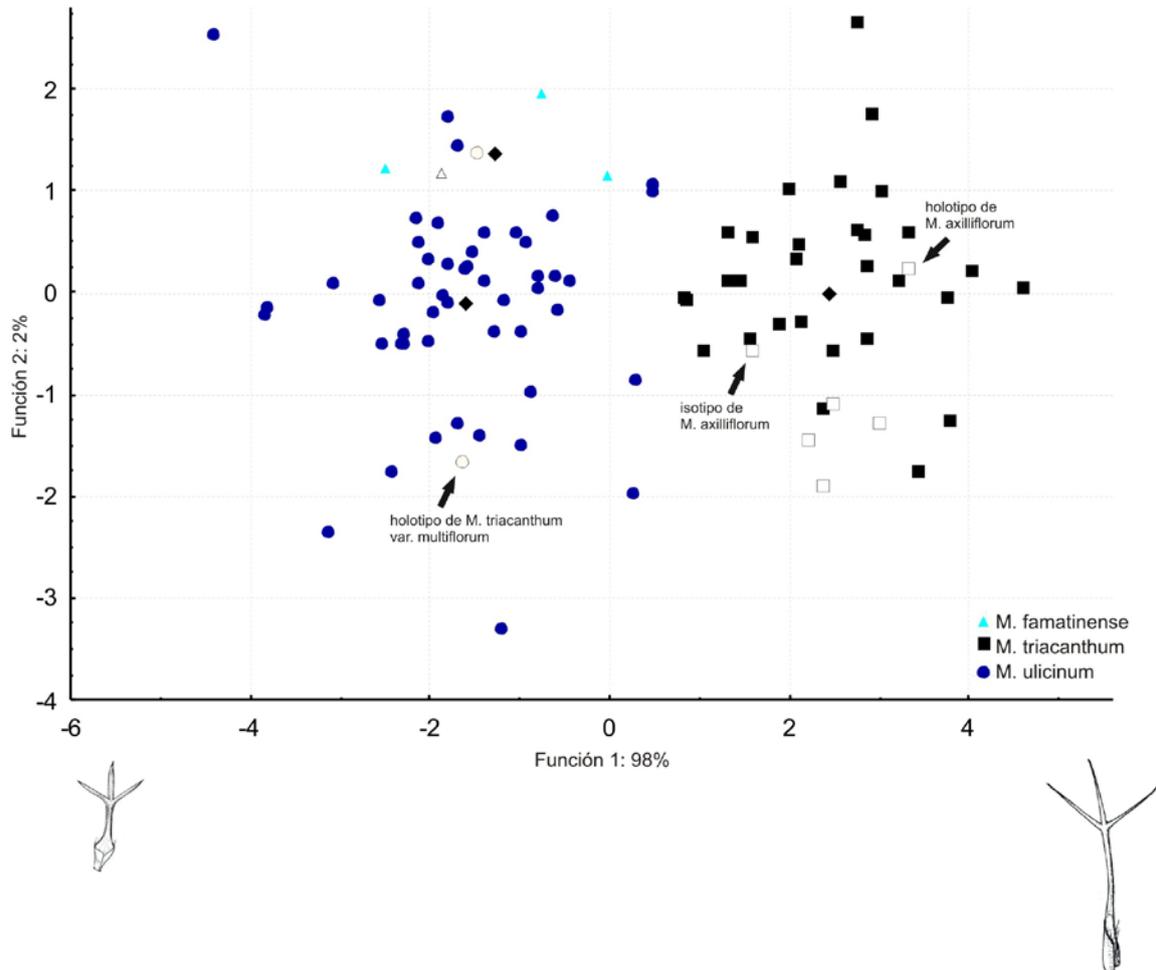
CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

**Tabla 6.** Correlación de cada carácter vegetativo y reproductivo con los dos primeros ejes del análisis de componentes principales para el grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*). Se indica el porcentaje de la variación que explica cada eje. Se resaltan en negrita las correlaciones  $\geq 0,6$ .

Caracteres	Eje 1: 39%	Eje 2: 11%
1. Largo total de la hoja	<b>-0,95</b>	0,10
2. Perímetro de la hoja	<b>-0,91</b>	0,00
3. Área de la hoja	<b>-0,76</b>	0,03
4. Relación entre el perímetro y la raíz cuadrada del área de la hoja	<b>-0,68</b>	0,10
5. Largo del pecíolo y de la vaina	<b>-0,88</b>	0,15
6. Largo del pecíolo	<b>-0,89</b>	0,14
7. Largo de la lámina	<b>-0,90</b>	0,08
8. Ancho de la lámina	<b>-0,88</b>	-0,03
9. Relación entre el largo y el ancho de la lámina	0,10	0,41
10. Largo del segmento central de la lámina	<b>-0,91</b>	0,04
11. Espesor del segmento central de la lámina	-0,33	0,15
12. Ancho del segmento central de la lámina	0,34	0,05
13. Acicularidad del segmento central de la lámina	<b>-0,74</b>	0,05
14. Largo del pedúnculo	-0,38	-0,58
15. Relación entre el largo total de la hoja y el largo del pedúnculo	-0,34	0,36
16. Número de brácteas del involucre	-0,27	<b>-0,67</b>
17. Largo de las brácteas del involucre	-0,56	-0,41
18. Largo del pedicelo floral	-0,46	<b>-0,65</b>
19. Relación entre el largo de las brácteas del involucre y el largo del pedicelo floral	-0,08	0,34
20. Número de flores perfectas por umbela	-0,26	-0,14
21. Número de flores estaminadas por umbela	-0,43	-0,49
22. Largo del fruto	-0,46	0,45
23. Ancho del fruto	<b>-0,60</b>	0,33
24. Relación entre el largo y el ancho del fruto	0,37	-0,08
25. Ancho del ala del fruto	-0,59	0,28



**Figura 7.** Gráfico de los dos primeros ejes del ordenamiento obtenido a partir del análisis de componentes principales (PCA) de ejemplares de las especies del grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*) para los 25 caracteres analizados. Los caracteres que explican la mayor variación en cada eje se expresan por la longitud de las flechas que salen del origen de coordenadas, los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1. Círculos, cuadrados y triángulos sin relleno representan los ejemplares tipo y sinónimos de los nombres de cada especie. Las flechas gruesas señalan ejemplares tipo discutidos en el texto.



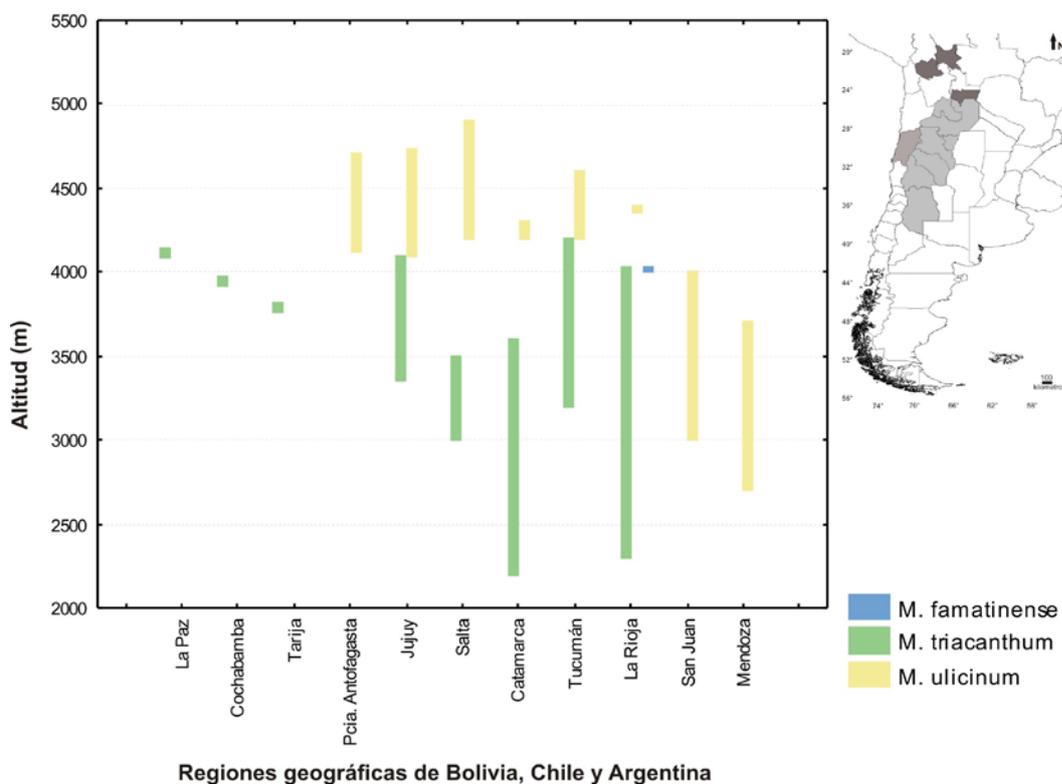
**Figura 8.** Gráfico de las dos funciones del análisis discriminante obtenido a partir de los seis caracteres que mostraron diferencias significativas entre las especies del grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*). Círculos, cuadrados y triángulos sin relleno representan los ejemplares tipo y sinónimos de los nombres de cada especie. Los rombos negros representan el valor medio que alcanzan las funciones discriminantes en cada grupo, definidas por el respectivo grupo de medias de cada carácter. Las flechas gruesas señalan ejemplares tipo discutidos en el texto.

SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

**Tabla 7.** Correlación de cada uno de los caracteres vegetativos y reproductivos que mostraron diferencias significativas entre las especies con las dos funciones del análisis discriminante para el grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*). Se indica el porcentaje de la varianza total de los datos explicada por cada una de las funciones discriminantes.

Caracteres	Función 1:	Función 2:
	98%	2%
1. Largo total de la hoja	0,80	-0,48
2. Perímetro de la hoja	0,50	0,10
10. Largo del segmento central de la lámina	0,77	0,06
12. Ancho del segmento central de la lámina	-0,23	-0,36
15. Relación entre el largo total de la hoja y el largo del pedúnculo	0,19	0,18
20. Número de flores perfectas por umbela	0,11	0,10



**Figura 9.** Distribución altitudinal para las especies del grupo 2 (*M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*) en los departamentos de Bolivia (La Paz, Cochabamba y Tarija) y en las provincias de Chile (Antofagasta) y Argentina (Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán, La Rioja, San Juan, y Mendoza).

Regiones geográficas (departamentos o provincias) ordenadas de norte a sur. En el mapa se ilustra la distribución geográfica de las tres especies en Bolivia (negro), Chile (gris) y Argentina (gris claro).

## DISCUSIÓN

### Grupo 1: *M. echinus*, *M. leptacanthum* y *M. spinosum*

Según los análisis univariados *M. leptacanthum* se diferencia significativamente de *M. echinus* y *M. spinosum* por el grado de incisión y el ancho de la lámina, y por el largo, el espesor y la acicularidad de los segmentos foliares, siendo hojas menos divididas y más angostas, con segmentos más cortos, chatos y aplanados en *M. leptacanthum* (caracteres 4, 8, 10, 11, 13). Además, según estos análisis *M. leptacanthum* también se diferencia de las otras dos especies porque las umbelas no sobrepasan el nivel de las hojas, ya que poseen pedúnculos florales más cortos que las otras dos especies, y por poseer frutos más anchos que largos (caracteres 14, 15, 24). Otros caracteres que *a priori* parecían importantes para diferenciar a *M. leptacanthum* de *M. spinosum* y *M. echinus* como el tamaño del fruto y el tamaño de las alas del fruto, no mostraron diferencias significativas entre las especies. Los análisis multivariados (PCA y Discriminante) concuerdan con estos resultados.

Si bien todos los análisis estadísticos diferencian a *M. leptacanthum* de las otras dos especies, también en todos es evidente que existe cierta superposición con las otras especies. Estos individuos con caracteres intermedios son justamente los que dificultan la identificación de las especies, sin embargo, el análisis de toda la variación en forma conjunta, permitió tomar decisiones para reclasificar y delimitar las especies. Por ejemplo, la mayoría de los individuos de *M. spinosum* tienen umbelas y frutos grandes, y hojas aciculares también grandes como se ve a partir de los caracteres que permiten separar a esta especie de las otras. Sin embargo, al observar los resultados de los tres análisis, se ve que existe una gradación de estos caracteres, y un 6% de los ejemplares estudiados son reclasificados como *M. leptacanthum* o *M. echinus*. Los ejemplares de *M. spinosum* que tienen hojas planas y pequeñas para esa especie (están en el límite inferior del tamaño de hoja), y con frutos grandes, de alas bien desarrolladas, son los que se solapan en los análisis multivariados con *M. leptacanthum* y los que el análisis discriminante reclasifica dentro de esa especie. Estos ejemplares de *M. spinosum* que presentan características morfológicas afines a *M. leptacanthum* forman cojines bajos, de mayor tamaño y más laxos

que los cojines de todos los ejemplares analizados como *M. leptacanthum* en sentido estricto, que son bien chatos y compactos. Dado que *M. spinosum* muestra gran variación ecológica y morfológica, aquí se considera que esta gradación en los caracteres arriba mencionados no justifica un cambio en la determinación del material. Los individuos de *M. spinosum* que se reclasifican como *M. leptacanthum*, son relativamente pocos y crecen en altura, por encima de los 1700 m donde las condiciones climáticas son más extremas, los suelos son rocosos y con baja cobertura vegetal (provincia altoandina, Cabrera & Wiillink, 1980). Es esperable encontrar en tales condiciones, en una especie como *M. spinosum* que muestra tanta plasticidad morfológica, individuos con hojas más pequeñas y formando cojines más achaparrados. Por el contrario, *M. leptacanthum*, no muestra tanta dispersión en las variables morfológicas observadas y estos individuos reclasificados serían una excepción en el hábito, difícil de explicar dado que es posible encontrar ejemplares de las dos especies (con las morfologías anteriormente descritas) creciendo en el mismo lugar.

*Mulinum leptacanthum* también mostró superposición con *M. echinus*, aunque mínima. Existen dos ejemplares que aquí se consideran como *M. leptacanthum*, que durante la revisión y el análisis del material resultaron dudosos (*Calviño & al.* 751 y 753 (BCRU)) por presentar características intermedias entre *M. echinus* y *M. leptacanthum*. Estos ejemplares crecen juntos en el Cerro Challhuaco, Bariloche, Río Negro. En este lugar podemos encontrar cojines chatos y compactos que se corresponden con *M. leptacanthum*, y estos individuos que resultan dudosos ya que crecen entre rocas y forman cojines de color glauco-grisáceo, típico de *M. echinus*. Pero también presentan hojas planas, pequeñas y con frutos grandes, típicos de *M. leptacanthum*. Haciendo un análisis análogo al hecho anteriormente entre *M. leptacanthum* y *M. spinosum*, se determinó *a priori* a estos individuos como *M. leptacanthum*. A partir de los análisis multivariados se observó que estos ejemplares están cercanos al material tipo de *M. leptacanthum* (Fig. 2: *Calviño & al.* 751 coordenadas  $x = -2,90$   $y = -1,94$ ; *Calviño & al.* 753 coordenadas  $x = -3,31$   $y = -1,42$ ; Fig. 3: *Calviño & al.* 751 coordenadas  $x = 2,30$   $y = -0,40$ ; *Calviño & al.* 753 coordenadas  $x = -1,60$   $y = -0,70$ ), que caen dentro de la nube de puntos de esta especie, y que fueron clasificados correctamente dentro de *M. leptacanthum*. Por otro lado, el único ejemplar de *M. echinus* reclasificado como *M. leptacanthum* por el análisis discriminante, corresponde a un ejemplar de Chile (*Marticoarena & Matthei* 629 (CONC); Fig. 3: coordenadas  $x = 2,00$

y= -1,60) que no presenta dificultades para su identificación, es decir lo consideramos como *M. echinus*. Atribuimos la reclasificación a la falta de caracteres utilizados en el análisis discriminante. En el análisis multivariado de componentes principales, donde se utilizó la totalidad de los caracteres, este ejemplar cae en la nube de puntos correspondiente a *M. spinosum*/*M. echinus* (Fig. 2: coordenadas x= -1,72 y= -1,53).

Constance (1988) y Martínez (2003) aparentemente identificaron a *M. echinus* por comparación con un ejemplar coleccionado por Haenke en Chile (depositado en el herbario HAL) erróneamente etiquetado como isotipo de *M. echinus* por Mathias y Constance en 1969-1970. Bajo este concepto, la especie *M. echinus* corresponde a plantas más pequeñas con hojas e inflorescencias también menores que en *M. spinosum* y es el concepto, en líneas generales, utilizado en este trabajo para identificar a los ejemplares como *M. echinus* (ver que en Figs. 2-3 el ejemplar de Haenke tradicionalmente considerado isotipo de *M. echinus* cae en la nube de puntos de *M. echinus*). Sin embargo, luego de analizar cuidadosamente el protólogo de *M. echinus* observamos que el ejemplar de Haenke hasta ahora considerado isotipo de *M. echinus* no pertenece al material tipo de la especie (ver revisión taxonómica, Cap. 4). En cambio, se localizó el holotipo de *M. echinus* el cual está depositado en PRC (452781) y fue coleccionado también por Haenke en Chile. Morfológicamente este ejemplar es muy parecido a cualquier ejemplar típico de *M. spinosum* y al incorporarlo a los análisis multivariados se puede observar claramente que este ejemplar cae en la nube de puntos de *M. spinosum* y que es clasificado como tal (Figs. 2-3), con lo cual el nombre *M. echinus* debe pasar a la sinonimia de *M. spinosum* (Cap. 4). Si se considera a los ejemplares más reducidos hasta ahora identificados como *M. echinus* como una especie distinta de *M. spinosum*, debería crearse un nombre nuevo para esa entidad. No obstante, los resultados de este trabajo no apoyan esta idea.

Los análisis univariados permiten diferenciar a *M. spinosum* de *M. echinus*, por el tamaño de las hojas y por el desarrollo de las brácteas del involucre y de los pedicelos florales, siendo todas estas características mayores en *M. spinosum*. Sin embargo, se observa una importante superposición en la variación de la mayoría de los caracteres entre las dos especies (más importante que con *M. leptacanthum*). Esta superposición, se ve reflejada en los análisis multivariados donde, si bien existe una tendencia para separar a las especies, los ejes no separan claramente a los ejemplares y la variación observada para *M.*

*echinus*, puede considerarse parte de la variación morfológica de *M. spinosum*. Por otro lado, el análisis discriminante, si bien encuentra diferencias significativas entre las especies, reclasifica al 35% de los ejemplares de *M. echinus* en *M. spinosum*, lo que apoya la idea de considerar a esta entidad artificial. Por otra parte, los análisis de correlación entre la morfología y la latitud y longitud muestran que la gran variación morfológica observada en *M. spinosum/M. echinus* está asociada principalmente a la longitud. Hacia el este (longitudes menores), donde las temperaturas son mayores y las precipitaciones disminuyen, las plantas poseen hojas con menor superficie expuesta y se reduce el tamaño de las umbelas y frutos. En cada una de las especies por separado se observa la misma asociación entre las variables morfológicas y la longitud que en la entidad *M. spinosum/M. echinus*, lo cual apoyaría la idea de considerarlas la misma especie con una gran plasticidad fenotípica frente a condiciones ambientales distintas.

De los caracteres utilizados tradicionalmente para separar a *M. spinosum/M. echinus* de *M. leptacanthum* (Philippi, 1893-1894; Constance, 1988, Martínez, 2003), los estudios uni y multivariados coinciden en que el tamaño de las hojas, la acicularidad de los segmentos, y el tamaño de las umbelas (longitud de pedúnculos y pedicelos) resultan útiles para diferenciar las especies. Sin embargo, los estudios aquí realizados permiten determinar que el largo del pedúnculo es el único carácter que no muestra superposición en la variación entre *M. spinosum/M. echinus* y *M. leptacanthum*, por lo que resulta de gran importancia. Pero además, dejan en evidencia que los restantes caracteres mencionados, aportan para separar a las especies, pero al mostrar superposición, deben utilizarse en conjunto para poder lograr una correcta identificación. Por ejemplo, Constance (1988) utiliza la acicularidad de las hojas como primer carácter de clave del género para separar a *M. spinosum/M. echinus* de las restantes especies patagónicas. Sin embargo, la utilidad de este carácter para diferenciar a estas especies es relativamente baja dado que *M. spinosum* muestra una gradación continua en el carácter que llega hasta hojas planas como las de *M. leptacanthum* (este carácter sólo contribuye con una correlación de 0,5 a ambos ejes del análisis multivariado de componentes principales, Tabla 3). Por otro lado, Zech (1992) utiliza para separar a *M. spinosum* de *M. leptacanthum*, la consistencia y el número de series de brácteas del involucre y tipo de sépalos (conspicuos vs. reducidos a dientes); todos caracteres que resultaron artificiales e inaplicables en la práctica. Por ejemplo, de

todos los ejemplares de *M. spinosum* observados sólo un individuo presenta brácteas involucrales en dos series, no se observaron diferencias en la consistencia de las brácteas entre especies (siendo membranáceas en todas) y los sépalos están reducidos a pequeños dientes en todas las especies. El hábito, no fue considerado en los análisis ya que resulta una variable difícil de cuantificar a partir de ejemplares de herbario. Sin embargo, de los análisis multivariados surge que el corte de *M. leptacanthum* respecto de *M. spinosum*/*M. echinus*, incluye a individuos de *M. leptacanthum* que forman exclusivamente cojines chatos y compactos que no superan los 12 cm de altura, mientras que en *M. spinosum*/*M. echinus* los cojines son hemisféricos y laxos mayores a 20 cm de altura.

En base a estos estudios, *M. leptacanthum* se puede delimitar morfológicamente por presentar umbelas pequeñas dadas por pedúnculos florales cortos de 3-6 mm de longitud, y por pedicelos florales también cortos de 2-4 mm de longitud, hojas pequeñas de 11-16 mm de longitud, y segmentos foliares planos de 1,4-2 mm de ancho. Además los frutos de *M. leptacanthum* son más anchos que largos, de contorno anchamente elíptico a transversal-anchamente elíptico. *M. spinosum*/*M. echinus* se pueden diferenciar de *M. leptacanthum* por presentar umbelas de mayor tamaño dadas por pedúnculos florales largos de 11-43 mm de longitud, y pedicelos florales también largos de 3-10 mm de longitud, las hojas también son de mayor tamaño y tienen entre 16-43 mm de longitud, los segmentos foliares van desde aciculares a planos, de 0,9-1,9 mm de ancho, y los frutos son más largos que anchos, de contorno elíptico a circular. Además, *M. leptacanthum* forma exclusivamente cojines chatos y compactos que no superan los 12 cm mientras que *M. spinosum*/*M. echinus* forman cojines hemisféricos y laxos mayores a 20 cm de altura.

En conclusión, los resultados de estos estudios cuantitativos soportan la idea de que la entidad tradicionalmente considerada como *M. echinus* es muy afín morfológicamente a *M. spinosum* por lo que no se justifica tratarla como un taxón distinto, y el nombre *M. echinus* debe considerarse un sinónimo heterotípico de *M. spinosum*. *M. spinosum* muestra gran variación morfológica asociada principalmente a la longitud, con plantas más pequeñas y con una menor superficie foliar expuesta hacia el este. Por otro lado, *M. leptacanthum* es distinta morfológicamente, por lo que puede considerarse una especie distinta. Estos resultados coinciden con el tratamiento de Zech (1992) en la separación de *M. spinosum* (incluyendo a *M. echinus*) de *M. leptacanthum*, pero el presente trabajo, permite

delimitarlas claramente con otras características morfológicas que no varían tanto dentro de las especies. Adicionalmente, los resultados obtenidos han permitido aportar información a la revisión taxonómica de las especies y a la clave a partir de los caracteres que resultaron informativos y útiles para poder identificarlas (Cap. 4).

**Grupo 2: *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum***

Zech (1992) ubicó a *M. triacanthum* con *M. ulicinum*, y creó dos variedades que difieren en el tamaño de las hojas remitiendo a *M. triacanthum* a la sinonimia de *M. ulicinum* var. *multiflorum* (Hieron.) Zech. Este autor, no considera al tamaño de las hojas un carácter suficiente para tratar a los taxones como especies distintas. Por el contrario, caracteriza a *M. ulicinum* por ser la única del género con umbelas sésiles y considera al tamaño de las hojas parte de la variación morfológica de la especie. Crea las dos variedades por diferencias del tamaño foliar, con una base geográfica. Sin embargo, de las observaciones de Zech (1992) sobre estas especies, el límite entre las variedades no es claro. En este sentido, menciona que es posible que algunos ejemplares de la variedad típica (e.g. *Fries 840* (CORD)) presenten hojas más grandes y similares a las de la variedad *multiflorum*. Por otra parte, se observan ejemplares de variedades distintas coleccionadas en el mismo lugar, en el mismo momento. Los estudios presentes, permiten clarificar todas estas cuestiones. Por ejemplo, el ejemplar *Fries 840* (CORD) no presenta dificultades para su identificación, en este trabajo fue identificado *a priori* como *M. ulicinum*, y al incorporarlo a los análisis multivariados se puede observar claramente que este ejemplar cae en la nube de puntos de *M. ulicinum* y es reclasificado por el análisis discriminante como tal (Fig. 7: coordenadas  $x= 3,57$   $y= 0,09$ ; Fig. 8: coordenadas  $x= -2,00$   $y= 0,75$ ). Y, como se discutirá más abajo, la distribución geográfica permite fácilmente diferenciar las especies, si también se contempla la altitud en las zonas de superposición.

Los resultados de este trabajo muestran que *M. triacanthum* y *M. ulicinum* pueden diferenciarse claramente en su morfología en dos grupos sin ninguna superposición. *M. ulicinum* también se distribuye en el norte de Chile (Región II, de Antofagasta), y se extiende en Argentina hacia el sur hasta San Juan y Mendoza, mientras que *M. triacanthum* se extiende hacia el norte desde La Rioja llegando a Bolivia (Dptos. Cochabamba, La Paz y Tarija). Por lo tanto, la distribución geográfica de estas especies se superpone en las

provincias de Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán y La Rioja, Argentina. Sin embargo, en las zonas donde la distribución de estas especies se superpone, *M. triacanthum* y *M. ulicinum* crecen a distintas alturas (Fig. 9). Por lo que consideramos que los resultados de los análisis morfométricos, junto con estas observaciones, justifican el tratamiento de estos taxones como dos especies distintas, una especie (*M. triacanthum*) con una distribución más norteña, que en su distribución sur crece a bajas alturas, y otra especie (*M. ulicinum*) más austral, que llega hacia el norte sólo en zonas de altura (Fig. 9).

Los estudios morfométricos no permiten diferenciar a *M. ulicinum* de *M. famatinense* y por el contrario, sugieren que *M. famatinense* podría considerarse parte de la variación de *M. ulicinum*. De hecho, el análisis discriminante reclasifica el total de ejemplares de *M. famatinense* en *M. ulicinum*. Sin embargo, la distribución de las especies y nuestras observaciones a campo contradicen estas conclusiones y nos hacen pensar que en realidad *M. famatinense* no es una variedad de *M. ulicinum*. Las tres especies, *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*, comparten su distribución únicamente en la provincia de La Rioja. Sin embargo, *M. famatinense* se conoce sólo por unas pocas colecciones de la localidad tipo, Cueva de Pérez, departamento Famatina, y las colecciones de *M. triacanthum* en esta provincia son en su mayoría del mismo departamento (también hay algunas colecciones del departamento Chilecito), entre los 3000 m y los 4100 m de altitud, mientras que las colecciones de *M. ulicinum* son solamente a los 4400 m de altitud, en el Cerro Bonete (departamento General Sarmiento) que pertenece a un cordón montañoso distinto al de Famatina (Fig. 9). *Mulinum famatinense*, es una especie que forma cojines chatos y compactos de 5-15 cm de altura y 3-20 cm de diámetro, cuyas hojas son de pequeño tamaño y los frutos tienen alas igual o más angostas que el cuerpo del mismo. Por estas características, todos los ejemplares de *M. famatinense* fueron reclasificados dentro de *M. ulicinum* y caen en la nube de puntos de esta especie. En un primer viaje que realicé a la Sierra de Famatina, en el cual no pude acceder hasta la Cueva de Pérez por razones climáticas, coleccioné ejemplares en la cercanía (3200 m) pero que no coincidían morfológicamente con el tipo de *M. famatinense*. Estos ejemplares eran más parecidos morfológicamente al ejemplar tipo de *M. triacanthum*, y los resultados de este trabajo lo confirman dado que se ubicaron en la nube de puntos de esta especie y cercanos su material tipo. Durante un segundo viaje, se pudo llegar a la Cueva de Pérez (3800 m) y en este lugar

se encontraron individuos que formaban matas más bajas y algo más compactas a las que se habían coleccionado a menor altura (3200 m, en ambos viajes). Se pudo observar que a medida que se subía en altura, las matas se achaparraban y estas plantas de Cueva de Pérez, aún siendo más compactas, no se parecían al material tipo de *M. famatinense* (cojines mucho más chatos y compactos). Siguiendo por el camino desde Cueva de Pérez hacia la mina La Mejicana, a partir de los 4000 m de altitud, se encontraron ambas formas morfológicas creciendo juntas; matas bajas, algo compactas parecidas al material tipo de *M. triacanthum* (e igual a lo que habíamos coleccionado en Cueva de Pérez) y cojines chatos y compactos que se correspondían con el material tipo de *M. famatinense*. En base a la variación morfológica que presenta en esta zona *M. triacanthum* asociada a la altura, nuestra hipótesis es que *M. famatinense* podría ser parte de esta variación morfológica (es decir, podría considerarse una forma de altura de *M. triacanthum*), aún cuando se observa un “gap” en esta variación. Sin embargo, como esta forma bien compacta y chata asignada a *M. famatinense* se da asociada a un lugar geográfico determinado (Sierra de Famatina, por encima de los 4000 m), consideramos relevante tratar a esta entidad como una variedad de *M. triacanthum*. De todas maneras, dado que los resultados estadísticos no apoyan nuestra hipótesis de considerar a *M. famatinense* una variedad de *M. triacanthum* y no parte de *M. ulicinum*, se espera que los resultados moleculares (Cap. 3) ayuden a corroborar esta hipótesis.

En base a estos estudios, *M. triacanthum* se puede delimitar morfológicamente por presentar hojas grandes de 25-34 mm long., segmentos foliares subulados, bien angostos de 1-1,2 mm lat., y frutos anchos de 4-5 mm lat., mientras que *M. ulicinum* se puede diferenciar de *M. triacanthum* por presentar hojas pequeñas de 13-17 mm long., segmentos foliares triangulares a angostamente triangulares, más anchos de 1,2-1,6 mm lat., y frutos más angostos de 3-4 mm lat. Por lo tanto, los resultados de estos estudios cuantitativos permiten encontrar caracteres morfológicos diagnósticos para diferenciar *M. triacanthum* de *M. ulicinum*. Sin embargo, no es posible diferenciar morfológicamente a *M. ulicinum* de *M. famatinense*, aunque sí geográficamente.

Este estudio es el primero que trata a *M. famatinense*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum* en forma integrada, permitiendo delimitar claramente a *M. triacanthum* de *M. ulicinum*, morfológicamente y por su crecimiento a diferentes altitudes. Estos análisis, también,

aportan información a la revisión taxonómica y a la clave para identificar a las especies claramente (Cap. 4). Adicionalmente, los resultados de estos estudios confirman la sinonimización de *M. axilliflorum* bajo *M. triacanthum*, y la sinonimización de *Mulinum triacanthum* var. *multiflorum* bajo *M. ulicinum*.

**Apéndice 1.** Ejemplares de *Mulinum* analizados para el estudio morfométrico. Las especies están en orden alfabético. Para cada especie se indica el país (en mayúsculas), provincia (en orden alfabético), localidad, fecha, y altitud cuando se dispone de la información, colector y número de colección (en itálicas; en el caso de no poseer número de colección se indica el número de ejemplar asignado por el herbario o en su defecto sólo el herbario), y el acrónimo del herbario (entre paréntesis). Se incluyen los datos del material tipo de los nombres de las especies estudiadas y de sus sinónimos. Las colecciones fotográficas del material tipo disponible en JSTOR se designan con el código de barras seguido de la palabra “imagen” y una signo de admiración (!) el cual representa que dicha imagen ha sido vista. Para los acrónimos de los herbarios se siguió a Holmgren & al. (1990).

***Mulinum echinus* DC.** ARGENTINA. Chubut: Dpto. Florentino Ameghino, RN 3, aprox. a 80 km al norte de RP 30, 24-I-1984, *Rossow & al. 2374* (BAB). Dpto. Rawson, 10 km al sur de Trelew, 18-XII-1981, *Cabrera 33270* (SI). Neuquén: Dpto. Los Lagos, Confluencia, 10-XII-1944, *Descole 2420* (LIL); Parque Nacional Nahuel Huapi, 2,3 km al O de RN 40, 1180 m s.m., 27-XII-2010, *Fernández 7* (BCRU); entre Rincón de Creide y Cuyín Manzano, 1120 m, 14-XII-1994, *Ezcurra & Galende 1008* (BCRU); margen del río en la Segunda Angostura del Limay, 06-X-2003, *Ezcurra 3502* (BCRU). Dpto. Zapala, alrededores del Co. Lotena, laderas exposición E, 20-XI-1983, *Boelcke & al. 8818* (BAB). Río Negro: Dpto. Bariloche, Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Ñireco, 24-I-2002, *Ezcurra & al. 3291* (BCRU). Dpto. Pilcaniyeu, Estancia San Ramón, junto a la ruta, 05-III-2008, *Calviño & al. 702* (BCRU). Dpto. San Antonio, 10 km al sur de Sierra Grande, desvío a Punta Colorada, 05-I-1995, *Chiapella & Puntieri 13* (BCRU). CHILE. Región IV: Pcia. Limarí, planta eléctrica Los Molles, bocatoma, 2500 m, 08-II-1963, *Ricardi & al. 758* (CONC). Región V: Pcia. Los Andes, Uspallata-Pass der chilenischen Hochcordillere (33°S Breite), Juncal auf den Bergen, 2300 m, 10-XI-1903, *Buchtien s.n.* (SI 10263); camino internacional de Los Andes a Argentina, Juncal, 2200 m, 16-I-1964, *Marticoarena & Matthei 629* (CONC). Región VI: Pcia. Colchagua, San Fernando, baños del flaco, 13-XII-1937, *Perez Moreau 23311* (BA).

Material tipo: CHILE. In Chile legit., *Haenke s.n.* (holotipo, PRC 452781 imagen!); sin loc. *Haenke s.n.* (HAL 26839 imagen!).

***Mulinum famatinense* Wolff.** ARGENTINA. La Rioja: Dpto. Famatina, Sierra de Famatina, Cueva de Pérez, 26/28-I-1879, *Hieronymus & Niederlein 360* (CORD); desde Cueva de Pérez a la Mejicana, 4032 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 817bis* (BCRU); camino al Alto Blanco, 20-I-1928, *Castellanos 28/292* (BA).

Material tipo: ARGENTINA. La Rioja, Sierra de Famatina, Cueva de Pérez, 26/28-I-1879, *Hieronymus & Niederlein 362* (lectotipo, *Hieronymus & Niederlein 362* CORD!).

***Mulinum leptacanthum* Phil.** ARGENTINA. Mendoza: Dpto. Malargüe, Las Leñas, 07-XII-1970, *Sosa 11* (SI). Neuquén: Dpto. Aluminé, Sainuco, 07-XII-1981, *Cabrera 32874* (SI). Dpto. Chos Malal, extremo NO de la Pampa Ferraína, 30-I-1964, *Boelcke 11378* (SI); Parque Provincial Tromen, 06-II-1994, *Chiapella & al. 223* (BCRU). Dpto. Huiliches, Parque Nacional Lanín, Volcán Lanín, ladera norte subiendo al refugio por Sendero de Mulas, 1800-1900 m, 01-II-2000, *Ezcurra & al. 2980* (BCRU); meseta a 1800-1900 m, 01-II-2000, *Ezcurra & al. 2974* (BCRU);

## SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

### CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

pedrero a 2100-2350 m, 01-II-2000, *Ezcurra & al. 3000* (BCRU). Dpto. Lacar, San Martín de los Andes, Ao. Chapelco Grande, arriba de la Laguna La Kika, 1400-1940 m, 31-I-1987, *Stuessy & al. 10129* (CONC); mallín de altura, 1748 m, 11-III-2008, *Calviño & al. 721* (BCRU); cerca del timberline, 30-I-1997, *Ferreyra & Chiapella 578* (BCRU). Dpto. Loncopué, Chenque Pehuén, cerro al NO del destacamento de gendarmería, 12-I-1984, *Rossow & al. 1876* (BAB). Dpto. Los Lagos, Parque Nacional Nahuel Huapi, cumbre del Co. Pelado, 18-II-1995, *Ferreyra 390* (BCRU); Villa La Angostura, Co. Bayo, ladera norte, 1430 m, 19-I-1997, *Nuñez & Daniels 156* (BCRU); 1600-1800 m, 12-I-2002, *Weigend & al. 6864* (BCRU); Reserva Provincial Domuyo, camino geotérmico al sur de Aguas Calientes, Río Covunco, comienzo de la picada sur al Domuyo, 2400-2600 m, 27-I-2001, *Ezcurra 3115* (BCRU). Dpto. Ñorquín, Parque Provincial Copahue-Caviahue, pozo geotérmico, ca. Laguna las Mellizas, 2100 m, 30-I-2000, *Ezcurra & al. 2909* (BCRU). Copahue, 2050-2150 m, 08-II-1994, *Ezcurra 786* (BCRU); 21-XII-1944, *Onell 2049* (SI); serranía rocosa al oeste del pueblo, cerca de curso de agua, 2050-2150 m, 08-II-1994, *Ezcurra & al. 799* (BCRU). Dpto. Picunches, RP 13 de Zapala a Aluminé, pasando Primeros Pinos, 1900-2000 m, 1-XII-1999, *Ezcurra & al. 2482* (BCRU). Río Negro: Dpto. Bariloche, Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, *Ferreyra 216* (BCRU); Cerro Challhuaco, Laguna Verde, 26-II-2010, *Calviño & al. 746* (BCRU); barranca a orillas de la laguna, 1529 m, 06-III-2008, *Calviño & al. 706* (BCRU); sendero Laguna Verde, mirador pedregoso, 26-II-2010, *Calviño & al. 751* (BCRU); Mirador del Ñirihuau, 13-III-2010, *Calviño & al. 753* (BCRU); picada a la cumbre, límite del bosque de lenga achaparrada, 08-II-1996, *Nuñez 47* (BCRU); encima del refugio Neumeyer, pampita arriba de la última laguna, 16-XII-1994, *Ezcurra & al. 1051* (BCRU); Co. Catedral, ladera norte, 2000 m, 23-I-1995, *Ferreyra 342* (BCRU); alrededores del refugio Lynch, 2000 m, 04-II-2001, *Ezcurra & Quiroga 3163* (BCRU); Co. Meta, ladera este, 1600 m, 22-XII-1993, *Ezcurra & al. 727* (BCRU); 1800 m, 26-I-1995, *Ferreyra 330* (BCRU); Co. Tronador, 27-XII-1974, *Rubulis 265a* (SI); Co. Ventana, 23-III-1997, *Ferreyra & Siracussa 622* (BCRU). CHILE. Región VIII: Pcia. Biobío, paso Pichachen, hito fronterizo, 2100 m, 23-I-2001, *Baeza & al. 2981* (CONC); camino a laguna Las Totoras, 1580 m, 01-II-2002, *Mihoc & al. 4600* (CONC). Región IX: Pcia. Malleco, paso Pino Hachado, 1900 m, 02-II-1987, *Stuessy & al. 10162* (CONC); 1824 m, 27-XII-1968, *Ricardi & Marticorena 5666* (CONC); límite chileno-argentino, 12-I-1994, *Villagran & al. 7912* (CONC); 3 km antes de paso Pino Hachado, 1700 m, 10-I-1977, *Marticorena & al. 1398* (CONC), 1.7 km al oeste del paso Pino Hachado, 1500 m, 01-III-1962, *Greer 1* (CONC); Lonquimay, 2000 m, 09-II-1923, *Hollermayer 489* (CONC).

Material tipo: CHILE. Región IX, Nitrito, I-1887, *Rahmer s.n.* (sintipos, SGO 000003749 imagen!; SGO 000003750 imagen!).

*Azorella nivalis* Phil. CHILE. Región XIV, Huahuim ad nives perpetuas, I-1887, *Philippi s.n.* (holotipo, SGO 000003662 imagen!; isotipo, SGO 3661 imagen!).

*Mulinum patagonicum* Speg. ARGENTINA. Río Negro, Lago Nahuel-Huapi, *Spegazzini 788* (holotipo, LP!; isotipo BA 27189!).

***Mulinum spinosum* (Cav.) Pers.** ARGENTINA. Buenos Aires: Partido Bahía Blanca, Tornquist a Bahía Blanca, RN 33, km 38, 09-XII-1970, *Burkart 28191* (SI); Partido Tornquist, Sierra de la Ventana, 11-XI-1907, *Hicken 116323* (SI); Paraje "La Gruta", 450 m, IX-1984, *Bottino 247* (MERL). Chubut: Dpto. Biedma, Península Valdés, Istmo costas Ameghino, 1500 m, 22-XII-1967, *Ruiz Leal 25663* (MERL). Dpto. Florentino Ameghino, aprox. 8 km al S del ingreso a Camarones por RN 3, 381 m, 21-I-2012, *Fernández 17* (BCRU). Dpto. Futaleufú, zona basal de la vertiente norte de Nahuel Pan, al E de Esquel, 6-I-1974, *Sermolli & Bizzarri 7372* (CONC). Dpto. Languiño, 15 km al E de Tecka por RP 62, 1018 m, 19-I-12, *Fernández 14* (BCRU). Dpto. Paso de los Indios, Valle de las Ruinas, 19-XII-1981, *Cabrera 33279* (SI). Dpto. Sarmiento, 25 km del cruce de Sarmiento hacia Pampa de María Santísima, Lago Musters, 04-XII-1967, *Correa & al. 4096* (BAB). Mendoza: Dpto. Luján de Cuyo, Potrerillos, El Salto, estribaciones del Co. Cabras,

SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

1780-1830 m, 11-I-1984, *Del Vitto & al. 36530* (MERL); vallecitos cerca del refugio Edelweiss, 2826 m, 11-II-2003, *Cocucci & Sérsic 2211* (CORD); Agua de La Pampa, Pampa de la Polcura, 2550 m, 28-I-1962, *Ruiz Leal 21988* (MERL); Valle del Río Tupungato, en terraza aluvial del Río Tupungato, 2452 m, 27-XII-2006, *Méndez 9888* (MERL). Dpto. Malargüe, 5 km al NE de Valle Hermoso camino a Los Molles, 28-I-1963, *Boelcke 10309* (SI); 1700 m, 17-I-1982, *Cabrera 33331* (SI); camino a Reserva La Payunia, 6 km de la pasarela, 1257 m, 2-XII-2007, *Cocucci 4133* (CORD); Valle del Río Tordillo, 2220 m, 15-I-1989, *Zech & Contogiogakis 7* (CONC). Dpto. San Rafael, Valle del Río Atuel, Laguna El Sosneado, 25-I-1964, *Roig 4855* (MERL). Neuquén: Dpto. Aluminé, Aluminé, Co. Batea Mahuida, Neuquén: Dpto. Aluminé, Aluminé, Co. Batea Mahuida, camino que sale a la izquierda del cráter, 1753 m, 13-III-2008, *Calviño & al. 726 y 727* (BCRU). Dpto. Catan Lil, Sierra de Catan Lil, bajada a 1° de Mayo, 9-XII-1981, *Cabrera 32965* (SI). Dpto. Chos Malal, RN 40, 17 km al norte de Chos Malal, camino a Buta Ranquil, 1300 m, 05-II-1994, *Chiapella & al. 122* (BCRU); 36 km al norte de Chos Malal, cerca de la Laguna Aquincó, 05-II-1994, *Chiapella & al. 144* (BCRU); NE de Chos Malal, 1750 m, 16-I-1995, *Ezcurra & al. 1259* (BCRU); Parque Provincial Tromen, Vo. Tromen, quebrada del arroyo que va a la laguna del volcán, 2360 m, 06-II-1994, *Chiapella & al. 192* (BCRU); entrada al parque, ladera sur, 1910 m, 15-I-1995, *Chiapella & al. 444* (BCRU); planicie frente a la laguna del volcán Tromen, 2135 m, 16-I-1995, *Chiapella & al. 528* (BCRU). Dpto. Collón Cura, Collón Cura, 06-XII-1972, *Latour 205b* (BCRU). Dpto. Los Lagos, Ea. Fortín Chacabuco, camino al mallín, 14-XI-1950, *Boelcke 4301* (BAB); Parque Nacional Nahuel Huapi, RP 65, camino a Villa Traful, a 600 m del desvío Confluencia-RN 237, 28-XI-2006, *Morrone 5702* (SI); 400 m al NO de RN 40, 11 km NE del puente boca del Río Limay, 780 m, 26-XII-2010, *Fernández 6* (BCRU). Dpto. Minas, Lagunas de Epulafquen, cerro al NO de las lagunas, 17-I-1964, *Boelcke 10970* (SI). Dpto. Ñorquin, Parque Provincial Copahue-Caviahue, 22-II-2003, *Canessa 53* (BCRU); Salto del Agrío, camino al mirador del cañadón, 1490 m, 15-III-2008, *Calviño & al. 734* (BCRU). Dpto. Zapala, cerca de Zapala, 6-XII-1981, *Cabrera 32836* (SI); Parque Nacional Laguna Blanca, 200 m al E de seccional La Vega, 1,2 km al E, 2,1 km al N del Co. de la Laguna, 24-I-2006, *Sage 1765128* (BCRU); lado este de Laguna Verde, 14-I-2005, *Sage 1703210* (BCRU). Río Negro: Dpto. Bariloche, Bariloche, Colonia Suiza, 15-XI-1996, *Cordi & al. s.n.* (BCRU); entre Ao. Casa de Piedra y Lago Moreno, 10-III-2012, *Fernández 44* (BCRU); Cerro Challhuaco, 06-III-2008, 1542 m, *Calviño & al. 709* (BCRU); Co. Catedral, 11-III-1973, *Gómez 205a* (BCRU); 26-II-2010, *Calviño & al. 752* (BCRU); 2000 m, 25-II-1997, *Ferreyra & Ezcurra 610* (BCRU); Laguna Verde, 26-II-2010, *Calviño & al. 745* (BCRU); picada a la cumbre, pedrero ladera NE, 1600-1800 m, 16-II-1996, *Nuñez & Ezcurra 84* (BCRU); Co. Meta, ladera oeste, arenal por encima del bosque de lenga, 1700-1750 m, 12-I-1994, *Ferreyra & Clayton 198* (BCRU); ladera norte y oeste, 1700 m, 13-II-1994, *Ferreyra & Clayton 291* (BCRU); valle del Río Manso Inferior, 09-II-1998, *Funes & Arenas 22* (BCRU); Co. López, 1542 m, 12-II-1994, *Chiapella & Clayton 625* (BCRU). Dpto. Pilcaniyeu, a 21 km de Pilcaniyeu, en el camino a Paso Flores, 27-I-1944, *Nicora 3668* (SI); Estancia San Ramón, junto a la ruta, 1021 m, 05-III-2008, *Calviño & al. 700* (BCRU); Dina Huapi, 21-XII-1995, *Puntieri 257* (BCRU); La Fragua, roquedal frente a Laguna Los Juncos, 08-XII-1992, *Puntieri s.n.* (BCRU). San Luis: Dpto. General Pedernera, Sierra del Morro, -V-1913, *Pastore 68* (SI). San Juan: Dpto. Calingasta, Los Morillos, Reserva privada de la Fundación Vida Silvestre, 2680 m, 24-I-1997, *Fortunato 5587* (SI); S de Barreal, Manantiales, 3000-3300 m, 1-III-1992, *Kiesling & al. 8068* (BA, MERL); Pampa Negra, 1-II-1950, *Roig 3029* (LIL). Santa Cruz: Dpto. Corpen Aike, Comandante Piedrabuena, 19-I-1977, *Lotti de Stange 133* (LIL); 30 km al S de Comandante Piedrabuena, 19-I-1977, *Lotti de Stange 139* (LIL). Dpto. Deseado, 8 km al O de cruce de RP 14 y RP 68, camino hacia Bahía Mazaredo, 103 m, 22-I-12, *Fernández 24* (BCRU); camino entre Tellier y Paso Gobernador Gregores, 15-XII-1979, *Bernardello & Figueroa 312* (CORD); Cañadón Torcido, 64 m, 23-I-12, *Fernández 25* (BCRU). Dpto. Lago Buenos Aires, Río Pinturas, *Grossfeld s.n.* (BCRU); Santa Cruz: Dpto. Lago Buenos Aires, camino fronterizo, al N del Paso Rodolfo

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

---

Roballos, rumbo a Los Antiguos, 24-I-2003, *Belgrano 69* (SI). CHILE. sin loc. *Haenke s.n.* (HAL 26839). Región III: Pcia. Huasco, Laguna Chica, 1021 m, 17-I-1924, *Wendermann 268* (SI). Región IV: Pcia. Elqui, 20,2 km al N de Hurtado (Iglesia) por camino sinuoso de ripio a Vicuña, 1650 m, 19-I-1993, *Stuessy & Ruiz 12775a* (CONC). Región V: Pcia. Quillota, Co. Caquis, 15 km al E de Melón 1700-2000 m, 15-XII-1938, *Morrison 16915* (SI). Pcia. Los Andes, cumbre del Cerro El Roble, 2200 m, 30-IV-67, *Garaventa 4361* (SI); Juncal, 15 km antes de Caracoles, ruta a Mendoza, 19-I-1975, *Fasanella 8340* (MERL). Región VI: Pcia. Colchagua, San Fernando, baños del flaco, 14-XII-1937, *Perez Moreau 23314* (BA); km 59, 1300 m, 18-I-1964, *Martcorena & Matthei 761* (CONC). Región Metropolitana: Pcia. Santiago, San Ramón, 2700 m, 5-IV-1959, *Schlegel 2476* (CONC); sobre Río San Francisco, 9 km al S de Pérez Caldera, 1800 m, 12-II-1954, *Constance 3507* (CONC); Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, ladera al NO del estero, sector Qda. Agua Blanca, 2550 m, 29-II-2000, *Arroyo & al. 202079* (CONC). Región VII: Pcia. Curicó, Lago Teno a Paso Vergara, 1300 m, 10-III-1967, *Martcorena & Matthei 937* (CONC); valle del Río Maule, Río Cipreses, Laguna de la Invernada, 1300 m, 18-XII-1990, *Leuenberger 4060* (CONC). Región VIII: Pcia. Biobío, camino a Laguna El Barco, 1300 m, -II-2002, *Mihoc & al. 4590* (CONC); camino Estación Yumbel a Salto del Laja, 29-XII-1946, *Pfister 7132* (CONC). Pcia. Ñuble, Termas de Chillan, lomas sobre la fumarola, 1900 m, 16-I-1945, *Pfister 946* (CONC); Reserva Nacional Ñuble, 2100 m, 15-II-2003, *Mihoc & al. 6921* (CONC). Región IX: Pcia. Malleco, 2 km al NO de Liucura, 1000 m, 24-III-1954, *Constance & Sparre 3577* (CONC); Volcán Lonquimay, 1700 m, 25-III-1954, *Constance & Sparre 3579* (CONC). Región XI: Pcia. Aysén, Chile Chico, 230 m, 12-XII-1954, *Pfister s.n.* (CONC 18487). Región XII: Pcia. Última Esperanza, cerca del Lago Pehoe, Cerro Mirador, 22-II-1986, *Pedersen 14469* (SI); camino al Parque Nacional Torres del Paine, 7,2 km del camino a Co. Guido, cerca del extremo E del Lago Sarmiento, 100 m, 24-XII-1994, *Landrum & Landrum 8410* (CONC).

Material tipo: CHILE. Región VII, Cordillera del Planchón y Portillo, *Née s.n.* (sintipos, MA 476258 imagen!; CONC 29919 foto BCRU!; F 0048105 imagen!; MA 310354 imagen!). *Selinum proliferum* Cav. *Mulinum proliferum* (Cav.) Pers. *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. var. *proliferum* (Cav.) Kuntze. ARGENTINA. Santa Cruz, ex Portu Desiderato, XII-, *Née s.n.* (holotipo, MA 476257 imagen!).

*Mulinum laxum* Phil. CHILE. Región VIII, In Andibus Antuco, -I-1839, *Gay 1513* (holotipo, SGO 000003748 imagen!).

*Mulinum leoninum*. *Mulinum spinosum* var. *leoninum* (Lorentz) Kuntze. *Mulinum spinosum* var. *leoninum* f. *toscae* Kuntze. *Mulinum spinosum* f. *toscae* Kuntze. ARGENTINA. Buenos Aires, Toscahügel Leones am Río Sauce chico, 4-V-1879, *Lorentz s.n.* (holotipo, CORD 2485!).

*Mulinum chillanense* Phil. CHILE. Región VIII, Baños de Chillan y valle de las nieblas, I-1877, *Philippi s.n.* (sintipos, SGO 000003741 imagen!; SGO 000003742 imagen!).

*Mulinum ovalleanum* Phil. CHILE. Región IV, Cerro Huatulame, Río Grande, XI-1890, *Geisse s.n.* (sintipos, SGO 000003752 imagen!; SGO 000003751 imagen!; SGO 000003753 imagen!).

*Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. var. *quinquepartitum* Kuntze. CHILE. Paso Cruz 34°, Cordillera, 1500-2000 m, *Kuntze s.n.* (holotipo, NY 00038521 imagen!).

*Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. var. *triacanthum* (Griseb.) Kuntze f. *minus* Kuntze, *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. var. *minus* (Kuntze) Zech. ARGENTINA. Patagonia 50-3°, 1882/3, *Moreno & Tonini 372* (holotipo, NY 00073905 imagen!).

*Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. var. *trispinescens* Kuntze. ARGENTINA. 34° Paso Cruz, 1600 m, *Moreno & Tonini 371* (sintipos, NY 00038520 imagen!; NY 73906 imagen!).

*Mulinum patagonicum* Gand. *Mulinum gandogeri* Hiroe. ARGENTINA. Santa Cruz, Patagonia, Lago San Martín, 9-I-1909, *Skottsberg 706* (holotipo, LY foto BCRU!; isotipo, SGO 000003754 imagen!).

*Mulinum spinosum* var. *longeinvoluta* Hicken. ARGENTINA. Mendoza: Arroyo Blanco, Río Atuel, *Gerth 58bis* (holotipo, SI!).

SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

***Mulinum triacanthum* Griseb.** ARGENTINA. Catamarca: Dpto. Andalgalá, Andalgalá, 8-III-1916, *Jørgensen 1692* (LIL); Cuesta del Atajo, Cerro de las Capillitas, -I-1874, *Schickendantz 334* (CORD); subida a Minas Capillitas, casi llegando a la hostería Refugio del Minero, 3037 m, 13-II-2013, *Fernández 57* (BCRU); subida al Globo, 8-XII-2010, *Zuloaga 11928* (SI). Dpto. Belén, Cuesta de Belén, 2200 m, 13-II-2013, *Fernández 60* (BCRU); al pie de la cuesta de Randolpho, 3200 m, 23-II-1981, *Cabrera 32468* (SI). Dpto. Tinogasta, Nevados Ojo del Salado, 15-I-1974, *Grau s.n.* (LIL 519837). Jujuy: Dpto. Cochinos, cantera Huancar, cerro 5 km al S de Abra Pampa, 35000 m, 8-XI-1991, *Novara & Charpin 10434* (MCNS). Dpto. Humahuaca, Esquinas Blancas (paradero ferrocarril km 1321), junto a la RN 9, 07-II-1979, *Arenas 947* (SI); Tres Cruces, 21-I-1976, *Cabrera 27458* (SI); Azul Pampa, 3350 m, 15-II-1901, *Claren 11702* (CORD). La Rioja: Dpto. Chilecito, Co. Negro, 3650 m, 10-I-1908, *Salazar 15209* (CORD). Dpto. Famatina, Sierra de Famatina, Cueva de Pérez, 3846 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 816* (BCRU); desde Cueva de Pérez a la Mejicana, 4032 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 818* (BCRU); entre Corrales y Cueva de Pérez, 3800 m, 13-I-1976, *Cabrera & al. 27181* (SI); Ciénaga de Cosme, 19-I-1928, *Castellanos 28/291* (BA); pueblo de Santa Rosa, 3100 m, 14-I-1947, *Hunziker 1884* (SI); Cueva de Medina, 3100 m, 31-III-1949, *Krapovrickas 6184* (CORD); 2 km antes de llegar a la Cueva de Peréz, 3229 m, 09-II-2013, *Fernández 50 y 51* (BCRU); Quebrada del Río Peñon 3000 m, 1-II-1947, *Hunziker 2099* (CORD). Salta: Dpto. Cachi, Aguada de Guanaco, laguna 2 km al S de RN 33 entre Cachipampa y Tin-Tin, 3000-3300 m, 29-XII-1990, *Novara & Osten 10078* (MCNS). Dpto. San Carlos, Cuesta de Isonza, 20 km al S de Piedra del Molino, 3000-3500 m, 1-IV-1990, *Novara & Neumann 9775* (MCNS). Tucumán: Dpto. Tafí del Valle, cumbres Calchaquíes, 3200 m, 30-I-1912, *Rodriguez 293* (SI); Co. Muñoz, 3600 m, 10-I-1979, *Halloy 583* (LIL); Mesada de los Yutos, 16-III-1962, *Krapovrickas 10655* (LIL). BOLIVIA. Cochabamba: Prov. Tapacarí, Viscachani, 2,5 km NNW de Japa K'asa, km 125, 4120 m, 23-III-1995, *Pestalozzi 474* (LPB). La Paz: Prov. Inquisivi, 35 km de Caracollo, Leque Palca, 4 km hacia Cochabamba, 3950 m, 15-I-1995, *Beck 21726* (LPB). Tarija: Prov. Aviles, Puna Patanca, 3800 m, 07-I-1904, *Fiebrig 2601* (SI).

Material tipo: ARGENTINA. Catamarca, in alpinis Vayas altas, Alpes de Belén, -I-1872, *Lorentz 586* (holotipo, GOET 008422 imagen!; isotipos, CORD!; K 000529780 imagen!; SI!).

***Mulinum axilliflorum* Griseb.** ARGENTINA. Catamarca, en altivalles arenosos entre Nacimientos y la Laguna Blanca, 3100 m, -I-1872, *Lorentz 430* (holotipo, GOET 008423 imagen!; isotipos, BA!; CORD!).

***Mulinum ulicinum* Gillies & Hook.** ARGENTINA. Catamarca: Dpto. Belén, Valle del Río Agua Calientes, 4200 m, 23-I-1995, *Martínez Carretero 1122* (MERL). Dpto. Tinogasta, paso San Francisco, *sin col.* (LIL 64433). Jujuy: Dpto. Humahuaca, Mina Aguilar, 4300 m, 12-I-1968, *Constance 3856* (SI); 4400 m, 14-I-1948, *Cabrera 9221* (LP); Co. arriba del molino, 4100 m, 16-I-1953, *Sleumer 3365* (LIL); camino al campamento viejo (camino a la veta), 4400 m, 16-XII-2010, *Calviño & al. 797* (BCRU); arriba de la mina cerca de toma de agua, 4670-4730 m, 4-III-1983, *Hunziker 10605* (SI). Dpto. Rinconada, Campo Lagunilla (camino hacia Aparzo), 4100 m, 7-II-1979, *Gonzalez 22* (LIL). Dpto. Susques, unos kms después del mirador del salar de Jama, 4250 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 793* (BCRU); Abra de Chorrillos, 4500 m, 16-XI-1980, *Cabrera 31775* (SI); Cueva Colorada próximo a Achibarca, 12-III-1927, *Castellanos s.n.* (BA 27-846). Dpto. Tumbaya, Alto del Morado, entre desvío a Tres Morros y Purmamarca, 4200 m, 15-XII-2010, *Calviño & al. 794* (BCRU); arriba de San Antonio (Abra) de Los Pibes, 4250 m, 07-I-1953, *Sleumer 3311* (SI); El Moreno, 3500 m, 3-II-1901, *Fries 840* (CORD); Volcán, II-1920, *Castillón 7188* (LIL). Dpto. Valle Grande, cumbres, 1-III-1940, *Burkart & Troncoso 11811* (SI). La Rioja: La Rioja, *Giacanelli s.n.* (LIL 64434). Dpto. Sarmiento, Quebrada del Río Salado, cercanía al Co. Bonete, 1400 m, 02-III-1950, *Hunziker 4145* (BAB). Mendoza: Dpto. Las Heras, Alto de los Manantiales, 3030 m, 19-II-1965, *Ruiz Leal & Roig 23635* (MERL); 2900-3100 m, 20-II-1965, *Roig 5234* (MERL); 19-II-1965, *Roig 5274* (MERL); Los Vallecitos, 2700 m, 6-I-1951, *Novara*

SISTEMÁTICA DE AZORELLA–MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 2: ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ENTRE ESPECIES DE *MULINUM* DE DIFÍCIL DELIMITACIÓN

---

13400 (MERL). Dpto. Malargüe, Malargüe, entre Ao. Chaguitracó y portezuelo del choique, 16-I-1958, *Ruiz Leal & Roig 18833* (MERL). Dpto. Luján de Cuyo, zona del Co. del Plata, Piedra Grande, 3600-3700 m, 12-I-1960, *Ruiz Leal 21045* (MERL). Dpto. San Carlos, Estancia Yaucha, Pampa de las Osamentas, 3000 m, 18-I-1941, *Ruiz Leal 7182* (MERL). Dpto. Tunuyán, Tunuyán, en la cima de los cerros cercanos al nacimiento del Ao. de las Cuevas, 3200 m, 23-III-1938, *Norman 3126* (MERL); Paso del Portillo, Cuesta de los Afligidos, 29-I-1934, *Ruiz Leal 2034* (MERL); 24-XII-1933, *Ruiz Leal 1855* (MERL). Salta: Dpto. Cafayate, Sierras de Cajón, 4500 m, 6-III-1944, *Rodriguez 1338* (LP). Dpto. Coronel Moldes, Mina Concordia, Gobernación de los Andes, 4500 m, 01-X-1929, *Mintzer 60102* (BAB). Dpto. La Poma, Abra de Acay, RN 40, 4750 m, 23-I-1989, *Arriaga & al. 426* (BA); 4895 m, 18-II-1986, *Varela & Del Castillo 1362* (MCNS); faldeo NO del Abra del Acay, expedición al Lullaillaco, 4200 m, *Bravo s.n.* (LIL 539722); Co. Tuzgle, cabecera del volcán, 4600-4800 m, 4-III-1993, *Nuñez 763* (MCNS). Dpto. Los Andes, camino a Alto de Tocomar, km 181 de la RN 51, 4500 m, 17-XII-2010, *Calviño & al. 798* (BCRU); Abra del Gallo, 4600-4650 m, 4-III-1993, *Nuñez 751* (MCNS); aprox. 30 km al SO de San Antonio de los Cobres en el camino de herradura de Pastos Grandes, 17-XII-1946, *Krapovrickas 32-2* (LIL). San Juan: Dpto. Calingasta, Río Manrique a Portezuelo de Potrerillos, 3000 m, 23-I-1991, *Kiesling 7688* (SI); SO de Barreal, zona de El Mercedario, cordón de la Ramada, 3200 m, 30-XII-2010, *Kiesling 10408* (BCRU); Espinacito, Río de las Leñas, 3600 m, 1-II-1949, *Roig 11949* (MERL); Paso del Espinacito, 2-I-1953, *Castellanos 15501* (LIL); Paso del Espinacito a Los Hornillos, 23-I-1953, *Castellanos s.n.* (LIL 420516). Dpto. Iglesia, Valle del Cura, Co. Conconta, 4000 m, 24-I-1981, *Kiesling 3228* (SI); Cordillera de Colangüil: de Invernadas a la Quebrada del Salto, 15-I-1930, *Perez Moreau 30/147* (BA). Tucumán: Dpto. Tafí del Valle, Co. Santa Isabel, Cumbres Calchaquíes, 4600 m, 19-II-1990, *Ayarda 363* (LIL); Quebrada de Matadero, 4200 m, I-1963, *De la Sota 2725* (LIL). CHILE. Región II: Pcia. El Loa, a 10 km del límite con Argentina, 4430 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 792* (BCRU); Co. Curutú, lado S del Paso de Jama, 4700 m, IV-1997, *Arroyo & al. 97268* (CONC); cerro nevados de Poquis, ladera SO, 4500 m, IV-1997, *Arroyo & al. 97385* (CONC); cordón Ceja Alta, lado SE, 4600 m, -IV-1997, *Arroyo & al. 97290* (CONC); borde sur del Salar de Tara, 4120 m, 18-XII-1996, *Moreira & Muñoz 300* (CONC); cruce entre Paso de Jama y Salar de Tara, 4250 m, 19-XII-1996, *Moreira & Muñoz 318* (CONC).  
Material tipo: ARGENTINA. Mendoza, montañas de Uspallata, *Gillies s.n.* (holotipo, K 000529781 imagen!; isotipos, E 00000044 imagen!; E 00000045 imagen!).  
*Mulinum triacanthum* var. *multiflorum* Hieron. *Mulinum ulicinum* Gillies & Hook. var. *multiflorum* (Hieron.) Zech. ARGENTINA. San Juan, Leoncito, II-1876, *Echegaray s.n.* (holotipo, CORD 6705!).

**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**CAPÍTULO 3: ESTUDIOS FILOGENÉTICOS EN *AZORELLA-MULINUM***

---

**CAPÍTULO 3: ESTUDIOS FILOGENÉTICOS EN *AZORELLA-MULINUM***

## INTRODUCCION

Los estudios filogenéticos realizados hasta ahora en la subfamilia Azorelloideae coinciden en que *Azorella* y *Mulinum* no son grupos monofiléticos tal como están circunscriptos. Chandler & Plunkett (2004), en un estudio sobre la evolución en Apiales utilizando las regiones *matK* y *rbcL* de ADNcp y el gen 26S de ADNnr, encuentran que *Mulinum*, *Azorella* y *Huanaca* están más relacionados filogenéticamente entre sí que con el resto de las azoreloideas, y que si bien *Mulinum* forma un grupo monofilético sólo se encuentran muestreadas tres especies del género, mientras que *Azorella* no forma un grupo monofilético. Publicaciones posteriores basaron sus análisis en regiones del ADNcp solamente. Andersson & al. (2006) utilizaron las regiones *matK*, *rbcL* y *rps16*, sin embargo este estudio no analizó las especies de *Azorella* en su totalidad y *Mulinum* no fue incorporado al trabajo. Nicolas & Plunkett, (2009) realizan un muestreo con varios representantes de *Azorella* y *Mulinum*, sin embargo sólo utilizan las regiones del ADNcp *rpl16* y *trnD-trnL*. Por otro lado, por focalizarse principalmente en estimar relaciones entre familias del orden Apiales, las regiones utilizadas en los distintos trabajos mencionados (Chandler & Plunkett, 2004; Andersson & al., 2006; Nicolas & Plunkett, 2009) no son, en general, las más adecuadas para resolver relaciones interespecíficas. Durante la realización de esta tesis doctoral, se publicó un trabajo (Nicolas & Plunkett, 2012) que estudió la biogeografía del grupo *Azorella-Mulinum* a partir de una filogenia basada en ADN de cloroplasto, aumentando el muestreo de las especies. Este trabajo (Nicolas & Plunkett, 2012) sigue confirmando que ni *Mulinum* ni *Azorella* son géneros monofiléticos, pero la filogenia es sólo a partir del genoma del cloroplasto y de las mismas regiones utilizadas para el orden Apiales (Nicolas & Plunkett, 2009). Por lo tanto, para estimar relaciones filogenéticas en el grupo *Azorella-Mulinum*, y más aún, para plantear posibles recircunscripciones de estos géneros, es importante incorporar datos del genoma nuclear, y combinarlos con regiones no codificantes del ADNcp seleccionadas por poseer niveles de variación óptimos para resolver relaciones interespecíficas a intergenéricas. En base al conocimiento adquirido sobre la biología de estos géneros (Cap. 1-2; Martínez, 1989, 1995), se discutirán posibles recircunscripciones para *Azorella* y *Mulinum*, se identificarán linajes importantes

dentro de los géneros recircunscriptos, y se caracterizarán morfológicamente a todos ellos.

En el capítulo anterior, se plantearon varias hipótesis acerca de la delimitación de especies de difícil identificación a partir de análisis morfométricos. Se propuso que *Mulinum echinus* es parte de la variación morfológica que presenta *M. spinosum* y que *M. leptacanthum* puede tratarse como una especie distinta ya que se diferencia morfológicamente. Por otra parte, *M. triacanthum* se puede diferenciar morfológicamente de *M. ulicinum*, sin embargo, *M. famatinense* no se diferencia morfológicamente de *M. ulicinum* pero planteamos que en base a nuestras observaciones en el campo y a la distribución de las especies, *M. famatinense* es una variedad de *M. triacanthum*. Estas hipótesis podrán ser corroboradas a partir de las filogenias moleculares.

Como ya se discutió en el Capítulo 1, dado que el grupo *Azorella-Mulinum* muestra variadas adaptaciones a ambientes xéricos posiblemente asociadas a ambientes con distinto grado de aridez, resulta interesante estudiar el xeromorfismo desde un punto de vista adaptativo y evolutivo. Por lo que, a partir de las filogenias aquí estimadas, se propone detectar linajes asociados a cambios morfo-anatómicos relacionados con el xeromorfismo. Esto permitirá plantear hipótesis acerca de la evolución de los caracteres morfo-anatómicos en relación a cambios en el ambiente, el clima y características edáficas, y la adquisición de características claves en la diversificación del grupo, que luego serán corroboradas con estudios adicionales a futuro.

En resumen, en este capítulo se propone profundizar los estudios en el grupo *Azorella-Mulinum* mediante estudios filogenéticos moleculares a partir de datos tanto del genoma nuclear como del cloroplasto. Asimismo se plantean los siguientes objetivos específicos:

- corroborar la monofilia de *Mulinum* y *Azorella*.
- discutir posibles recircuncripciones de *Mulinum* y *Azorella*, identificando y caracterizando morfológicamente linajes importantes en los géneros recircunscriptos.
- corroborar las hipótesis planteadas (Cap. 2) sobre la delimitación de *M. spinosum*, *M. echinus*, *M. leptacanthum*, *M. ulicinum*, *M. triacanthum* y *M. famatinense*.

- plantear hipótesis sobre la evolución del xeromorfismo en la subfamilia Azorelloideae.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Selección de especies y marcadores moleculares

Se obtuvieron secuencias nucleotídicas del intrón *rps16* y de los interespaciadores génicos *trnQ-rps16*, *rps16-trnK*<sup>(UUU)</sup> exón 5', *trnG*<sup>(GCC)</sup>-*trnS*<sup>(GCU)</sup> y *rpL32-trnL*<sup>(UAG)</sup> del genoma de cloroplasto (ADNcp) y del espaciador transcrito interno (ITS) de ADN nuclear ribosomal (ADNnr) para un total de 123 ejemplares de Azorelloideae (Apéndice 1). Estos ejemplares incluyen todas las especies de *Mulinum*, 23 de las 26 especies de *Azorella*, al género monotípico *Laretia* y representantes de 15 de los 22 géneros del resto de la subfamilia Azorelloideae. No se pudieron obtener las secuencias de las tres especies de *Azorella* (*A. cuatrecasasii* Mathias & Constance, *A. corymbosa* Pers. y *A. julianii* Mathias & Constance) y de los siete géneros restantes de Azorelloideae (*Dichosciadium* Domin., *Dickinsia* Franch., *Drusa* DC., *Klotzschia* Cham., *Oschatzia* Walp., *Spananthe* Jacq., y *Stilbocarpa* (Hook.f.) Decne. & Planch.), porque resultaron difíciles de extraer pese a distintos tratamientos y repetidos intentos de amplificar su ADN genómico (por ejemplo, pruebas utilizando distintas concentraciones de MgCl<sub>2</sub>, aumento de la concentración de Taq, distintas T° de hibridación, distintas diluciones del ADN genómico) o porque no fue posible conseguir material dado que estos géneros crecen África, Asia y Oceanía. Para las regiones de ADNcp se obtuvieron en total 103 secuencias (101 secuencias intrón *rps16*, 80 *trnQ-rps16*, 96 *rps16-trnK*, 77 *trnG-trnS* y 87 *rpL32-trnL*), mientras que para la región ITS de ADNnr se obtuvieron en total 123 secuencias. Todos los árboles filogenéticos fueron enraizados con *Diposis patagonica* Skottsbo., que es el género hermano a los restantes miembros de Azorelloideae (Nicolas & Plunkett, 2009).

Las regiones consideradas en este estudio fueron seleccionadas por poseer niveles de variación adecuados para resolver relaciones interespecíficas en otras subfamilias de Apiaceae (Calviño & Downie, 2007; Calviño & al., 2008b; Calviño & al., 2010) y en base a estudios piloto llevados a cabo en cinco especies de *Mulinum* (*M. albovaginatum*, *M. echegarayi*, *M. echinus*, *M. spinosum* y *M. ulicinum*), *Laretia*

*acaulis*, *Huanaca andina* Phil. y *Diposis patagonica*. Este muestreo fue representativo de la variación dentro de *Mulinum*, pero también incluye representantes de otros géneros que pertenecen a los tres grandes linajes de la subfamilia (Nicolas & Plunkett, 2009). En total, se probaron siete regiones del cloroplasto (*trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*, *trnG-trnS*, *rpL32-trnL*, *trnT<sup>(UGU)</sup>-trnL<sup>(UAA)</sup>* y *ndhC-trnV<sup>(UAC)x2</sup>*) y en base a los resultados de su caracterización molecular (Tabla 1) se seleccionaron las cinco regiones del genoma del cloroplasto ya mencionadas por ser aquellas con mayor número de caracteres parsimoniosamente informativos (PICs) y porque ninguna de estas regiones demostró gran dificultad para ser amplificadas y/o secuenciadas, con lo cual mostraron la mejor relación costo/beneficio. La región *ndhC-trnV* no fue seleccionada ya que posee sólo unos pocos PICs más que las regiones *rps16-trnK* y el intrón *rps16* pero es mucho más difícil de amplificar que las otras regiones. La región *trnT-trnL* no fue seleccionada por ser la que presentaba menor cantidad de PICs. Además, las regiones *trnQ-rps16*, *rps16-trnK* y el intrón *rps16* ya fueron utilizadas en estudios moleculares de las otras subfamilias de Apiaceae (Calviño & Downie 2007, Magee & al., 2010) y por tanto contribuirán a un análisis global de la familia.

Además se amplificó la región ITS de ADNnr el cual incluye dos regiones no codificantes (ITS1 e ITS2) y que rodean al gen 5.8S (Yokota & al., 1989). También se probaron los siguientes genes nucleares: *NIA* (nitrate reductase) siguiendo el protocolo descrito en Duputié & al. 2011; *GBSSI* (Granule Bound Starch Synthase) siguiendo el protocolo descrito en Evans & al. (2000); *Pistillata*, siguiendo el protocolo descrito en Bailey & Doyle (1999) y Bailey & al. (2002); *Leafy* siguiendo el protocolo descrito en Baum & al. (2005) y *GPDH* (Glycerol-3-phosphate dehydrogenase) siguiendo el protocolo descrito en Olsen & Schaal (1999). Sin embargo, ninguno de estos genes nucleares de baja copia pudieron amplificarse pese a probar distintos tratamientos y condiciones.

### **Obtención de secuencias de ADN**

El material vegetal utilizado para la extracción de ADN fue obtenido a partir de ejemplares depositados en los herbarios de BA, BAB, BCRU, CANB, CONC, IBODA, LPB, MO, MERL, SI, UC, y/o de material conservado en sílica gel a partir de nuestras colecciones a campo (Apéndice 1). Para la mayoría de los ejemplares,

**Tabla 1.** Características de las secuencias de los estudios piloto realizados en 7 regiones del cloroplasto, separadamente y combinadas, examinadas en 5 ejemplares de *Mulinum*, 1 de *Laretia*, 1 de *Huanaca* y 1 de *Diposis*. Con asterisco (\*) se señalan las cinco regiones utilizadas en esta tesis. <sup>a</sup> Suma del número de sustituciones nucleotídicas parsimoniosamente informativas y el número de gaps parsimoniosamente informativos.

Características de las secuencias	<i>trnG-trnS</i> *	<i>rpL32-trnL</i> *	<i>ndhC-trnV</i>	<i>trnQ-rps16</i> *	<i>rps16-trnK</i> *	Intrón <i>rps16</i> *	<i>trnT-trnL</i>	Todas las regiones
Variación en longitud (rango en bp)	1479-1575	938-1027	752-1166	1363-1851	846-1041	894-906	741-815	7527-8103
Número de posiciones alineadas	1669	1120	1257	1902	1209	962	903	9022
Número de posiciones eliminadas	143	228	156	576	342	72	177	1694
Número de posiciones no variables	1335	759	952	1092	741	821	662	6362
Número de posiciones autapomórficas	172	115	135	202	117	60	59	860
Número de posiciones parsimoniosamente informativas	19	18	14	32	9	9	5	106
Número de gaps alineados sin ambigüedad	43	37	31	62	46	23	30	272
Número de gaps alineados sin ambigüedad, parsimoniosamente informativos	6	3	2	7	4	2	3	27
Máxima divergencia entre las secuencias (en %)								
En todos los taxones incluidos	11,1	10,5	10,8	12,7	13,3	6,2	7,5	10,6
En <i>Mulinum</i>	0,3	2,1	0,1	3,42	1,3	1	0,4	0,97
Número total de caracteres parsimoniosamente informativos <sup>a</sup>	25	21	16	39	13	11	8	133

el ADN genómico total se extrajo a partir de 20 mg de hojas secas utilizando el kit Wizard SV Genomic DNA Purification System (Promega, Wisconsin, Estados Unidos de América (USA)). Para algunos ejemplares, la extracción con este kit no fue eficiente, por lo que se utilizó el kit Purelink Plant Total DNA Purification (Invitrogen, California, USA). Las regiones fueron amplificadas mediante la reacción en cadena de la Taq polimerasa (PCR) utilizando los primers específicos que se detallan en la Tabla 2. Para facilitar la amplificación de algunas regiones se diseñaron primers internos específicos para Azorelloideae. Sólo el intrón *rps16* y el interespaciador génico *trnQ-rps16* requirieron el uso de primers internos para su amplificación (Tabla 2).

Cada reacción de PCR, sobre un volumen total de 25  $\mu$ L, contenía: 14,85  $\mu$ L de agua purificada estéril, 2,5  $\mu$ L de buffer de reacción de Taq Polimerasa 10X, 4  $\mu$ L de dNTPs 1,25 mM, 1,4  $\mu$ L de MgCl<sub>2</sub> 50 mM, 0,5  $\mu$ L de cada primer 20  $\mu$ M, 1,25 unidades de Taq Polimerasa, y 1  $\mu$ L de ADN genómico total. Para la amplificación de la región *trnG-trnS* se utilizó 0,75  $\mu$ L de MgCl<sub>2</sub> 50 mM. En algunas muestras, la amplificación óptima se logró diluyendo el ADN genómico total en 1:10 o en pocos casos en 1:20 y en otras muestras además se logró agregando 5-10 unidades de Taq polimerasa. Los ciclos de PCR utilizados fueron los siguientes: etapa inicial de desnaturalización de 30 seg. a 94°C, luego 35 ciclos de: (1) 1 min a 94°C para desnaturalizar las cadenas de ADN, (2) 1 min a 53°C para las regiones *trnQ-rps16*, *rps16-trnK*, *rpl32-trnL* y para el intrón *rps16* o 1 min a 50°C para el par de primers *rps16-5'C-F/Azo-rps16in-R* de la región interna del intrón *rps16*, para que los primers se hibriden a su secuencia complementaria en las cadenas molde de ADN, (3) 1 min a 72°C para la elongación de las nuevas cadenas. La reacción se terminó con un período de extensión final de 10 min a 72°C. Para la amplificación de la región *trnG-trnS* se siguió el protocolo 1 descrito en Shaw & al. 2005. Cada conjunto de reacciones fue analizada incluyendo controles positivos y negativos (sin ADN). Para evaluar el éxito de las amplificaciones, se tomaron 3  $\mu$ L de cada producto de PCR y se sometieron a una electroforesis horizontal en geles de agarosa al 1 % <sup>m/v</sup> teñidos con Sybr Safe (Invitrogen, California, USA) durante 20 min a 80-100 V. La presencia de bandas fue visualizada en transiluminador bajo luz azul, y fotografiada para su documentación.

La región ITS fue amplificada de la misma manera que las regiones del cloroplasto, pero para el cóctel se utilizó 0,75 µL de MgCl<sub>2</sub> 50 mM, y se adicionó 1,25 µL de dimetilsulfóxido (DMSO) 5% v/v. Los ciclos de PCR fueron como los de cloroplasto pero siempre con una temperatura de hibridación de 53°C.

Los productos amplificados fueron secuenciados por la compañía Macrogen Inc. (Seúl, Corea del Sur) utilizando un secuenciador capilar de ADN ABI 23 3730XL (Applied Biosystems, Foster City, California, USA). En la mayoría de los casos, se secuenciaron ambas hebras de ADN para determinar las bases nucleotídicas sin ambigüedad. Todas las secuencias fueron depositadas en GenBank (Apéndice 1).

**Tabla 2.** Regiones de ADN analizadas y secuencias nucleotídicas de los primers utilizados para su amplificación y/o secuenciación. Para cada región el orden de los primers se presenta según su ubicación en la región correspondiente de 5' a 3'.

Región	Nombre del primer	Secuencia de 5' a 3'	Referencia
trnQ/rps16	trnQ-F	CCCGCTATTCGGAGGTTCTGA	Calviño & Downie (2007)
	Azo-trnQ-1F	AGGAGCAAGGGCTTAATCTGGACT	
	Azo-trnQ-R	CTGGGAATGCTGAATCAGAAC	Específico para Azorelloideae
	Azo-trnQ-2F	CAGAGACTGTTGTTTCAGTC	Específico para Azorelloideae
Intrón rps16	Azo-trnQ-1R	AKAGGGGAAGATTTGGGTAC	Específico para Azorelloideae
	rps16-5'-1R	ATCGTGTCTTCAAGTCGCA	Calviño & Downie (2007)
	rps16-5'C-F	TTTGAAACGATGTGGTAGA	Calviño & al. (2006)
	rps16inC-F	TAAGAAGCACCGAAGTAATGTC	Calviño & al. (2006)
	Azo-rps16in-R	GAAGAGCGTTTCCTTGTTTC	Específico para Azorelloideae
rps16/trnK	rps16-3'C-R	ACCCACGTTGCGAAGAT	Calviño & al. (2006)
	rps16-3' 1-F	TTCCTTGAAAAGGGCGCTCA	Shaw & al. (2007)
trnG/trnS	trnK-R	TACTCTACCGTTGAGTTAGC	Shaw & al. (2007)
	trnG (UUC)-F	GAATCGAACCCGCATCGTTAG	Shaw & al. (2007)
rpL32/trnL	trnS (GCU)-R	AACTCGTACAACGGATTAGCAATC	Shaw & al. (2007)
	rpL32-F	CAGTTCCAAAAAACGTACTTC	Shaw & al. (2007)
ITS	trnL (UAG)-R	CTGCTTCCTAAGAGCAGCGT	Shaw & al. (2007)
	18S-F-1830	AACAAGGTTTCCGTAGGTGA	Calviño & al. (2008b)
	26S-R-40	TCCTCCGCTTATTGATATGC	Calviño & al. (2008b)

### Comparación de las secuencias y análisis filogenéticos

La edición, ensamblaje y alineación de las secuencias para la construcción de las matrices de datos se realizó manualmente mediante el programa Bioedit v.6.0.7 (Hall, 1999). Los gaps fueron ubicados de forma tal de minimizar diferencias entre los nucleótidos. La codificación de gaps se hizo siguiendo a Downie & Katz-Downie (1999) y Calviño & al. (2006). Los gaps de igual longitud que se presentaron en más de una secuencia, en la misma ubicación, y que no se podían interpretar como diferentes eventos de duplicación o inserción, fueron codificados con el mismo estado del carácter (presencia/ausencia). En varios sectores de los alineamientos, la codificación de los gaps fue problemática por la presencia de homopolímeros o duplicaciones indirectas de elementos adyacentes. Estos gaps no se codificaron y estas partes ambiguas de los alineamientos se excluyeron de los análisis filogenéticos.

Aquellos sectores de los alineamientos en los que no fue posible obtener la lectura completa de la secuencia, se codificaron como datos faltantes. En total, los datos faltantes representan el 1,1% de la matriz de ITS, y el 20% de la matriz de ADNcp. Veinte de las 123 muestras de ADN genómico que pudieron amplificarse para la región ITS, no lograron ser amplificadas para las regiones de cloroplasto. En total, estas secuencias faltantes representan el 16,26% de la matriz entera de ADNcp.

La determinación del inicio y el fin de las regiones no codificantes se realizó mediante la comparación de las regiones codificantes que las limitan, con aquellas obtenidas previamente para otros miembros de Apiaceae (Calviño & Downie 2007; Calviño & al., 2006, 2010). Esas determinaciones en Apiaceae, a su vez, habían sido inferidas por comparación con los genomas de ADNcp de tabaco (Shinozaki & al., 1986) y de ADNnr de *Daucus carota* (Yokota & al., 1989). La caracterización molecular de las regiones estudiadas, se realizó con los programas BioEdit versión 6.0.7 (Hall, 1999) y PAUP\* versión 4.0b10 (Swofford, 2002). Para calcular el porcentaje de divergencia entre pares de secuencias nucleotídicas, se utilizó el método de distancia sin corrección entre pares de posiciones nucleotídicas implementado en PAUP\* (“uncorrected pairwise distance”).

A partir de las secuencias nucleotídicas obtenidas se construyó una matriz de datos de la región ITS (123 ejemplares), y otra matriz que incluye las cinco regiones de

cloroplasto (103 ejemplares). Para cada una de estas matrices, también se construyó una matriz binaria (presencia/ausencia) para incorporar información de las inserciones y deleciones (indels). En cada caso, se analizó el aporte de los indels como fuentes adicionales de caracteres filogenéticamente informativos realizando los análisis con y sin ellos. Dado que para algunos ejemplares, sólo se disponía de secuencias de ITS, para la matriz de datos combinada (ADNcp más ADNnr) estos ejemplares fueron eliminados, excepto en aquellos casos en los que se quería tener representados al menos 2 ejemplares de cada especie (análisis de evidencia total: 113 ejemplares).

Las matrices de datos (con y sin sus indels correspondientes) fueron analizadas por separado y juntas (análisis de evidencia total) utilizando el método de máxima parsimonia (MP) con el programa PAUP\*. En todos los casos se realizaron búsquedas heurísticas a partir de 1000 réplicas, con la incorporación secuencial aleatoria de taxones, y posterior rearrreglo o intercambio de ramas con el algoritmo “tree-bisection-reconnection” (TBR) y guardando no más de cinco árboles por cada réplica. Estos árboles fueron posteriormente usados como árboles iniciales para realizar más rearrreglos de ramas con el algoritmo TBR. Se fijó al número máximo de árboles guardados en 20,000, y se permitió que se realice rearrreglo de ramas sobre todos ellos hasta terminar. El consenso estricto de estos 20,000 árboles de longitud mínima se utilizó como una restricción topológica en otra ronda de 1000 réplicas con secuencias agregadas al azar, en la cual se guardaron sólo aquellos árboles que no se ajustaban al árbol de la restricción. No se encontraron árboles de igual o menor longitud con una topología que contradiga al árbol de la restricción, lo que sugiere que el árbol de consenso estricto resume adecuadamente la evidencia disponible, aunque el número exacto de árboles con esa longitud no puede conocerse. Los valores de bootstrap (MPBS, Felsenstein, 1985) se calcularon a partir de 10,000 réplicas, usando la opción de búsqueda de árboles “faststep” donde en cada réplica se agregan los taxa al azar pero no se realiza intercambio entre ramas. Se registraron sólo aquellos valores compatibles con el árbol de consenso por mayoría del 50%. Para examinar el grado de conflicto entre los datos de las regiones del cloroplasto e ITS, se realizó el test ILD de Farris & al. (incongruence length difference test; 1995), utilizando el test de homogeneidad de particiones implementado por el programa PAUP\*. Este test se

llevó a cabo con un análisis de 100 réplicas, usando la opción de búsqueda heurística con la incorporación simple de los taxa, y el posterior rearrreglo de ramas con el algoritmo TBR. Sin embargo, se ha argumentado que cuando los caracteres de dos matrices de datos evolucionan a tasas muy distintas (y por lo tanto, las matrices pueden tener diferentes cantidades de ruido), el test puede sugerir heterogeneidad significativa entre las particiones a pesar de que las matrices estimen filogenias con topologías similares (Dolphin & al., 2000). Como las tasas de divergencia de las regiones de ADNcp e ITS son distintas (Tabla 3), podemos pensar que afecten en ese sentido los resultados del test ILD, como se vio para otros grupos (Calviño & al., 2008b; Padín & al., 2014). Por lo tanto, para analizar el conflicto entre genomas, se evaluó si el conflicto estaba bien soportado (*e.g.* >78% BS y >98% PP) a través de las topologías, como se describe en Mason-Gamer & Kellogg (1996) y Seelanan & al. (1997).

Las matrices de datos también fueron analizadas (con y sin sus indels correspondientes), por separado y juntas con los métodos de inferencia bayesiana (IB) y de máxima verosimilitud (ML), para los cuales se utilizaron los programas MrBayes 3.2.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) y RAxML 8.0.9 (Stamatakis, 2014), respectivamente. Estos análisis fueron realizados a través del servidor online CIPRES (“Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research”, Miller & al., 2012) por la alta demanda computacional que exigieron. Previo a los análisis de IB y ML, se utilizó el programa MrModelTest 2.3 (Nylander, 2004) para seleccionar un modelo de evolución de las sustituciones nucleotídicas que mejor se ajuste a los datos, según el estimador AIC (Akaike Information Criterion, Posada & Buckley, 2004), para cada una de las particiones (*e.g.* ITS y cada una de las cinco regiones no codificantes de cloroplasto). Los mejores modelos seleccionados fueron GTR+G (distribución gamma) para las particiones de *trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK* y *rpL32-trnL*, y GTR+I+G (distribución gamma inversa) para *trnG-trnS* e ITS. En los análisis de ML, para estas últimas dos regiones se utilizó el modelo GTR+G como en las restantes, siguiendo la recomendación de Stamatakis (2014: 52) que critica el uso del modelo GTR+I+G, particularmente en su programa RAxML. Para la partición de indels, se utilizó un modelo evolutivo binario, asumiendo una tasa de variación con distribución

gamma a través de los sitios, y especificando que los caracteres codificados son todos variables para calcular la probabilidad de los datos correctamente (Ronquist & al., 2011; Stamatakis, 2014). A su vez, para la matriz de ADNcp y para el análisis de evidencia total se permitió que la tasa de mutación global varíe entre particiones.

Para los análisis de IB, para cada matriz de datos, se realizaron cuatro corridas independientes con 4 cadenas cada una, a partir de árboles construidos al azar y por 10 millones de generaciones. En algunos casos los análisis se detuvieron antes cuando la desviación estándar promedio de las frecuencias de cada bipartición de la filogenia entre corridas fue menor al 0,01, usando un “burn-in” relativo del 25%, ya que esto indicaría convergencia en la topología entre corridas. La topología de los árboles y la longitud de las ramas fueron guardados cada 100 generaciones. Para determinar si se alcanzó el estado estacionario en cada corrida, se examinaron gráficamente los valores de verosimilitud de cada árbol en función de las generaciones utilizando el programa Tracer version 1.4.0 (Rambaut & Drummond, 2007). Además, se utilizaron los comandos “sump” y “sumt” de MrBayes para resumir y comparar las muestras de cada corrida. Se exploró nuevamente la convergencia al estado estacionario para cada corrida a través del factor potencial de reducción de escala (PSRF) para todos los parámetros en el modelo. En todos los casos, se descartó como “burn-in” el primer 25% de los árboles (a no ser que de las inspecciones de convergencia se evidenciara que todavía en ese punto no se hubiera alcanzado el estado estacionario), y los valores de probabilidad posterior (PP, expresado como porcentaje) para cada bipartición de la filogenia, fueron determinados a partir de los árboles restantes. Para la matriz de datos de evidencia total (ADNcp y ADNnr con indels), dado que la desviación estándar promedio de las frecuencias de cada bipartición de la filogenia entre corridas no alcanzó el valor 0,01 al completar las 10 millones de generaciones, se exploró la convergencia al estado estacionario para los valores de PP de los 9 clados que resultaron más variables. Los valores de PP a través de las generaciones se exploraron de forma acumulativa y por ventanas consecutivas de 2 millones de generaciones cada una (comandos “cumulative” y “slide” respectivamente del programa AWTY; este programa online no pudo utilizarse ya que los archivos no lograron subirse por su excesivo tamaño).

**Tabla 3.** Características de las secuencias nucleotídicas de cinco regiones del cloroplasto y de la región ITS de ADNnr para 103 y 123 secuencias de Azorelloideae, respectivamente. <sup>a</sup> Suma del número de sustituciones nucleotídicas parsimoniosamente informativas y el número de gaps parsimoniosamente informativos. <sup>b</sup> Secuencias parciales, faltan 43 pares de bases (pb) del extremo 5'. <sup>c</sup> Secuencias parciales, faltan 4 pb del extremo 5'.

Características de las secuencias	<i>trnQ-rps16</i> <sup>b</sup>	Intrón <i>rps16</i>	<i>rps16-trnK</i>	<i>trnG-trnS</i> <sup>c</sup>	<i>rpL32-trnL</i>	ITS
Variación en longitud (rango en pb)	498-1892	859-979	632-1074	1422-1836	872-1024	624-836
Número de posiciones alineadas	1971	1052	1185	1846	1325	967
Número de posiciones eliminadas	323	171	350	338	416	157
Número de posiciones no variables	1136	618	512	1075	566	394
Número de posiciones autapomórficas	159	57	124	121	128	68
Número de posiciones parsimoniosamente informativas	353	206	199	312	215	348
Número de gaps alineados sin ambigüedad	44	35	34	35	35	58
Número de gaps alineados sin ambigüedad, parsimoniosamente informativos	30	24	21	20	21	46
Máxima divergencia entre las secuencias (en %)						
En todos los taxones incluidos	20,54	13,22	18,76	14,60	19,49	27,19
En <i>Mulinum</i>	2,67	2,05	3,72	1,81	2,74	4,96
Número total de caracteres parsimoniosamente informativos <sup>a</sup>	383	230	220	332	236	394

El análisis acumulativo sería equivalente a analizar los valores de PP deteniendo el análisis cada dos millones de generaciones. En cambio, el análisis por ventanas consecutivas permite evaluar si hay variaciones en los valores de PP en muestras de árboles que no se superponen. De esta manera, se corroboró de una forma más exhaustiva la convergencia de las topologías.

Para los análisis de máxima verosimilitud, se utilizó el algoritmo de búsqueda “rapid BS” de RAxML, que busca al árbol de ML y calcula los valores de bootstrap en una sola corrida. Los valores de bootstrap (MLBS) se calcularon a partir de 1000 réplicas y se registraron solo aquellos valores compatibles con el árbol de consenso por mayoría del 50%.

## RESULTADOS

### Comparación de secuencias de ADN de cloroplasto (ADNcp) y análisis filogenéticos

Las características moleculares de cada una de las regiones se presentan en la Tabla 3. De las cinco regiones del cloroplasto analizadas, el tamaño del espaciador intergénico *trnQ-rps16* fue el mayor en *Azorella pedunculata* 442 (1892 pb), y también fue el menor en tamaño en *Bowlesia tropaeolifolia* 33 (498 pb). El resto de las regiones variaron en tamaño entre 632 pb (*rps16-trnK*) a 1836 pb (*trnG-trnS*). Para cada región, el rango en longitud fue relativamente grande, dando cuenta de la importancia de los indels en el grupo. El alineamiento de todas las regiones resultó en una matriz de 7379 posiciones, de las cuales 1598 posiciones fueron excluidas del análisis debido a la ambigüedad de los alineamientos. De las restantes 5781 posiciones alineadas, 1285 fueron sustituciones nucleotídicas parsimoniosamente informativas. Además, se alinearon 183 gaps sin ambigüedad, de los cuales 116 fueron parsimoniosamente informativos. La región *trnQ-rps16* fue la que mostró mayor número de gaps informativos (30), aunque las restantes regiones también tienen una gran cantidad (20-24). La longitud de los gaps informativos varía desde 1 a 1312 pb. Los indels de mayor longitud se encuentran en la región *trnQ-rps16* y corresponden a grandes deleciones en *Azorella monantha* (1312 pb) y en todas las secuencias de *Asteriscium* (526 pb), *Gymnophyton* (402 pb y 526 pb) y *Bowlesia* (488

pb y 884 pb). La región *trnQ-rps16* del genoma del cloroplasto resultó aquella con mayor número de caracteres parsimoniosamente informativos, tanto de posiciones nucleotídicas como de gaps (Tabla 3). La divergencia máxima estimada dentro de *Mulinum* es mucho menor que la divergencia entre todos los taxones incluidos, pero presenta variación entre las secuencias del género. El interespaaciador génico *trnQ-rps16* presenta los mayores niveles de divergencia de las secuencias entre todos los taxones, con un máximo de divergencia de 20,54% (entre *Azorella madreporica* 46 y *Bowlesia incana* 224), mientras que la región *rps16-trnK* presenta los mayores niveles de divergencia dentro de *Mulinum* (3,72% entre *M. hallei* 289 y *M. spinosum* 292; Tabla 3). La divergencia máxima estimada dentro del grupo *Mulinum triacanthum* a *Azorella spinosa* (0,64%) es mucho menor que la estimada en el resto de los grupos (*M. microphyllum* a *A. biloba* 248: 2,26%; *A. trifurcata* a *A. lycopodioides*: 1,67%).

El análisis de MP de las 5781 posiciones nucleotídicas alineadas sin ambigüedad para todas las regiones del cloroplasto más los 116 indels parsimoniosamente informativos, resultó en el límite máximo de árboles preestablecido (20,000 árboles), con 2996 pasos cada uno (índice de consistencia, CI = 0,78 y 0,72 con y sin tener en cuenta los caracteres no informativos, respectivamente; índice de retención, RI = 0,93). Las relaciones resumidas en el consenso estricto de los árboles inferidos fueron compatibles con las estimadas a partir de los análisis de IB y de ML (Fig. 1). Al repetir el análisis de MP sin la incorporación de los indels, se obtuvo el límite máximo de árboles preestablecido (20,000 árboles), con 2846 pasos cada uno (índice de consistencia, CI = 0,73 y 0,66 con y sin tener en cuenta los caracteres no informativos; índice de retención, RI = 0,90). La topología del árbol de consenso estricto obtenido a partir del análisis sin indels está algo menos resuelto que cuando se incluyeron los indels (no se muestra) en el clado de *M. triacanthum* a *M. spinosum* 298 (Fig. 1). Los valores de bootstrap de la mayoría de los clados aumentan con la incorporación de indels. Por ejemplo, en el grupo de *M. triacanthum* a *A. lycopodioides* (92% vs 86% MPBS con y sin indels, respectivamente -para todos los casos de acá en adelante-), en *M. microphyllum* a *M. hallei* (94% vs 84% MPBS) y en los ejemplares de *M. hallei* (95% vs 80% MPBS). Sólo en tres clados, los valores de bootstrap disminuyeron al incorporar información de indels: *Mulinum microphyllum* a

*Azorella biloba* (55% vs. 60% MPBS), *Azorella trifurcata* a *A. selago* (57% vs. 62% MPBS) y *A. filamentosa* a *A. fuegiana* (52% vs. 62% MPBS).

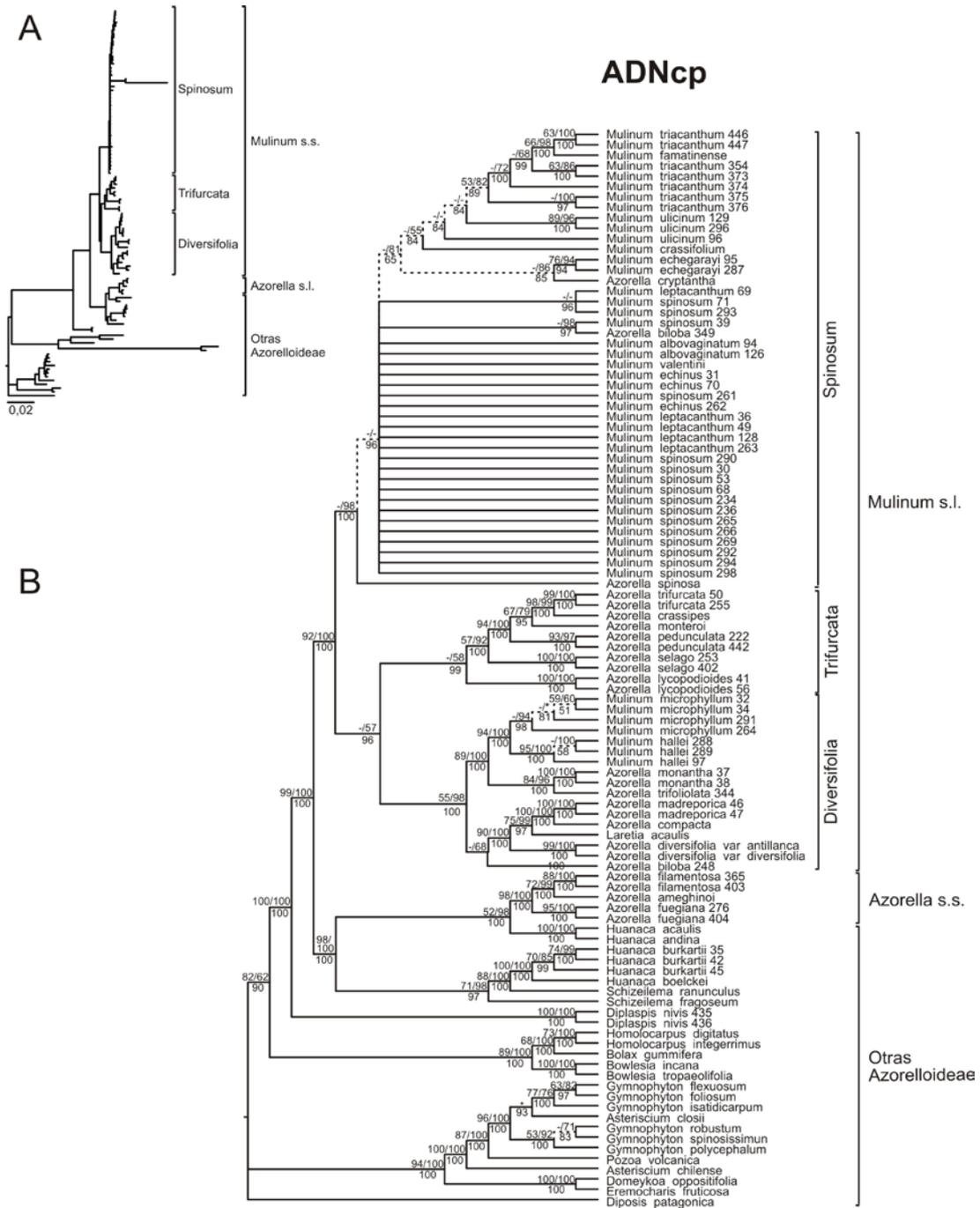
Los cuatro análisis Bayesianos independientes se detuvieron luego de 1,7 millones de generaciones cuando la desviación estándar promedio de las frecuencias de cada bipartición de la filogenia entre corridas fue menor al 0,01. Los primeros 4250 árboles de cada corrida (25% del total) se descartaron como “burn-in” dado que después de las 425 mil generaciones los valores de todos los parámetros se mantuvieron estables dentro y entre corridas, indicando que las cadenas habían llegado a la estacionalidad. Por otro lado, el PSRF también alcanzó el valor de 1 para todos los parámetros, también corroborando la convergencia al estado estacionario para todas las corridas. El árbol de consenso de mayoría del 50% y el largo de las ramas fue calculado a partir de los 51,000 árboles restantes (Fig. 1). Al realizar el análisis de la matriz de datos sin la incorporación de los indels, la convergencia se alcanzó luego de 1,82 millones de generaciones, se descartaron los primeros 4550 árboles de cada corrida (25% del total), y el árbol de consenso de la mayoría fue calculado a partir de los 54,600 árboles restantes. La topología del árbol de consenso de mayoría del 50% difiere de aquel obtenido con indels en la posición filogenética del clado de *M. microphyllum* a *A. biloba* 248, siendo en el análisis sin indels hermano de *M. triacanthum* a *A. spinosa*, y *A. lycopodioides* hermana de *M. triacanthum* a *A. selago*. Los valores de PP aumentaron con la incorporación de indels, especialmente en el grupo de *M. triacanthum* a *A. cryptantha* (65% vs 58%); el único clado en el que disminuyó el valor de PP es el que incluye *M. triacanthum* a *Bowlesia tropaelifolia* (90% vs 97%).

Los árboles inferidos a partir del análisis de ML con y sin indels, difieren en la posición filogenética del clado de *M. microphyllum* a *A. biloba* 248, siendo en el análisis sin indels hermano de *M. triacanthum* a *A. spinosa*, y *A. lycopodioides* hermana de *M. triacanthum* a *A. selago*.

Las filogenias estimadas utilizando los métodos de máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (ML) e inferencia Bayesiana (IB) a partir de las regiones *trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*, *trnG-trnS*, *rpL32-trnL*, *trnT<sup>(UGU)</sup>-trnL<sup>(UAA)</sup>* y *ndhC-trnV<sup>(UAC)x2</sup>* de ADNcp incluyendo indels son, en general, congruentes unas con otras. Los árboles de MP e IB muestran varias politomías, mientras que el árbol de ML es

completamente dicotómico (aunque muchos de sus nodos muestran valores de soporte muy bajos y esos son los nodos que colapsan en los árboles de consenso de MP e IB). En la Figura 1, se muestran las ramas que colapsan o las relaciones que difieren (con líneas punteadas y asteriscos, respectivamente) en los análisis de MP y/o ML respecto de la IB. En todos los árboles derivados a partir de ADNcp, *Mulinum* no forma un grupo monofilético, y se encuentra más emparentado con *Azorella* y con *Laretia* que con el resto de las azoreloideas. *Azorella* tampoco es monofilético; la mayoría de sus especies son filogenéticamente más afines a *Mulinum* y *Laretia*, y otras, a *Huanaca* y *Schizeilema*. Todas las especies de *Mulinum* excepto dos forman un clado (*M. triacanthum* a *A. spinosa*, Fig. 1) que también incluye a *Azorella cryptantha* y *A. spinosa*, y que aquí designamos como grupo Spinosum. Este grupo tiene soporte alto para los análisis de ML e IB (<50% MPBS, 98% MLBS, 100% PP), pero las relaciones entre las especies, en general, no están resueltas. La inclusión de *A. biloba* 349 en este clado es con alta probabilidad una contaminación (ver abajo Contaminación de secuencias de ADN en análisis filogenéticos), por lo que no se considerará para la discusión taxonómica. Los ejemplares de *M. triacanthum* y de *M. famatinense* forman un clado, aunque con valores de soporte bajos (53% MPBS, 82% MLBS, 89% PP; Fig. 1), mientras que los ejemplares de *M. ulicinum* forman otro clado (89% MPBS, 96% MLBS, 100% PP; Fig. 1). Las relaciones filogenéticas entre *M. spinosum*, *M. echinus* y *M. leptacanthum* no logran resolverse. Las ramas que soportan las relaciones entre estas especies, incluso en el grupo Spinosum, son extremadamente cortas en comparación con las ramas que sustentan las relaciones entre especies dentro de los otros linajes (Fig. 1A). Las dos especies de *Mulinum* que no están en el grupo Spinosum son *M. microphyllum* y *M. hallei*, y forman un clado junto con *Azorella monantha*, *A. trifoliolata*, *A. madreporica*, *A. compacta*, *Laretia acaulis*, *A. diversifolia* y *A. biloba* 248, que aquí llamamos grupo Diversifolia (55% MPBS, 98% MLBS, 100% PP; Fig. 1). En este grupo pueden reconocerse dos clados hermanos con elevados valores de soporte, uno conformado por *M. microphyllum*, *M. hallei*, *A. monantha* y *A. trifoliolata* (89% MPBS, 100% MLBS, 100% PP; Fig. 1), y otro conformado por *A. madreporica*, *A. compacta*, *Laretia acaulis*, *A. diversifolia* y *A. biloba* 248 (<50% MPBS, 68% MLBS, 100% PP; Fig. 1). El grupo Diversifolia es

hermano a un grupo que aquí designamos grupo Trifurcata, y está compuesto por



**Figura 1.** Árbol de consenso de mayoría del 50% para los 51,000 árboles derivados del análisis bayesiano a partir de las cinco regiones de ADN de cloroplasto analizadas (*trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*, *trnG-trnS*, *rpL32-trnL*), incluyendo los indels. **A.** Árbol que muestra la longitud de las ramas de forma proporcional al promedio de las sustituciones nucleotídicas por sitio. **B.** Árbol que muestra los patrones topológicos de las relaciones. Los números sobre las

ramas corresponden a los valores de bootstrap MPBS y MLBS (derecha e izquierda, respectivamente), mientras que los números bajo las ramas corresponden a los valores de probabilidad posterior bayesiana (PP, expresados en porcentaje); los valores <50% no se muestran. Las líneas de puntos representan nodos que han colapsado en el consenso estricto del análisis de MP, mientras que el asterisco (\*) muestra las diferencias de posición entre los análisis de MP, IB y ML. Los nombres en los corchetes (excepto “Otras Azorelloideae”) designan grupos informales reconocidos a partir de este estudio y que se discuten en el texto.

*A. trifurcata*, *A. crassipes*, *A. monteroi*, *A. pedunculata*, *A. selago* y *A. lycopodioides*. El clado formado por los grupos Diversifolia y Trifurcata, sin embargo, está soportado sólo por los análisis con indels (<50% MPBS, 57% MLBS, 96% PP; Fig. 1); en los análisis de ML e IB sin indels, Diversifolia es hermano a Spinsum, aunque sin soporte (<50% MLBS, 58% PP), y *A. lycopodioides* no forma parte del grupo Trifurcata, sino que es una especie hermana a los tres grupos designados (<50% MLBS, 55% PP). Los tres grupos (incluyendo a *A. lycopodioides*), forman un grupo monofilético con alto soporte en todos los análisis (92% MPBS, 100% MLBS, 100% PP; Fig. 1), que aquí designamos *Mulinum sensu lato* (s.l.). Las tres especies restantes de *Azorella* (*A. filamentosa*, *A. ameghinoi* y *A. fuegiana*) no forman parte de *Mulinum s.l.*, sino que se agrupan junto con *Huanaca* y *Schizeilema* con alto soporte (98% MPBS, 100% MLBS, 100% PP; Fig. 1) en un clado hermano a *Mulinum s.l.* (99% MPBS, 100% MLBS, 100% PP). Dentro del grupo formado por *Azorella filamentosa*, *A. ameghinoi* y *A. fuegiana*, *Huanaca* y *Schizeilema*, las tres especies de *Azorella* forman un clado que designaremos *Azorella sensu stricto* (s.s., 98% MPBS, 100% MLBS, 100% PP), pero ni *Huanaca* ni *Schizeilema* son monofiléticos (Fig. 1). Dentro de *Azorella s.s.*, *A. filamentosa* es hermana a *A. ameghinoi*. Por otro lado, de los restantes géneros de Azorelloideae aquí estudiados con más de una especie, *Gymnophyton* y *Asteriscium* tampoco son monofiléticos, así como tampoco lo sería *Pozoa* (Fig. 1).

### Comparación de secuencias de ITS de ADN nuclear ribosomal (ADNnr) y análisis filogenéticos

Las características de las secuencias de la región ITS de ADNnr se presentan en la Tabla 3. Entre las 123 secuencias comparadas, la longitud de la región ITS varía desde 624 (*Bowlesia incana*) a 836 pb (en todas las secuencias de *Huanaca*). El alineamiento de las secuencias resultó en una matriz de 967 posiciones, de las cuales 157 posiciones fueron excluidas del análisis debido a la ambigüedad de los alineamientos. De las restantes 810 posiciones alineadas, 348 fueron sustituciones nucleotídicas parsimoniosamente informativas. Además, se alinearon 58 gaps sin ambigüedad, de los cuales 46 fueron parsimoniosamente informativos. La longitud de los gaps informativos varía desde 1 a 127 pb. Los indels de mayor longitud corresponden a inserciones de 127 pb en el grupo *Diversifolia* (excepto en *M. microphyllum* y *M. hallei*) y en *Azorella s.s.*, *Huanaca* y *Schizeilema*. El rango estimado de divergencia entre las secuencias fue desde la identidad hasta el 4,96% dentro del género *Mulinum*, mientras que entre todas las taxa alcanzó el 27,19% (entre *Homolocarpus digitatus* CC-284 y *Huanaca acaulis* CC-441 y entre *M. microphyllum* CC-34 y *M. leptacanthum* CC-36; Tabla 3). La divergencia máxima estimada dentro del grupo *Spinsum* es menor que la estimada en el resto de los grupos de *Mulinum s.l.* (*Spinsum*: 2,99%, *Diversifolia*: 7,42%, *Trifurcata*: 3,73%).

El análisis de MP de las 810 posiciones nucleotídicas alineadas sin ambigüedad para la región ITS de ADNnr más los 46 indels parsimoniosamente informativos, resultó en el límite máximo de árboles preestablecido (20,000 árboles), con 1184 pasos cada uno (índice de consistencia, CI = 0,59 y 0,57 con y sin tener en cuenta los caracteres no informativos, respectivamente; índice de retención, RI = 0,90). Las relaciones resumidas en el consenso estricto de los árboles inferidos fueron compatibles con las estimadas a partir de los análisis de IB y de ML (Fig. 2). Al repetir el análisis de MP sin la incorporación de los indels, se obtuvo el límite máximo de árboles preestablecido (20,000 árboles), con 1127 pasos cada uno (índice de consistencia, CI = 0,55 y 0,52 con y sin tener en cuenta los caracteres no informativos; índice de retención, RI = 0,87). La topología del árbol de consenso estricto obtenido a partir del análisis sin indels (no se muestra) está algo menos

resuelto que cuando se incluyeron los indels ya que las relaciones filogenéticas entre Spinosum, Trifurcata, Diversifolia y *Azorella lycopodioides* colapsan (Fig. 2). Los valores de bootstrap de la mayoría de los clados aumentan con la incorporación de indels. Por ejemplo, en el grupo Spinosum (90% vs 83% MPBS), en *Azorella madreporica* a *A. biloba* (79% vs 76% MPBS), en *Azorella filamentosa* a *Schizeilema fragoseum* (95% vs 86% MPBS) y en *M. triacanthum* a *Schizeilema fragoseum* (97% vs 83% MPBS). Sólo en dos clados, los valores de bootstrap disminuyeron al incorporar información de indels: *Mulinum triacanthum* a *Bowlesia tropaeolifolia* (77% vs 81% MPBS) y en Trifurcata (excluyendo a *Azorella lycopodioides*, 71% vs 88% MPBS).

Los cuatro análisis Bayesianos independientes se detuvieron luego de 5,59 millones de generaciones cuando se alcanzó la convergencia entre las corridas. Los primeros 13,975 árboles de cada corrida (25% del total) se descartaron como “burn-in” dado que después de 1,4 millones de generaciones se alcanzó la convergencia al estado estacionario para todas las corridas (los parámetros se mantuvieron estables dentro y entre corridas y el PSRF alcanzó el valor de 1 para todos los parámetros). El árbol de consenso de mayoría del 50% y el largo de las ramas fue calculado a partir de los 167,700 árboles restantes (Fig. 2). Al realizar el análisis de la matriz de datos sin la incorporación de los indels, la convergencia se alcanzó luego de 7,37 millones de generaciones, por lo que se descartaron los primeros 18,425 árboles de cada corrida (25% del total), y el árbol de consenso de la mayoría fue calculado a partir de los 73,700 árboles restantes. La topología del árbol de consenso de mayoría del 50% no difiere de aquel obtenido con indels en la posición filogenética de ninguno de los clados. Los valores de PP no variaron con la incorporación de indels.

Los árboles inferidos a partir del análisis de ML con y sin indels difieren únicamente en la posición filogenética de *Azorella selago*, siendo en el análisis con indels hermano a las restantes especies de Diversifolia, mientras que sin indels, *A. selago* es hermana al clado formado por Diversifolia más *Azorella s.s.*, *Huanaca* y *Schizeilema*. Los valores de bootstrap aumentaron con la incorporación de indels, especialmente en Spinosum a Trifurcata (89% MLBS vs <50% MLBS), en

Diversifolia a *Schizeilema fragoseum* (93% MLBS vs 74% MLBS) y en Spinosum a *Schizeilema fragoseum* (99% MLBS vs 81% MLBS).

Las filogenias estimadas utilizando los métodos de MP, ML e IB, son congruentes unas con otras. El árbol de ML está completamente dicotomizado, mientras que los árboles de MP e IB muestran varias politomías (Fig. 2). En todos los árboles derivados de la región ITS de ADNnr, y al igual que en las filogenias de ADNcp, ni *Mulinum* ni *Azorella* forman grupos monofiléticos, y se encuentra más emparentados entre sí que con el resto de las azoreloideas. El grupo Spinosum se reconstruye como monofilético (90% MPBS, 63% MLBS, 97% PP). Dentro del mismo, las relaciones filogenéticas entre *M. triacanthum*, *M. famatinense* y *M. ulicinum* no logran resolverse, aunque los tres ejemplares de *M. ulicinum* forman un clado (92% MPBS, 94% MLBS, 100% PP; Fig. 2), dentro de otro clado que incluye a *M. triacanthum* aunque con muy bajos valores de soporte (<50% MPBS, 54% MLBS, 61% PP; Fig. 2). Las relaciones filogenéticas entre *M. spinosum*, *M. echinus* y *M. leptacanthum* tampoco logran resolverse. Las ramas que soportan las relaciones entre estas especies, y en general las del grupo Spinosum al que pertenecen, son extremadamente cortas en comparación con las ramas que sustentan las relaciones entre especies dentro de los otros linajes (Fig. 2A). Según las estimaciones filogenéticas, el grupo Spinosum incluiría a las especies *Azorella aretioides*, *A. crenata*, *A. diapensioides* y *A. multifida* 220 no incluidas en las filogenias de ADNcp. Sin embargo, la inclusión de estas especies en Spinosum es considerado un artefacto (ver abajo Contaminación de secuencias de ADN en análisis filogenéticos). Por otro lado, ni el grupo Diversifolia ni el grupo Trifurcata son monofiléticos, en la mayoría de los análisis. En los análisis de ML e IB Trifurcata se reconstruye como una gradación con linajes sucesivos hermanos a Spinosum, mientras que a partir de MP, Trifurcata se resuelve como grupo monofilético aunque con bajo soporte (<50% MPBS), hermano a Spinosum (58% MPBS, 86% MLBS, 99% PP, Fig. 2). *Azorella s.s.*, *Huanaca* y *Schizeilema* se ubican en un clado junto con un Diversifolia parafilético (57% MPBS, 93% MLBS, 100% PP, Fig. 2). La parafilia de Diversifolia, sin embargo, está débilmente soportada (55% MPBS, <50% MLBS, 77% PP, Fig. 2). *Azorella s.s* está bien soportado (98% MPBS, 98% MLBS, 100% PP), pero ni *Mulinum s.l.*, ni *Huanaca* ni *Schizeilema* son

monofiléticos (Fig. 2). Dentro de *Azorella s.s.*, *A. filamentosa* es hermana a *A. fuegiana* (100% MPBS, 100% MLBS, 100% PP), a diferencia de lo reconstruido a partir de ADNcp. Por otro lado, la monofilia de *Gymnophyton* y *Asteriscium* no se resuelve a partir de las filogenias de ITS (Fig. 2).

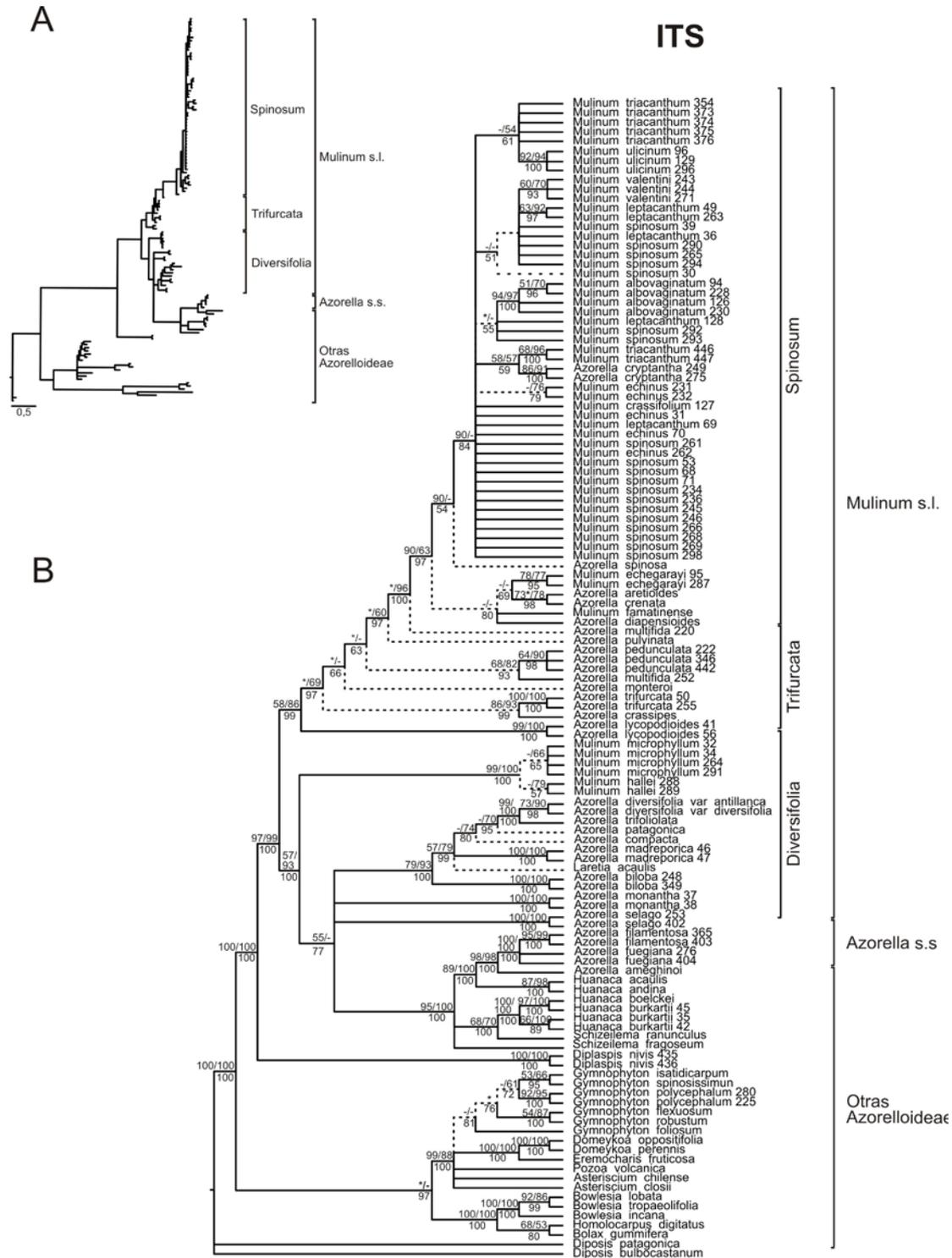
### **Comparación de filogenias de ADNcp, ADNnr ITS y análisis de evidencia total**

Los resultados del test de homogeneidad de particiones para las regiones de ADNcp e ITS indican que estos loci estimarían filogenias significativamente diferentes (valor de probabilidad de ILD = 0,009). Sin embargo, la comparación visual de las filogenias no muestra un conflicto evidente entre los diferentes genomas, y las diferencias observadas están débilmente soportadas, salvo en un caso que se discutirá aparte (en la sección de Discusión), dentro de *Azorella s.s.* Hay clados que presentan bajos valores de soporte en las filogenias de ADNcp, pero altos en las de ITS y viceversa. Por ejemplo, en las filogenias de ADNcp el grupo Trifurcata es hermano al grupo Diversifolia con bajo soporte (<50% MPBS, 57% MLBS, 96% PP, Fig. 1), mientras que en las de ITS el grupo Trifurcata (aunque polifilético) es más afín al grupo Spinosum con alto soporte (58% MPBS, 86% MLBS, 99% PP, Fig. 2). Por el contrario, el grupo Diversifolia es monofilético con alto soporte en las filogenias de ADNcp (55% MPBS, 98% MLBS, 100% PP, Fig. 1), mientras que en las filogenias de ITS las relaciones entre los grupos de especies que definen a Diversifolia no tienen soporte (e.g. 55% MPBS, <50% MLBS, 77% PP, Fig. 2). Entonces, teniendo en cuenta que cada una de las filogenias muestra puntos débiles y puntos fuertes, es deseable combinarlas en un análisis de evidencia total.

El alineamiento de las regiones de ADNcp, *trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*, *trnG-trnS*, *rpL32-trnL*, *trnI<sup>(UGU)</sup>-trnL<sup>(UAA)</sup>* y *ndhC-trnV<sup>(UAC)</sup>x2*, y de la región ITS de ADNnr, para las 113 secuencias obtenidas, resultó en una matriz de 8346 posiciones de las cuales 1755 fueron excluidas de los análisis por ser ambiguas. De las 6591 posiciones restantes, 1616 son caracteres parsimoniosamente informativos. Además, se registraron 162 indels parsimoniosamente informativos.

SISTEMÁTICA DE AZORELLA-MULINUM (AZORELLOIDAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 3: ESTUDIOS FILOGENÉTICOS EN AZORELLA-MULINUM



**Figura 2.** Árbol de consenso de mayoría del 50% para los 167,700 árboles derivados del análisis bayesiano a partir de la región ITS de ADNnr, incluyendo los indels. **A.** Árbol que muestra la longitud de las ramas de forma proporcional al promedio de las sustituciones nucleotídicas por sitio. **B.** Árbol que muestra los patrones topológicos de las relaciones. Los números sobre las

ramas corresponden a los valores de bootstrap de MPBS y MLBS (derecha e izquierda, respectivamente), mientras que los números bajo las ramas corresponden a los valores de probabilidad posterior bayesiana (PP, expresados en porcentaje); los valores <50% no se muestran. Las líneas de puntos representan nodos que han colapsado en el consenso estricto del análisis de MP, mientras que el asterisco (\*) muestra las diferencias de posición entre los análisis de MP, IB y ML. Los nombres en los corchetes (excepto “Otras Azorelloideae”) designan grupos informales reconocidos a partir de este estudio y que se discuten en el texto.

El análisis de evidencia total de MP de las 6591 posiciones nucleotídicas alineadas sin ambigüedad para las regiones de ADNcp y ADNnr ITS, más los 162 indels parsimoniosamente informativos resultó en el límite máximo de árboles preestablecido (20,000 árboles), con 4255 pasos cada uno (índice de consistencia, CI = 0,71 y 0,65 con y sin tener en cuenta los caracteres no informativos, respectivamente; índice de retención, RI = 0,91). Las relaciones resumidas en el consenso estricto de los árboles inferidos fueron compatibles con las estimadas a partir de los análisis de IB y de ML (Fig. 3). Al repetir el análisis de MP sin la incorporación de los indels, se obtuvo el límite máximo de árboles preestablecido (20,000 árboles), con 4050 pasos cada uno (índice de consistencia, CI = 0,70 y 0,64 con y sin tener en cuenta los caracteres no informativos; índice de retención, RI = 0,90). La topología del árbol de consenso estricto obtenido a partir del análisis sin indels está algo menos resuelto que cuando se incluyeron los indels (no se muestra) especialmente en el grupo Spinosum. Los valores de bootstrap de la mayoría de los clados aumentan con la incorporación de indels. Por ejemplo, en el grupo Spinosum (incluyendo a *A. multifida* 220, 92% vs 86% MPBS), en *Mulinum triacanthum* a *Schizeilema fragoseum* (99% vs 95% MPBS), en el grupo Diversifolia (excluyendo a *A. selago*, 90% vs 82% MPBS). Sólo en dos clados, los valores de bootstrap disminuyeron al incorporar información de indels: en el grupo Spinosum al grupo Diversifolia (80% vs 85% MPBS) y en *Azorella trifurcata* a *A. pulvinata* (66% vs 86% MPBS).

Los cuatro análisis Bayesianos independientes a partir de la matriz de evidencia total (ADNcp más ADNnr) alcanzaron un valor de desviación estándar promedio de

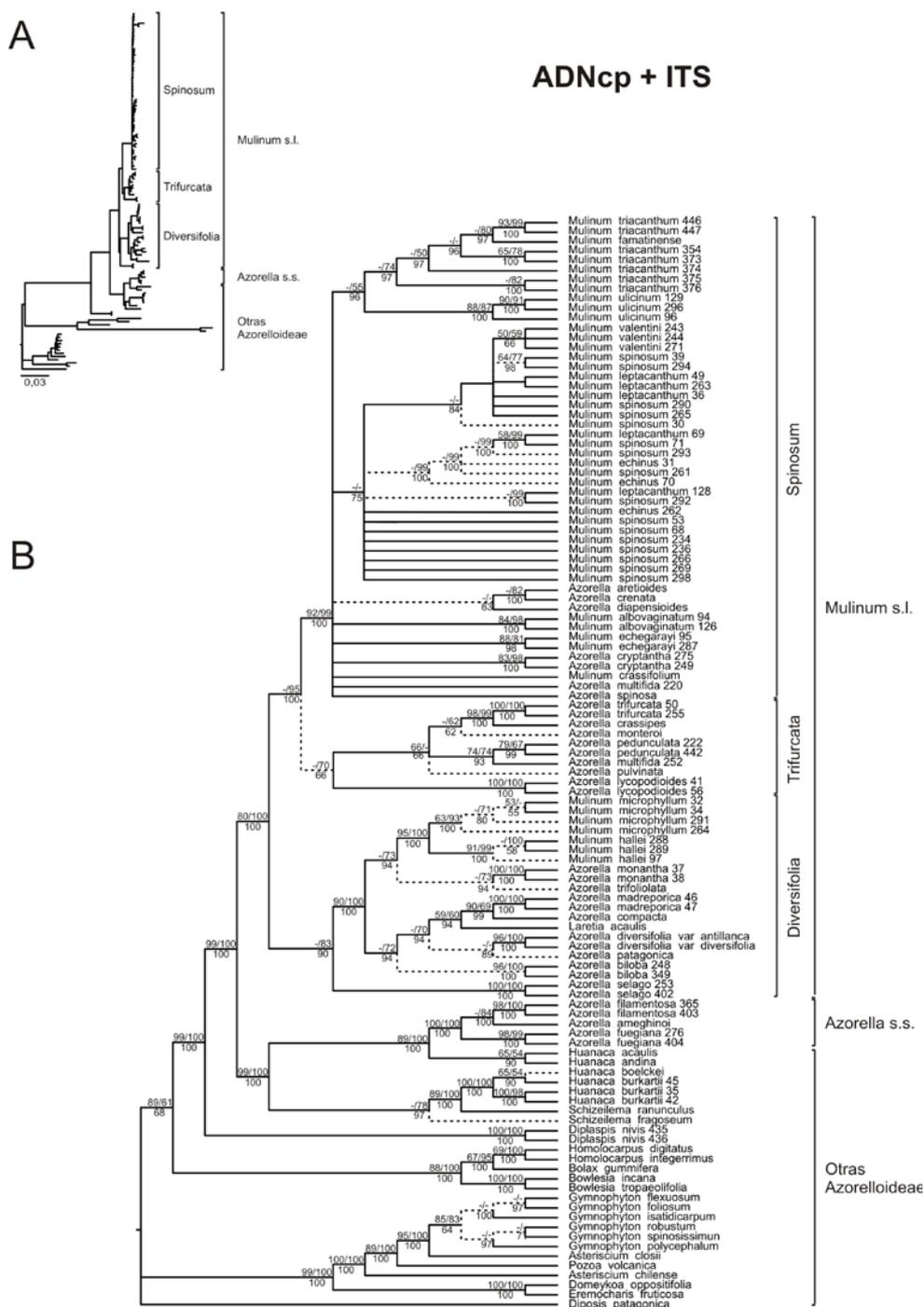
0,04 luego de 10 millones de generaciones. En general, valores de desviación estándar promedio por debajo de 0,01 son muy buenos e indicativos de convergencia en la topología entre corridas, sin embargo valores entre 0,01 y 0,05 también son aceptables e indicativos de convergencia (Ronquist & al., 2001). Adicionalmente, se observó (a través de los valores de PSRF y del programa Tracer version 1.4.0) que todos los parámetros alcanzaron la convergencia al estado estacionario con un “burn-in” del 25% dentro y entre corridas. Además, el análisis de la convergencia de los valores de PP a través de las generaciones en forma acumulativa y por ventanas consecutivas muestran que aquellos clados con valores de PP mayores a 90% están estabilizados, mientras que los que parecieran no haber estabilizado son aquellos con valores de PP menor (Apéndice 2). Consideramos que la convergencia de las topologías a discutir se alcanzó luego de las 10 millones de generaciones con un “burn-in” del 25% y por lo tanto, se calculó el árbol de consenso de mayoría del 50% a partir de los 300,000 árboles restantes (Fig. 3). La topología de este árbol difiere de aquel obtenido con indels (no se muestra) en la posición filogenética del grupo Trifurcata, siendo en el análisis sin indels hermano a *Diversifolia* (73% PP). Por otra parte, *A. selago* es parte del grupo Trifurcata en el análisis sin indels (91% PP). Los valores de PP aumentaron con la incorporación de indels, especialmente en *Mulinum microphyllum* a *Azorella trifoliolata* (94% vs 85%; grupo *Diversifolia*) y en *Azorella madreporica* a *A. patagonica* (94% vs 85%; grupo *Diversifolia*); el único clado en el que disminuyó el valor de PP es el que incluye a *M. triacanthum* a *Bowlesia tropaelifolia* (68% vs 84%).

Los árboles inferidos a partir del análisis de ML con y sin indels no difieren en la posición filogenética de los clados. Además, los valores de bootstrap de la mayoría de los clados aumentan con la incorporación de indels, por ejemplo, en el grupo *Spinosum* a *Trifurcata* (95% vs 54%) y en el grupo *Diversifolia* (83% vs 71%). Sólo en el ancestro del grupo *Trifurcata* los valores de bootstrap disminuyeron al incorporar información de indels (70% vs 74%).

Las filogenias estimadas utilizando los métodos de máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (ML) e inferencia Bayesiana (IB) a partir de las regiones *trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*, *trnG-trnS*, *rpL32-trnL*, *trnT<sup>(UGU)</sup>-trnL<sup>(UAA)</sup>* y *ndhC-*

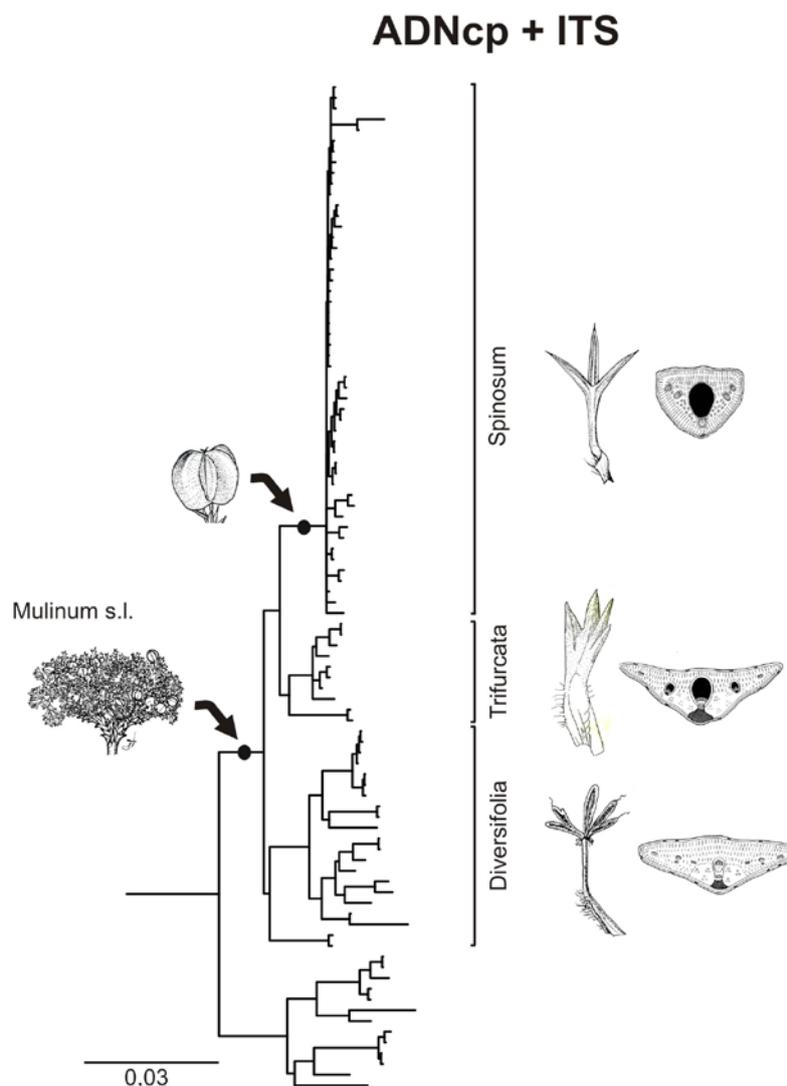
*trnV<sup>(UAC)x2</sup>* de ADNcp y la región ITS de ADNnr incluyendo indels son, en general, congruentes unas con otras. Los árboles de MP e IB muestran varias politomías, mientras que el árbol de ML está completamente dicotomizado, aunque con muchos de sus nodos con valores de soporte muy bajos (y esos nodos son los que colapsan en los árboles de consenso de MP e IB). En la Figura 3, se muestran las ramas que colapsan o las relaciones que difieren (con líneas punteadas y asteriscos, respectivamente) en los análisis de MP y/o ML respecto de la IB. En todos los árboles derivados a partir del análisis de evidencia total, ni *Mulinum* ni *Azorella* forman grupos monofiléticos, y se encuentran más emparentados entre sí que con el resto de las azoreloideas. *Spinosum* se mantiene como un grupo monofilético con alto soporte (92% MPBS, 99% MLBS, 100% PP), pero las relaciones entre sus especies, en general, no están resueltas. Los ejemplares de *M. triacanthum* y de *M. famatinense* forman un clado (<50% MPBS, 74% MLBS, 97% PP; Fig. 3), mientras que los ejemplares de *M. ulicinum* forman otro clado (88% MPBS, 87% MLBS, 100% PP; Fig. 3), hermano al anterior (<50% MPBS, 55% MLBS, 96% PP; Fig. 3). Las relaciones filogenéticas entre *M. spinosum*, *M. echinus* y *M. leptacanthum* no logran resolverse. Tanto en los análisis por separado de ADNcp y de ADNnr como en conjunto, las ramas que soportan las relaciones entre la mayoría de las especies del grupo *Spinosum* son extremadamente cortas en comparación con las ramas que sustentan las relaciones entre especies dentro de los otros linajes (Fig. 4). El grupo *Trifurcata* se reconstruye como monofilético, aunque con bajo soporte (<50% MPBS, 70% MLBS, 66% PP; Fig. 3), y hermano al grupo *Spinosum* (<50% MPBS, 95% MLBS, 100% PP; Fig. 3). El grupo *Diversifolia*, también se reconstruye como monofilético (<50% MPBS, 83% MLBS, 90% PP; Fig. 3) y hermano a *Trifurcata* más *Spinosum*, resultando en un *Mulinum s.l.* monofilético y fuertemente soportado (80% MPBS, 100% MLBS, 100% PP; Fig. 3). *Azorella s.s.* también es monofilético (80-100% MPBS, 100% MLBS, 100% PP; Fig. 3), pero ni *Huanaca* ni *Schizeilema* lo son (Fig. 3). Dentro de *Azorella s.s.*, *A. filamentosa*, es hermana a *A. ameghinoi*, como estimaron los análisis de ADNcp y no los de ITS. Los valores de bootstrap que soportan las relaciones de especies hermanas en *Azorella s.s.* disminuyeron al combinar ambos genomas, respecto de los análisis por separado. Por otro lado, de los

restantes géneros de Azorelloideae aquí estudiados con más de una especie, sólo *Asteriscium* no es monofilético (Fig. 3).



**Figura 3.** Árbol de consenso de mayoría del 50% para los 300,000 árboles derivados del análisis bayesiano a partir de las regiones de ADNcp, *trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*, *trnG-trnS*, *rpL32-trnL*, *trnT<sup>(UGU)</sup>-trnL<sup>(UAA)</sup>* y *ndhC-trnV<sup>(UAC)</sup>x2*, y de la región ITS de ADNnr, incluyendo los

indels. **A.** Árbol que muestra la longitud de las ramas de forma proporcional al promedio de las sustituciones nucleotídicas por sitio. **B.** Árbol que muestra los patrones topológicos de las relaciones. Los números sobre las ramas corresponden a los valores de bootstrap de MPBS y MLBS (derecha e izquierda, respectivamente), mientras que los números bajo las ramas corresponden a los valores de probabilidad posterior bayesiana (PP, expresados en porcentaje); los valores <50% no se muestran. Las líneas de puntos representan nodos que han colapsado entre los análisis de MP, IB y ML. Los nombres en los corchetes (excepto “Otras Azorelloideae”) designan grupos informales reconocidos a partir de este estudio y que se discuten en el texto.



**Figura 4.** Relaciones filogenéticas en *Mulinum s.l.*, mostrando la longitud de ramas y los tres grandes linajes en relación a la morfo-anatomía foliar, y a la adquisición del hábito en cojín y del fruto alado. Esqueleto del árbol a partir del consenso de mayoría del 50% del análisis bayesiano a partir de las de las cinco regiones de ADNcp y de la región ITS de ADNnr, incluyendo los indels.

Longitud de las ramas proporcional al promedio de las sustituciones nucleotídicas por sitio. Los nombres en los corchetes designan grupos informales reconocidos a partir de este estudio y que se discuten en el texto.

### Contaminación de secuencias de ADN en análisis filogenéticos

Si bien siempre se trabaja extremando las medidas de precaución, la contaminación en los distintos laboratorios existe y es real, por lo que es importante poder detectar cuando una muestra está contaminada. Al extraer ADN a partir de material de herbario, las probabilidades de contaminación pueden aumentar principalmente por dos razones: una, porque la concentración final de ADN que se obtiene por lo general es baja en comparación con otras muestras que pueden haber en el laboratorio (*e.g.* otros ADNs genómicos o productos de PCR), y otra, porque la calidad del ADN extraído no es óptima ya que el material vegetal puede ser antiguo y/o no estar secado de manera adecuada para la preservación del ADN. Debajo se comentan dos situaciones relacionadas a la contaminación que surgieron en este trabajo luego de analizar los resultados de los análisis filogenéticos.

En la filogenia inferida a partir de ADN<sub>cp</sub>, la inclusión de *A. biloba* 349 en el grupo Spinosum es con alta probabilidad una contaminación. Este ejemplar sólo pudo obtenerse para la primera mitad del intrón *rps16* y para ninguna de las otras regiones de ADN<sub>cp</sub>. En los análisis de IB y ML aparece hermana a *M. spinosum* 39, morfológicamente muy distinta, en una rama extremadamente larga por el gran número de datos faltantes. En cambio, el otro ejemplar de *A. biloba* (248) se encuentra en un clado con especies más afines morfológicamente (Fig. 1). Adicionalmente, en los análisis de ITS los dos ejemplares de *A. biloba* (348-349) son hermanos, por lo que la contaminación en la región de ADN<sub>cp</sub> es evidente.

Por otro lado en las estimaciones filogenéticas a partir de la región ITS de ADN<sub>nr</sub>, las secuencias de *Azorella aretioides*, *A. crenata*, *A. diapensioides* y *A. multifida* 220 posiblemente correspondan a contaminaciones. El ADN genómico de estos ejemplares fue extraído a partir de material de herbario coleccionado entre 1976 a 1984, con lo cual es esperable que se encuentre degradado y en baja concentración. No obstante, se obtuvo una amplificación (diluyendo el ADN) pero sólo para la región

ITS y con bandas muy tenues en comparación con el control positivo, que correspondió a *Mulinum ulicinum* 96. Obtener amplificaciones sólo para ITS, sucede en algunos casos ya que esta región está en muy alta copia en el genoma y los primers que se utilizan son muy eficientes. Sin embargo, esto también trae como consecuencia la posibilidad de amplificar ADN que se encuentre como contaminante, incluso en muy bajas concentraciones. La posición filogenética de los ejemplares de *Azorella* mencionados resulta dudosa ya que no muestran afinidad morfológica con el grupo *Spinsum* en el que se ubicaron. Teniendo en cuenta todo lo explicado anteriormente, consideramos que estas secuencias son con alta probabilidad contaminantes.

De las dos situaciones comentadas en este apartado debe tenerse en cuenta lo importante que resulta poder detectar las contaminaciones para no hacer inferencias erróneas sobre los resultados obtenidos. Por lo que para la publicación final de este trabajo, estas muestras de ADN serán excluidas de los análisis, y se intentarán nuevas extracciones a partir de los mismos ejemplares y/o de otros individuos de la especie.

## DISCUSIÓN

### **Estudios filogenéticos e implicancias taxonómicas en el grupo *Azorella-Mulinum***

Los análisis filogenéticos realizados en el presente trabajo permiten corroborar hipótesis previas que planteaban que *Mulinum*, *Azorella* y *Laretia* están más emparentados entre sí que con el resto de los géneros de la subfamilia (Andersson & al., 2006; Nicolas & Plunkett, 2009, 2012). Además, el presente trabajo, es el primero en incorporar datos del genoma nuclear para estimar relaciones filogenéticas en Azorelloideae, y combinarlos con regiones no codificantes del ADNcp seleccionados por poseer niveles de variación óptimos para resolver relaciones interespecíficas a intergenéricas. Tanto las filogenias nucleares como las obtenidas a partir del ADNcp coinciden en que ni *Mulinum* ni *Azorella* son monofiléticos. *Mulinum*, la mayoría de las especies de *Azorella* y *Laretia* forman un grupo monofilético, pero con especies de *Azorella* y *Mulinum* mezcladas en distintos linajes. Más aún, la especie tipo de *Azorella* (*A. filamentosa*) junto con otras dos azorelas (*A. fuegiana* y *A. ameghinoi*), encuentran mayor afinidad filogenética con *Huanaca* y *Schizeilema*, en un linaje hermano al grupo que incluye a *Mulinum*, la mayoría de las especies de *Azorella* y

*Laretia*. Esto plantea un desafío para las recircunscripciones de todos estos géneros en base a su monofilia, ya que implican cambios taxonómicos importantes y cambios en la concepción tradicional de los géneros. Por otro lado, los estudios moleculares realizados permiten resolver algunas de las cuestiones pendientes en cuanto a la delimitación de las especies de *Mulinum* de difícil identificación, importante para la revisión del género (Cap. 4). Por último, las relaciones filogenéticas estimadas en combinación con los estudios morfo- anatómicos realizados (Caps. 1-2, Martínez 1989, 1991, 1995), permiten plantear hipótesis acerca de la evolución del grupo *Azorella-Mulinum* en los Andes, y en relación al xeromorfismo.

Las especies de *Azorella*, *A. filamentosa*, *A. fuegiana* y *A. ameghinoi*, están incluidas en un clado junto con *Huanaca* y *Schizeilema*, que es hermano a *Mulinum s.l.* (Figs. 1-3). Estas tres azorelas, forman un clado bien soportado en todos los análisis (*Azorella s.s.*), e incluye al tipo del género *Azorella* (*A. filamentosa*). Sin embargo, ni *Huanaca* ni *Schizeilema*, resultan monofiléticos en ninguno de los análisis. En base a los resultados filogenéticos obtenidos, planteamos dos alternativas para la recircunscripción del género *Azorella*. Una opción es que *Azorella* quede conformado por lo que aquí denominamos *Azorella s.s.*, dejando por el momento a *Huanaca* y *Schizeilema* como géneros polifiléticos hasta tanto se completen estudios moleculares y morfológicos, especialmente, en las especies de *Schizeilema* que faltan por analizar. La otra opción implicaría una concepción más amplia de *Azorella* para incluir también a todas las especies de *Huanaca* y de *Schizeilema*. La gran afinidad morfológica entre *Huanaca* y *Schizeilema* ha sido discutida por Mathias & Constance (1971), donde explican la dificultad de encontrar características que las separen, e incluso sugieren la afinidad de éstas con algunas especies de *Azorella*. Sin embargo, mantienen a los géneros como tales ya que reconocen no disponer aún del conocimiento suficiente sobre la morfología, biología o citología de estas plantas (Mathias & Constance, 1971; Constance, 1988). Coincidimos con esta postura y consideramos que antes de realizar estos cambios, es necesario analizar en más detalle la morfología de *Huanaca* y *Schizeilema*, e incorporar a los análisis filogenéticos más especies de *Schizeilema*, lo cual ha estado fuera del alcance de este trabajo. Por lo tanto, por ahora proponemos la recircunscripción de *Azorella* con solamente *A.*

*filamentosa*, *A. fuegiana* y *A. ameghinoi* (Cap. 5). Este grupo está fuertemente soportado en todos los análisis filogenéticos y comprende tres especies que se reconocen fácilmente por la morfología de las hojas y el tipo de indumento; de hecho fueron incluidas por Martínez (1995) en una sección aparte (Sect. *Azorella*). Comparten la presencia de emergencias cilíndricas plumosas o escamosas en *A. ameghinoi*, el margen laciniado de la base foliar, y el margen foliar frecuentemente involuto. Si bien el grupo está fuertemente soportado tanto morfológicamente, como filogenéticamente, las relaciones entre las tres especies difieren según el genoma analizado. En las filogenias de ADNcp, *A. filamentosa* es hermana a *A. ameghinoi*, en cambio en las filogenias de ADNnr ITS, *A. filamentosa* es hermana a *A. fuegiana*. Ambos genomas, reconstruyen estas relaciones con muy altos soportes (Figs. 1-2) lo cual es indicativo de conflicto real entre las filogenias derivadas a partir de los genomas del cloroplasto y núcleo. *Azorella filamentosa* y *A. fuegiana* tienen un número cromosómico  $n=8$ , mientras que *A. ameghinoi*,  $n=16$  (Bell & Constance, 1966; Moore, 1967; Constance & al., 1971). Skottberg (1916) sugiere en base al hallazgo de individuos morfológicamente intermedios, la existencia de híbridos entre *A. fuegiana* y *A. filamentosa*. A partir de nuestros estudios, parece evidente que *A. ameghinoi* tenga un origen híbrido a partir de ancestros de *A. fuegiana* y de *A. filamentosa*.

Todas las filogenias aquí estimadas, coinciden en que *Mulinum*, la mayoría de las especies de *Azorella*, y *Laretia* forman un grupo monofilético con alto soporte (*Mulinum s. l.*) y que ni *Azorella* ni *Mulinum* son monofiléticos. Pese a que la circunscripción de estos tres géneros se mantuvo estable durante siglos (Cap. 1; Martínez, 1989), ya a partir de 1830 (Gillies, 1830; Clos, 1848-1849; Weddell, 1857; Bentham, 1867; Baillon, 1880; Echegaray, 1881; Reiche, 1902; Constance, 1988) se reconoce la gran afinidad morfológica, principalmente vegetativa, que existe entre ellos. La importancia taxonómica que ha tenido el fruto en la clasificación de la familia, hizo que estos géneros se mantuvieran separados (incluso en distintas tribus o subtribus) en base, principalmente, a la presencia o no de alas. Sin embargo, al optimizar este carácter sobre las filogenias (datos no mostrados) se ve que la presencia de alas es homoplásica en el grupo. Actualmente, esto no es llamativo, ya

que se observó que las alas han surgido numerosas veces independientemente en distintos linajes de Apiaceae (Plunkett & al., 1996; Katz-Downie & al., 1999; Downie & al., 2000; Spalik & al., 2001; Calviño & Downie, 2007). *Mulinum*, *Azorella* y *Laretia* son muy afines vegetativamente, de hecho algunas de las especies de *Azorella* han sido descritas como *Mulinum* sobre la base de material estéril (ver sinónimos de especies de *Azorella* en Martínez 2008), y como ya se mencionó, esta afinidad ha sido destacada por distintos autores desde 1830 (Gillies, 1830; Clos, 1848-1849; Weddell, 1857; Bentham, 1867; Baillon, 1880; Echegaray, 1881; Reiche, 1902; Constance, 1988). Con el presente estudio, se corrobora que la actual circunscripción de los géneros no refleja grupos monofiléticos, pero que este grupo que incluye a *Mulinum*, la mayoría de las especies de *Azorella* y *Laretia*, sí se originó a partir de un ancestro común, en el que probablemente surgió el hábito en cojín (datos no mostrados) como una novedad evolutiva (Fig. 4). Por todo esto, consideramos oportuno un cambio en la concepción del género *Mulinum*, para también incluir a *Laretia* y a todas las azorelas excepto a *A. filamentosa*, *A. fuegiana* y *A. ameguinoides* (Figs. 1-3, *Mulinum s.l.*; Cap. 5).

Dentro de *Mulinum s.l.* se pueden reconocer tres grandes linajes: *Diversifolia*, *Trifurcata* y *Spinosum*. Si bien, *Mulinum s.l.* está fuertemente soportado, las relaciones entre los tres linajes principales son conflictivas, mostrando todas las relaciones posibles según el tipo de análisis (ya sea según el genoma, el método de reconstrucción filogenética o la incorporación de información de los indels). Sin embargo, de las relaciones posibles, *Spinosum* hermana a *Trifurcata* y estas dos hermanas a *Diversifolia*, es la que muestra mayor soporte (58% MPBS, 86% MLBS, 99% PP ITS, Fig. 2; <50% MPBS, 95% MLBS, 100% PP, análisis de evidencia total, Fig. 3).

El grupo *Diversifolia* incluye a *Laretia acaulis*, *Mulinum hallei*, *M. microphyllum*, *Azorella monantha*, *A. trifoliolata*, *A. madreporica*, *A. compacta*, *A. diversifolia*, *A. patagonica*, *A. biloba* y *A. selago* en el análisis de evidencia total (Fig. 3). La inclusión de *A. selago*, en este grupo está débilmente soportada, y los análisis a partir de ADNcp ubican a esta especie en el grupo *Trifurcata* (Fig. 1), mientras que los análisis de ITS no resuelven la monofilia del grupo *Diversifolia* (Fig. 2). Las especies

que conforman el grupo *Diversifolia* son las más mesomorfas en comparación con las especies de los otros linajes de *Mulinum s.l.* El grupo *Diversifolia* incluye plantas con hojas planas, de consistencia cartácea a coriácea, ápices obtusos a redondeados, no punzantes, y esclerénquima ausente (sólo poco desarrollado y acompañando a los haces vasculares en *M. hallei* y *M. microphyllum*; Fig. 4). *Azorella selago* se diferencia morfológicamente de las otras especies del grupo por sus hojas rígidas con escaso esclerénquima periférico en posición marginal (Martínez, 1995). A partir de la morfología y anatomía foliar (Martínez, 1995) y de estudios filogenéticos a partir de ADNcp (Nicolas & Plunkett, 2012), *Azorella aretioides*, *A. crenata*, *A. cuatrecasasii*, *A. diapensioides* y *A. julianii*, no muestreadas en nuestro trabajo, formarían parte de este grupo.

El grupo *Trifurcata* incluye a *Azorella trifurcata*, *A. crassipes*, *A. monteroi*, *A. pedunculata*, *A. multifida*, *A. pulvinata* y *A. lycopodioides* (Fig.3). Si bien el grupo no tiene alto soporte en ninguno de los análisis, puede reconocerse como una unidad en cuanto a los rasgos foliares que comparten. Las especies que conforman el grupo *Trifurcata* tienen características más xeromorfas que las del grupo *Diversifolia*. El grupo *Trifurcata* incluye a plantas con hojas planas, crasas, más o menos rígidas, con segmentos de ápice agudo, mucronados, y esclerénquima siempre presente, asociado a los haces vasculares (Fig. 4). *Azorella lycopodioides* difiere de las restantes por poseer esclerénquima no asociado a los haces vasculares, sino periférico en posición adaxial (formando un casquete central) y abaxial (formando una placa continua). *Azorella corymbosa*, no muestreada en este trabajo, también formaría parte del grupo *Trifurcata* en base a sus características foliares morfo-anatómicas (Martínez, 1995) y a otras filogenias de ADNcp (Nicolas & Plunkett, 2012).

El grupo *Spinosa*, incluye a todas las especies de *Mulinum*, excepto *M. hallei* y *M. microphyllum*, más a *Azorella cryptantha* y *A. spinosa*, las dos especies que Martínez (1995) incluyó dentro de *Azorella* sección *Spinosa*. Estas especies son vegetativamente muy similares a las especies de *Mulinum* de este grupo. De hecho, ambas han sido tratadas dentro del género *Mulinum* (*A. cryptantha* fue originalmente descrita como *M. cryptanthum* Clos. sobre la base de material estéril y *A. spinosa* tiene como sinónimos heterotípicos a *M. cuneatum* Hook. & Arn., y *M. clandestinum*

Phil.). Las especies de difícil delimitación (Cap. 2), caen en este grupo. Las relaciones filogenéticas entre *Mulinum spinosum*, *M. leptacanthum* y *M. echinus* no logran resolverse en ninguno de los análisis y las tres especies forma parte de una politomía que incluye varias otras especies, muy fáciles de distinguir de estas tres (Figs. 1-3). Como se discutirá más adelante, esta politomía posiblemente corresponde a una radiación rápida y por tanto, las filogenias moleculares no aportan datos que ayuden a delimitar estas especies. Por el contrario, en las filogenias, los distintos ejemplares de *M. triacanthum* forman un grupo monofilético que incluye a *M. famatinense*, y los ejemplares de *M. ulicinum* forman otro clado (Figs. 1-3). Estos resultados, apoyan nuestras hipótesis a partir de los estudios de campo y/o los análisis uni y multivariados morfológicos (Cap. 2) de que *M. ulicinum* y *M. triacanthum* son especies distintas y que *M. famatinense* puede considerarse una variedad de *M. triacanthum*. El grupo *Spinosum* es, de los tres linajes de *Mulinum s.l.*, aquel con características más xeromorfas. Tiene hojas generalmente aciculares, rígidas y punzantes, con características anatómicas que incluyen mesófilo dorsiventral a céntrico, esclerénquima en posición central muy desarrollado, y una reducción de la superficie foliar expuesta (grupos II-III, Cap. 1; Martínez, 1995; Fig. 4).

A partir del análisis de la morfología sobre las filogenias moleculares, se puede observar que en *Mulinum s.l.*, aparentemente ocurrieron cambios evolutivos importantes que permiten plantear hipótesis acerca de la evolución del xeromorfismo en la subfamilia Azorelloideae (Fig. 4). Uno, que involucra cambios a nivel foliar, y otro del fruto. Las plantas xerófitas poseen mecanismos fisiológicos y morfológicos destinados a retrasar la deshidratación para evitar llegar al estrés por déficit hídrico. Una de las estrategias es ajustar el tamaño y la resistencia de los órganos para incrementar al máximo la captación de agua y disminuir su pérdida (Montenegro & al., 1981; Cosa & Dottori, 2012). Muchos de los caracteres tradicionalmente considerados xeromorfos son aquellos eficaces para regular la pérdida de agua por transpiración, función localizada principalmente en las hojas (Martínez, 1995). En ambientes áridos, la reducción de la superficie foliar expuesta al medio exterior a través de la cual ocurre el intercambio gaseoso e hídrico resulta en una estrategia adaptativa (Shields, 1950; Böcher, 1979; Martínez, 1995; Cosa & Dottori, 2012). Se

estima que el “crown” Azorelloideae colonizó Sudamérica hacia fines del Paleoceno, ca. 58.4 Ma (CI 49.3-68.9) desde el sur de África, ya sea a través de dispersiones trans-Atlánticas o trans-Antárticas (Calviño & al., *enviado*). Ya desde el Eoceno, se sugiere una aridez estacional para el sur de Sudamérica; sin embargo, a partir del Mioceno (ca. 23 Ma) se dieron cambios climáticos y ambientales profundos que resultaron en una mayor aridez y climas más fríos, que pueden haber afectado la evolución del grupo (Ortiz Jaurequizar & Cladera, 2006; Barreda & Palazzesi, 2007). A partir de la caracterización morfo-anatómica de los tres linajes de *Mulinum s.l.*, y sabiendo que los géneros externos (e.g. *Huanaca*, *Schizeilema*, *Diplaspis*, *Homolocarpus*, etc.) tienen hojas como las del grupo *Diversifolia*, o aún más mesomorfas, es claro que en los grupos *Trifurcata* y *Spinosum* hubo cambios exomorfológicos y anatómicos relacionados con el xeromorfismo, que parecen más acentuados en el grupo *Spinosum* (Fig. 4). Sin embargo, los caracteres considerados xeromorfos son distintos en el grupo *Spinosum* y en el grupo *Trifurcata*, con lo cual es probable que distintas características hayan surgido en los ancestros de cada uno de estos grupos, sugiriendo líneas adaptativas independientes en relación a ambientes xéricos. Por otro lado, en *Azorella s.s.* también se observan características relacionadas con adaptaciones a ambientes xéricos (área foliar reducida por involución del margen, pubescencia, estomas sólo en la cara adaxial), que también surgieron independientemente a partir de ancestros con características mesomorfas. Para corroborar esta hipótesis, en trabajos futuros se analizará la evolución de los caracteres morfológicos sobre las filogenias, se datarán las filogenias, y se estudiará la correlación entre los cambios morfológicos y variables climáticas, ambientales y edáficas.

Otra consecuencia de la aridez, es la lentitud en el desarrollo y regeneración de muchas plantas. Algunas especies de *Azorella* se han estimado que crecen tan solo entre 1,8-14 mm/año (Martínez, 1989). Un ramoneo excesivo podría significar la muerte de muchas de ellas, por ello la presencia de mecanismos de defensa anti-herbívoro como las hojas rígidas y punzantes, y los canales secretores que producen exudados resinosos en algunos casos tóxicos, pueden ser una ventaja adaptativa en estos ambientes. Aparentemente, las hojas punzantes y rígidas surgieron una única

vez, en el ancestro común del grupo Spinosum, a partir de ancestros con hojas no punzantes y coriáceas. Posiblemente, la aparición de este mecanismo de defensa en el ancestro de este grupo, le haya otorgado una ventaja adaptativa que le permitió colonizar ambientes más extremos, donde el ramoneo tiene un impacto más nocivo en la supervivencia de las plantas. Otra posibilidad, es que las hojas punzantes y rígidas hayan sido seleccionadas frente a un incremento en la herbivoría por la llegada de nueva fauna a Sudamérica desde Norteamérica hacia fines del Terciario (Mares, 1985; Ortiz Jaureguizar & Cladera, 2006). Para corroborar estas hipótesis, es necesario ubicar la aparición de esta novedad evolutiva en el tiempo mediante la datación de la filogenia y estudiar la correlación entre la aparición de estos mecanismos de defensa con el ambiente y la posible llegada de nuevos herbívoros, estudios que se espera realizar próximamente.

Por último, otra característica importante para comprender la evolución de *Mulinum s.l.* en ambientes xéricos es la presencia de frutos alados (Fig. 4). Dentro del grupo Spinosum se observa una gran politomía tanto en las filogenias de ADNcp como en la de ADNnr ITS (Figs. 1-2). En el ancestro de este grupo cuyas relaciones no pueden resolverse, surgieron los frutos alados, a partir de frutos sin alas (datos no mostrados). Las politomías en una filogenia pueden ser resultado de conflicto entre los caracteres, o bien deberse a la presencia de ramas muy cortas en relación a otras ramas de la filogenia. Cada uno de estos casos, puede reflejar artefactos de los métodos y/o de los datos utilizados, o de los procesos evolutivos que no son congruentes con un patrón de bifurcación de diversificación de especies (Calviño & al., 2008b). Al observar la longitud de las ramas en los árboles de IB o de ML, resulta evidente que las ramas que soportan las relaciones de las especies en el grupo Spinosum son extremadamente cortas en relación con las ramas que sustentan las especies dentro de los otros linajes de *Mulinum s.l.* De hecho, el porcentaje de divergencia máximo en el grupo Spinosum es mucho menor que en cualquiera de los otros grupos (Spinosum 0,64% ADNcp y 2,99% ADNnr; Trifurcata 1,67% ADNcp y 3,73% ADNnr; Diversifolia 2,26% ADNcp y 7,42% ADNnr). La presencia de ramas cortas puede deberse a insuficiencia de datos (por ejemplo, por utilizar datos moleculares que no son lo suficientemente variables para el nivel taxonómico

considerado, o que no se dispone de datos suficientes para resolver el problema), o también deberse a una separación rápida o simultánea de varios linajes (Whitfield & Lockhart, 2007). En el presente trabajo, las regiones han sido seleccionadas y poseen tasas de divergencia que permiten resolver relaciones interespecíficas en otros linajes de Azorelloideae. Por otro lado, esta misma politomía, también puede observarse en filogenias que utilizan otras regiones de ADNcp distintas a las analizadas aquí (Nicolas & Plunkett, 2012). Por lo tanto, es probable que la politomía observada en *Spinosum* corresponda a una radiación rápida, aunque esto debería corroborarse mediante estudios que analicen los cambios en las tasas de diversificación a través del tiempo (e.g. Antonelli & Sanmartín, 2011). Aún así, se plantea que un grupo dentro de *Spinosum* pudo haber radiado en forma rápida, como consecuencia de la adquisición de alas en los frutos, que facilitarían la dispersión anemófila y la colonización de nuevos ambientes. Los mecanismos de dispersión son un factor esencial en la distribución natural de las especies y en la movilización e intercambio de material genético. Su efectividad depende de las características físicas y morfológicas de las estructuras de dispersión y de la presencia de barreras climáticas y edáficas que limitan el crecimiento y desarrollo de nuevos individuos (Abraham & al., 2002). Es posible que la aparición del ala en el ancestro de este grupo haya favorecido la dispersión en ambientes abiertos a través del vuelo otorgándole una ventaja adaptativa que le permitió diversificarse rápidamente y colonizar nuevos ambientes. Para corroborar esta hipótesis, es necesario: 1- corroborar si la politomía que se observa en la filogenia es atribuible a una radiación rápida, 2- ubicar la aparición de esta novedad evolutiva en el tiempo mediante la datación de la filogenia, y 3- correlacionar los cambios de agentes de dispersión (o la presencia de alas) con el ambiente y con los cambios geoclimáticos que se dieron a partir del Eoceno en Sudamérica.

A partir del análisis integral de los resultados filogenéticos, morfo-anatómicos y de las revisiones taxonómicas (Caps. 1-4; Martínez, 1989, 1995), y con el fin de tener una clasificación de la subfamilia que refleje grupos monofiléticos, se planteará en el Capítulo 5 de este trabajo una nueva circunscripción de los géneros *Azorella* y *Mulinum* (incluyendo a *Laretia*). De esta manera, los géneros recircunscriptos

reflejarán una nueva concepción de los linajes que se originaron en la subfamilia Azorelloideae en relación a ambientes xéricos. Esta nueva concepción facilitará el planteo de hipótesis y de trabajos a futuro que permitan analizar la adquisición de características claves en la diversificación del grupo y comprender la evolución del xeromorfismo en los Andes.

**Apéndice 1.** Ejemplares de Azorelloideae a partir de los cuales se obtuvieron secuencias nucleotídicas de las regiones *trnQ-rps16*, intrón *rps16*, *rps16-trnK*, *trnG-trnS* y *rpL32-trnL* del genoma del cloroplasto y de la región ITS de ADN nuclear ribosomal, indicando número de ADN, información de lugar y fecha de colección, colectores y herbario de los ejemplares estudiados. También se indica el número de GenBank para cada región en el orden que se mencionan previamente. Las regiones para las cuales no fue posible obtener secuencias nucleotídicas para esa especie se indican con guiones. Para los acrónimos de los herbarios se siguió a Holmgren & al. (1990).

*Asteriscium chilense* Cham. & Schtdl., ADN nro. CC-272, Chile, Región V, Pcia. Valparaíso, área de recreación Quebrada Verde, desde Valparaíso a Laguna Verde, entrando a mano derecha. Lomas frente al mar, 10-XII-2010, Calviño & al. 764 (BCRU), KM672331, KM672083, KM672179, KM672252, KM671988, KM671901; *Asteriscium closii* (Kuntze) Mathias & Constance, ADN nro. CC-345, Chile, Región II, Pcia. Antofagasta, camino nuevo a Taltal por RN 1, desvío de tierra, km 7, 12-XII-2010, Calviño & al. 778 (BCRU), KM672332, KM672084, KM672180, KM672253, KM671989, KM671902; *Azorella ameghinoi* Speg., ADN nro. CC-273, Chile, Región XII, Pcia. Última Esperanza, 4-5 km SE Estancia Co. Guido, 9-XII-1995, Elvebakk & Robertsen 537 (CONC), KM672311, KM672061, KM672156, -, -, KM671875; *Azorella aretioides* DC., ADN nro. CC-213, Ecuador, Prov. Napo, Camino Quito Baeza, Páramo de Guamini, 7-X-1976, Ollgaard & Balslev 8260 (MO); *Azorella biloba* Wedd., ADN nro. CC-248, Argentina, Salta, Dpto. Santa Victoria, Arroyo Peña Negra. 30-XI-2010, Zuloaga 10761 (IBODA), KM672302, KM672048, KM672144, KM672223, -, KM671861; *Azorella biloba* Wedd., ADN nro. CC-349, Bolivia, Dpto. Chuquisaca, carretera Chataquilla (Punilla a Chanauca), 3600 m, 26-XII-1993, Wood 7729 (LPB), -, KM672049, -, -, -, KM671862; *Azorella compacta* Phil., ADN nro. CC-274, Argentina, Jujuy, Dpto. Tumbaya, a 1,5 km de Alto del Morado, hacia Purmamarca, El Quemado, RN 52, km 36, 15-XII-2010, Calviño & al. 795 (BCRU), KM672303, KM672050, KM672145, KM672224, KM671957, KM671863; *Azorella crassipes* Phil., ADN nro. CC-55, Argentina, Neuquén, Dpto. Ñorquín, Copahue, pueblo, 2044, 16-III-2008, Calviño & al. 732 (BCRU), KM672292, KM672034, KM672131, KM672214, KM671946, KM671846; *Azorella crenata* (Ruiz & Pav.) Pers., ADN nro. CC-215, Perú, Dpto. Puno, Carabaya, laderas del Co. Coropina, 22-VIII-1980, Boeke & Boeke 3158 (UC); *Azorella cryptantha* (Clos) Reiche, ADN nro. CC-249, Argentina, La Rioja, Dpto. Vinchina, Reserva Laguna Brava, Laguna de Mulas Muertas, 13-XI-2010, Donadío 63 (IBODA), -, -, -, -, -, KM671841; *Azorella cryptantha* (Clos) Reiche, ADN nro. CC-275, Chile, Región IV, Pcia. Elqui, camino al Paso de Agua Negra, 18-XII-2000, Loyola s.n. (CONC), -, KM672032, KM672128, -, KM671944, KM671842; *Azorella diapensioides* A. Gray, ADN nro. CC-218, Bolivia, Dpto. La Paz, Omasuyos, Chua, ladera cerca del lago Titicaca, 21-X-1979, Beck 2350 (SI); *Azorella diversifolia* Clos. var. *antillanca* Zech, ADN nro. CC-250, Chile, Región X, Pcia. Osorno, PN Puyehue, camino desde el hotel Antillanca al cráter del volcán Raihuén, 5-II-2011, Calviño & al. 803 (BCRU), -, KM672051, KM672146, KM672225, KM671958, KM671864; *Azorella diversifolia* var. *diversifolia* Clos., ADN nro. CC-385, Chile, Región IX, Pcia. Malleco. Angol, PN Nahuelbuta, salida hacia Cañete viniendo de Angol, cerca de casa de

guardaparque, a orillas de un arroyo, en bosque con *Nothofagus* y *Araucaria*, 20-I-2008, *Zapata & Sede 374* (CONC), KM672304, KM672052, KM672147, KM672226, KM671959, KM671865; *Azorella filamentosa* Lam., ADN nro. CC-365, Argentina, Tierra Del Fuego, sector Río Cóndor, Pto Arturo, 6-II-1995, *Pisano & al. 7990* (CONC), -, -, KM672157, -, -, KM671876; *Azorella filamentosa* Lam., ADN nro. CC-403, Argentina, Tierra del Fuego, 62 km N of Tolhuin towards Rio Grande on route 3. Dunes behind beach, 25-I-2002, *Chandler 1123* (CANB), KM672312, KM672062, KM672158, -, -, KM671877; *Azorella fuegiana* Speg., ADN nro. CC-276, Chile, Región XII, Pcia. Magallanes, comuna de San Gregorio, PN Pali Aike, 6-I-2004, *Domínguez 181* (CONC), -, KM672063, KM672159, KM672233, KM671968, KM671878; *Azorella fuegiana* Speg., ADN nro. CC-404, Argentina, Tierra del Fuego, Mountains just E of Paso Garibaldi, 26-I-2002, *Chandler 1127* (CANB), KM672313, KM672064, KM672160, -, KM671969, KM671879; *Azorella lycopodioides* Gaudich., ADN nro. CC-41, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Catedral, mallín bajo Punta Princesa, ladera E, mirando al lago Gutiérrez, 1897 m, 7-III-2008, *Calviño & al. 711* (BCRU), KM672293, KM672035, -, KM672215, KM671947, KM671847; *Azorella lycopodioides* Gaudich., ADN nro. CC-56, Argentina, Neuquén, Dpto. Ñorquín, Copahue, 2059 m, 15-III-2008, *Calviño & al. 733* (BCRU), KM672294, KM672036, KM672132, KM672216, KM671948, KM671848; *Azorella madreporica* Clos, ADN nro. CC-46, Argentina, Chubut, Co. La Hoya, mallín siguiendo el 2do tramo de sillars, 1717 m, 9-III-2008, *Calviño & al. 716* (BCRU), KM672305, KM672053, KM672148, KM672227, KM671960, KM671866; *Azorella madreporica* Clos, ADN nro. CC-47, Argentina, Chubut, Co. La Hoya, mallín siguiendo 2do tramo de sillars, 1825 m, 9-III-2008, *Calviño & al. 717* (BCRU), KM672306, KM672054, KM672149, KM672228, KM671961, KM671867; *Azorella monantha* Clos, ADN nro. CC-37, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, peladal al finalizar sendero a Laguna Verde, 1542 m, 6-III-2008, *Calviño & al. 707* (BCRU), KM672308, KM672057, KM672152, KM672231, KM671964, KM671871; *Azorella monantha* Clos, ADN nro. CC-38, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, peladal al finalizar sendero a Laguna Verde, 1542, 6-III-2008, *Calviño & al. 708* (BCRU), KM672309, KM672058, KM672153, KM672232, KM671965, KM671872; *Azorella monteroi* Martínez & Constance, ADN nro. CC-277, Chile, Región VIII, Pcia. Biobío, Antuco, Cordillera de los Andes, ruta desde El Toro a Polcura, 28-I-2004, *Brownless & al. 1007* (CONC), -, KM672037, KM672133, -, -, KM671849; *Azorella multifida* Pers., ADN nro. CC-220, Perú, Dpto. Cajamarca, Pampa de la Sal, 27-VI-1983, *Sagastegui 10740* (UC); *Azorella multifida* Pers., ADN nro. CC-252, Bolivia, Dpto. La Paz, Franz Tamayo, Madidi, Apolobamba, Agua Blanca, Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba, Agua Blanca y carretera hacia Antaquilla, pasando el río Pelechuco, 4100 m, 7-VI-2008, *Fuentes & Huaylla 12807* (SI), -, -, -, -, -, KM671843; *Azorella patagonica* Speg., ADN nro. CC-221, Argentina, Santa Cruz, Dpto. Lago Argentino, ruta al Glaciar Perito Moreno, 2 km del Calafate, 23-I-1989, *Zech & Contogiorgakis 20* (CONC), -, -, -, -, -, KM671868; *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias & Constance, ADN nro. CC-222, Ecuador, Prov. Pichincha, Cordillera Occidental, vertientes del Pichincha, 11-VII-1959, *Barklay & al. 7824* (UC), -, KM672038, KM672134, -, KM671949, KM671850; *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias & Constance, ADN nro. CC-346, Ecuador, 5-I-2002, *Narvaez 693* (SI), -, -, -, -, -, KM671851; *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias & Constance, ADN nro. CC-442, Ecuador, Tungurahua, Santiago de Pillaro, PN Llanganates, 3950 m, 13-XI-1999, *Neil 12019* (SI), KM672295, KM672039, -, -, KM671950, KM671852; *Azorella pulvinata* Wedd., ADN nro. CC-223, Bolivia, Dpto. La Paz, Franz Tamayo, paso Pelechuco, 22-VII-1982, *Menhofer 26* (UC), -, -, -, -, -, KM671844; *Azorella selago* Hook., ADN nro. CC-253, Argentina, Tierra del Fuego, Ushuaia, Glaciar Martial, 12-III-2010, *Magnin & Born 7* (BCRU), -, KM672059, KM672154, -, KM671966, KM671873; *Azorella selago* Hook., ADN nro. CC-402, Australia, Tasmania, Overland track, 100 m S of junction

with Bauer Bay track, 500 m NNE of North Mountain, 12-III-1993, *Jackson 66* (CANB), KM672310, KM672060, KM672155, -, KM671967, KM671874; *Azorella spinosa* (Ruiz & Pav.) Pers., ADN nro. CC-254, Chile, Región VIII, Pcia. Ñuble, Co. Ninhue, laderas, 2-XII-1998, *Matthei 559* (CONC), KM672291, KM672033, KM672130, KM672213, KM671945, KM671845; *Azorella trifoliolata* Clos, ADN nro. CC-344, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, Lago Nahuel Huapi, playa Bahía Serena, Av. Bustillo km 13.5, 10-III-2008, 778 m, *Calviño & al. 719* (BCRU), -, KM672055, KM672150, KM672229, KM671962, KM671869; *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Pers., ADN nro. CC-50, Argentina, Neuquén, Dpto. Aluminé, PN Lanín, Lago Quillén, camino a oficina del guardaparque, 12-III-2008, 976 m, *Calviño & al. 722* (BCRU), KM672296, KM672040, KM672135, KM672217, KM671951, KM671853; *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Pers., ADN nro. CC-255, Argentina, San Juan, Dpto. Calingasta, Barreal, subida a la antena de El Tontal, 30-XI-2010, *Kiesling 10410* (MERL), KM672297, KM672041, KM672136, KM672218, KM671952, KM671854; *Bolax gummifera* (Lam.) Spreng., ADN nro. CC-256, Argentina, Tierra del Fuego, Ushuaia, Glaciar Martial, 13-III-2010, *Magnin & Born 9* (BCRU), KM672335, KM672089, KM672183, KM672257, -, KM671907; *Bowlesia incana* Ruiz & Pav., ADN nro. CC-224, Argentina, Buenos Aires, Berisso, 12 km NE de La Plata a orillas del Río de La Plata, 8-XII-1938, *Eyerdam & al. 23376* (SI), KM672333, KM672085, -, KM672254, -, KM671903; *Bowlesia lobata* Ruiz & Pav., ADN nro. CC-257, Bolivia, Dpto. La Paz, Bautista Saavedra, Área Natural de Manejo Integrado, Chiata, a 20 m del río, 3400 m, 21-III-2009, *Achá & al. 7* (SI), -, -, -, -, KM671904; *Bowlesia tropaeolifolia* Gillies & Hook., ADN nro. CC-33, Argentina, Río Negro, Dpto. Pilcaniyeu, RN 23 de Bariloche a Pilcaniyeu, Laguna Los Juncos, afloramiento rocoso, 1005 m, 5-III-2008, *Calviño & al. 703* (BCRU), KM672334, KM672086, KM672181, KM672255, KM671990, KM671905; *Diplaspis nivis* Van den Borre & Henwood, ADN nro. CC-435, Australia, New South Wales, Tumbaramba, Kosciuszko National Park, IBRA region AA, Townsend Spur. In the first gully N of Racecourse Gully; 1.1 km NE of Mt Townsend, 26-II-2009, *McAuliffe & al. 964* (CANB), -, KM672072, KM672169, KM672242, KM671978, KM671888; *Diplaspis nivis* Van den Borre & Henwood, ADN nro. CC-436, Australia, New South Wales, Snowy River, Kosciuszko National Park, IBRA region AA; on the eastern slopes of Mount Stillwell, in creekline above treeline, 3-III-2011, *McAuliffe & al. 1007* (CANB), KM672322, KM672073, KM672170, KM672243, KM671979, KM671889; *Diposis bulbocastanum* DC., ADN nro. CC-226, Chile, Región IV, Pcia. Elqui, Co. de Tapado, 5-I-1981, *Arroyo 81006* (CONC), -, -, -, -, KM671908; *Diposis patagonica* Skottsb., ADN nro. CC-60, Argentina, Río Negro, Dpto. Pilcaniyeu, RN 23 a Pilcaniyeu, a 9 km de Dina Huapi, 27-X-2009, *Calviño & al. 740* (BCRU), KM672336, KM672090, KM672184, KM672258, KM671992, KM671909; *Domeykoa oppositifolia* Phil., ADN nro. CC-278, Chile, Región II, Pcia. Antofagasta, Por RN 1 km 89 bifurcación a Qda Higuera, camino a Monte Cristo RB-710, km 7, Cuesta de Paposo, 650 m, 13-XII-2010, *Calviño & al. 786* (BCRU), KM672328, KM672080, KM672176, KM672249, KM671985, KM671897; *Domeykoa perennis* Johnst., ADN nro. CC-259, Chile, Región II, Pcia. Antofagasta, Quebrada Sepultura, 3-X-1991, *Quezada & Ruiz 166* (CONC), -, -, -, -, KM671898; *Eremocharis fruticosa* Phil., ADN nro. CC-279, Chile, Región II, Pcia. Antofagasta, entrada a Cifuncho, 12-XII-2010, *Calviño & al. 781* (BCRU), KM672329, KM672081, KM672177, KM672250, KM671986, KM671899; *Gymnophyton flexuosum* Clos., ADN nro. CC-281, Chile, Región III, Pcia. Huasco, ruta que va de Vallenar a Alto del Carmen, embalse Santa Juana, sobre costado de ruta, 700 m, 11-XII-2010, *Calviño & al. 770* (BCRU), -, KM672074, KM672171, KM672244, KM671980, KM671890; *Gymnophyton foliosum* Phil., ADN nro. CC-282, Chile, Región II, Pcia. Antofagasta, Entrada a Cifuncho, 580 m, 12-XII-2010, *Calviño & al. 780* (BCRU), KM672323, KM672075, KM672172, KM672245, KM671981, KM671891; *Gymnophyton isatidicarpum* (Presl. ex DC.) Mathias & Constance, ADN nro. CC-283, Chile, Región V, Pcia. Los

Andes, por RN 60, km 80, a orillas del río Blanco, unos mts antes del puente Crosby, a 34 km de Los Andes, 9-XII-2010, *Calviño & al.* 762 (BCRU), KM672324, KM672076, KM672173, KM672246, KM671982, KM671892; ***Gymnophytom polycephalum* (Gillies & Hook.) Clos**, ADN nro. CC-225, Argentina, Mendoza, ca. 50 km al E de Puente del Inca sobre RN 7 a Mendoza, 9-II-1987, *Stuessy & al.* 10377 (CONC), -, -, -, -, KM671894; ***Gymnophytom polycephalum* (Gillies & Hook.) Clos**, ADN nro. CC-280, Argentina, Salta, Dpto. Rosario de Lerma, RN 51, camino de San Antonio de los Cobres a Salta, Puente de Integración Argentino-Chileno, 2200 m, 17-XII-2010, *Calviño & al.* 799 (BCRU), KM672325, KM672077, KM672174, KM672247, KM671983, KM671893; ***Gymnophyton robustum* Clos**, ADN nro. CC-227, Chile, Región IV, Pcia. Elqui, camino entre junta y embalse La Laguna, 09-I-1981, *Arroyo 81155* (CONC), KM672326, KM672078, -, -, -, KM671895; ***Gymnophyton spinosissimum* Phil.**, ADN nro. CC-260, Chile, Región III, Pcia. Copiapó, 2 km al O de Mina Adelaida, 25-V-2007, *Reyes & Letelier 1365* (CONC), KM672327, KM672079, KM672175, KM672248, KM671984, KM671896; ***Homolocarpus digitatus* (Phil.) Mathias & Constance**, ADN nro. CC-284, Chile, Región III, Pcia. Huasco, Freirina, 15 km al S de Co. Blanco, 10-XI-2004, *Teillier & Tomé 6123* (CONC), -, KM672087, KM672182, KM672256, KM671991, KM671906; ***Homolocarpus integerrimus* (Turez.) Mathias & Constance**, ADN nro. CC-285, Chile, Región III, Huasco, PN Llanos de Challe. 3-4 km desde la RP pavimentada (nueva) C440 que va de carrizal bajo a R5 o Vallenar. Camino que sale al S de la casa del guardaparque, 12-XII-2010, *Calviño & al.* 773 (BCRU), -, KM672088, -, -, -, ***Huanaca acaulis* Cav.**, ADN nro. CC-441, Argentina, Santa Cruz, Dpto. Deseado, RP 26 de Río Mayo a Comodoro Rivadavia, 532 m, 2-XII-2009, *Biganzoli 2311* (SI), KM672314, KM672065, KM672161, KM672234, KM671970, KM671880; ***Huanaca andina* Phil.**, ADN nro. CC-40, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Catedral, refugio Lynch, 1919 m, 7-III-2008, *Calviño & al.* 710 (BCRU), KM672315, KM672066, KM672162, KM672235, KM671971, KM671881; ***Huanaca boelckei* Mathias & Constance**, ADN nro. CC-44, Argentina, Neuquén, Co. La Hoya, al costado del camino del 1er tramo de sillas, 1543 m, 9-III-2008, *Calviño & al.* 714 (BCRU), KM672316, KM672067, KM672163, KM672236, KM671972, KM671882; ***Huanaca burkartii* Mathias & Constance**, ADN nro. CC-35, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, Laguna Verde, 1529 m, 6-III-2008, *Calviño & al.* 705 (BCRU), KM672317, KM672068, KM672164, KM672237, KM671973, KM671883; ***Huanaca burkartii* Mathias & Constance**, ADN nro. CC-42, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Catedral, Mallín bajo Punta Princesa, ladera E, mirando al lago Gutiérrez, 1897 m, 7-III-2008, *Calviño & al.* 712 (BCRU), KM672318, KM672069, KM672165, KM672238, KM671974, KM671884; ***Huanaca burkartii* Mathias & Constance**, ADN nro. CC-45, Argentina, Neuquén, Co. La Hoya, mallín al costado de refugio fin 1er tramo de sillas, 1675 m, 9-III-2008, *Calviño & al.* 715 (BCRU), KM672319, KM672070, KM672166, KM672239, KM671975, KM671885; ***Laretia acaulis* (Cav.) Gillies & Hook.**, ADN nro. CC-93, Chile, Región V, Pcia. Los Andes, Portillo, por RN 60, unos kms después de pasar la aduana, aerosilla en caracoles, Centro de Ski Portillo, 2600 m, 9-XII-2010, *Calviño & al.* 759 (BCRU), KM672307, KM672056, KM672151, KM672230, KM671963, KM671870; ***Mulinum albovaginatum* Gillies & Hook.**, ADN nro. CC-94, Chile, RME, Prov. Cordillera, Paso de Maipo, sector Picos Bayos, 3440 m, 23-III-2006, *Mieres s.n.* (CONC 166141), KM672259, KM671993, KM672091, KM672185, KM671910, KM671791; ***Mulinum albovaginatum* Gillies & Hook.**, ADN nro. CC-126, Argentina, Mendoza, Dpto. Malargüe, trayecto de Malargüe a Las Loicas, 1400-1750 m, 29-I-1994, *Villagrán & al.* 8128 (CONC), -, KM671994, -, -, -, KM671792; ***Mulinum albovaginatum* Gillies & Hook.**, ADN nro. CC-228, Argentina, Neuquén, Dpto. Minas, Cordillera del Viento, cruzada de Tricao Malal al Cajón de Butaló, ladera este, 3-XI-1964, *Boelcke 11610* (SI), -, -, -, -, -, KM671793; ***Mulinum albovaginatum* Gillies & Hook.**, ADN nro. CC-230,

Chile, Región VII, Pcia. Curicó, Valle del río Teno, 1000 m, 29-XII-1971, *Zölner 5950* (CONC), -, -, -, -, KM671794; *Mulinum crassifolium Phil.*, ADN nro. CC-127, Chile, Región II, Pcia. El Loa, a 70 km de San Pedro de Atacama RN 5, a 3 km al S del desvío a Bolivia, 4460 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 788* (BCRU), KM672261, KM671996, KM672093, KM672187, KM671912, KM671798; *Mulinum echegarayi Hieron.*, ADN nro. CC-95, Argentina, San Juan, Dpto. Calingasta, Barreal, subida a la antena de El Tontal, 3000 m, 30-XI-2010, *Kiesling 10412* (MERL), KM672262, KM671997, KM672094, KM672188, KM671913, KM671799; *Mulinum echegarayi Hieron.*, ADN nro. CC-287, Argentina, Mendoza, Dpto. Las Heras, Camino de Villavicencio a Uspallata, Antena del Paramillo, 3153 m, 9-XII-2010, *Calviño & al. 757* (BCRU), KM672263, KM671998, KM672095, KM672189, KM671914, KM671800; *Mulinum echinus DC.*, ADN nro. CC-31, Argentina, Río Negro, Dpto. Pilcaniyeu, RN 23 de Bariloche a Pilcaniyeu, Estancia San Ramón, afloramiento rocoso en mallín bajo del Co. Villegas, 1021 m, 5-III-2008, *Calviño & al. 702* (BCRU), -, KM671999, KM672096, KM672190, KM671915, KM671801; *Mulinum echinus DC.*, ADN nro. CC-70, Argentina, Neuquén, Dpto. Los Lagos, PN Nahuel Huapi, 2,3 km al O de RN 40, 1180 m, 27-XII-2010, *Fernández 7* (BCRU), KM672267, KM672002, KM672099, KM672192, KM671917, KM671804; *Mulinum echinus DC.*, ADN nro. CC-231, Chile, Región VI, Pcia. Colchagua, San Fernando, Baños del Flaco, 13-XII-1937, *Perez Moreau 23311* (BA), KM672264, -, -, -, KM671817; *Mulinum echinus DC.*, ADN nro. CC-232, Chile, Región V, Pcia. Los Andes, camino internacional de Los Andes a Argentina, Juncal, 2200 m, 16-I-1964, *Marticorena & Matthei 629* (CONC), -, -, -, -, KM671805; *Mulinum echinus DC.*, ADN nro. CC-262, Argentina, Río Negro, Dpto. San Antonio Oeste, 10 km S de Sierra Grande, desvío a Punta Colorada, 5-I-1995, *Chiapella & Puntieri 13* (BCRU), -, KM672004, KM672101, -, KM671919, KM671807; *Mulinum famatinense Wolff*, ADN nro. CC-448, La Rioja, Dpto. Famatina, desde Cueva de Pérez a la Mejicana, 4032 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 817bis* (BCRU), KM672280, KM672021, KM672118, KM672203, KM671933, KM671830; *Mulinum hallei Skottsb.*, ADN nro. CC-97, Argentina, Chubut, Dpto. Tehuelches, RN 40, 3 km del centro de Gobernador Costa, 8-XII-2010, *Losert 11* (BCRU), -, KM672042, KM672137, -, -, -; *Mulinum hallei Skottsb.*, ADN nro. CC-288, Argentina, Chubut, Dpto. Languiño, 15 km al E de Tecka por RP 6, 1018 m, 19-I-2012, *Fernández 13* (BCRU), KM672298, KM672043, KM672138, KM672219, KM671953, KM671855; *Mulinum hallei Skottsb.*, ADN nro. CC-289, Argentina, Santa Cruz, Dpto. Deseado, Pto. Deseado, 50 m, 23-I-2012, *Fernández 41* (BCRU), KM672299, KM672044, KM672139, KM672220, KM671954, KM671856; *Mulinum leptacanthum Phil.*, ADN nro. CC-36, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, Laguna Verde, barranca a orillas de la laguna, 1529 m, 6-III-2008, *Calviño & al. 706* (BCRU), KM672268, KM672005, KM672102, KM672193, KM671920, KM671808; *Mulinum leptacanthum Phil.*, ADN nro. CC-49, Argentina, Neuquén, Dpto. Lacar, Co. Chapelco, mallín de altura, 11-III-2008, 1748 m, *Calviño & al. 721* (BCRU), KM672269, -, KM672103, KM672194, KM671921, KM671809; *Mulinum leptacanthum Phil.*, ADN nro. CC-69, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, Mirador del Ñirihuau, 13-III-2010, *Calviño & al. 753* (BCRU), KM672266, KM672001, KM672098, KM672191, KM671916, KM671803; *Mulinum leptacanthum Phil.*, ADN nro. CC-128, Chile, Región VIII, Pcia. Biobío, paso Pichachen, hito fronterizo, 2100 m, 23-I-2001, *Baeza & al. 2981* (CONC), KM672270, KM672006, KM672104, -, KM671922, KM671810; *Mulinum leptacanthum Phil.*, ADN nro. CC-263, Argentina, Neuquén, Dpto. Huiliches, PN Lanín, volcán Lanín, ladera N subiendo al refugio por Sendero de Mulas, pedrero a 2100-2350 m, 1-II-2000, *Ezcurra & al. 3000* (BCRU), KM672271, KM672007, KM672105, KM672195, KM671923, KM671811; *Mulinum microphyllum (Cav.) Pers.*, ADN nro. CC-32, Argentina, Río Negro, Dpto. Pilcaniyeu, RN 23 de Bariloche a Pilcaniyeu, Estancia San Ramón, afloramiento rocoso en mallín bajo del Co. Villegas, 1021 m, 05-III-2008, *Calviño &*

al. 701 (BCRU), KM672300, KM672045, KM672140, -, KM671955, KM671857; *Mulinum microphyllum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-34, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, sendero Laguna Verde, mirador pedregoso, 1580 m, 6-III-2008, Calviño & al. 704 (BCRU), KM672301, KM672046, KM672141, KM672221, KM671956, KM671858; *Mulinum microphyllum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-264, Argentina, Neuquén, Dpto. Zapala, RP 13 de Zapala a Primeros Pinos, a 10 km de Zapala, 1100-1200 m, 2-XII-1999, Ezcurra & al. 2433 (BCRU), -, KM672047, KM672142, -, -, KM671859; *Mulinum microphyllum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-291, Argentina, Chubut, Dpto. Cushamen, El Maitén, 9-XII-2010, Cottet 8 (BCRU), -, -, KM672143, KM672222, -, KM671860; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-30, Argentina, Río Negro, Dpto. Pilcaniyeu, RN 23 de Bariloche a Pilcaniyeu, Estancia San Ramón, junto a la ruta, 1021, 5-III-2008, Calviño & al. 700 (BCRU), KM672273, KM672009, KM672107, KM672196, KM671925, KM671813; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-39, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, peladar al finalizar sendero a Laguna Verde, 1542 m, 6-III-2008, Calviño & al. 709 (BCRU), KM672265, KM672000, KM672097, -, -, KM671802; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-53, Argentina, Neuquén, Dpto. Aluminé, Co. Batea Mahuida, camino que sale a la izquierda del cráter, 1753 m, 13-III-2008, Calviño & al. 727 (BCRU), KM672274, KM672010, KM672108, KM672197, KM671926, KM671814; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-68, Argentina, Neuquén, Dpto. Ñorquín, Copahue-Caviahue, Salto del Agrio, camino al mirador del cañadón, 1490 m, 15-III-2008, Calviño & al. 734 (BCRU), KM672275, KM672011, KM672109, KM672198, KM671927, KM671815; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-71, Argentina, Neuquén, Dpto. Los Lagos, PN Nahuel Huapi, 400 m al NO de RN 40, 11 km NE del puente boca del Río Limay, 780 m, 26-XII-2010, Fernández 6 (BCRU), KM672276, KM672012, KM672199, KM672110, KM671928, KM671816; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-234, Argentina, Buenos Aires, Pdo. Tornquist, Sierra de la Ventana, Paraje La Gruta, 450 m, -IX-1984, Bottino 247 (MERL), -, KM672013, -, -, KM671929, KM671818; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-236, Argentina, Mendoza, Dpto. Malargüe, Valle del Río Tordillo, 2220 m, 15-I-1989, Zech & Contogiogakis 7 (CONC), -, KM672014, -, -, -, KM671819; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-245, Chile, RME, Pcia. Santiago, San Ramón, 2700 m, 5-IV-1959, Schlegel 2476 (CONC), -, -, -, -, -, KM671820; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-246, Chile, Región IV, Pcia. Elqui: 20,2 km N de Hurtado (iglesia) por camino sinuoso de ripio a Vicuña, 1650 m, 19-I-1993, Stuessy & Ruiz 12775a (CONC), -, -, -, -, -, KM671821; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-261, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, La Fragua, roquedal frente a Laguna Los Juncos, 8-XII-1992, Puntieri s.n. (BCRU), -, KM672003, KM672100, -, KM671918, KM671806; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-265, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Meta, ladera norte y oeste, 1700 m, 13-II-1994, Ferreyra & Clayton 291 (BCRU), -, KM672015, KM672111, -, -, KM671822; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-266, Argentina, Neuquén, Dpto. Chos Malal, PP Tromen, planicie frente a la laguna del volcán Tromen, 2135 m, 16-I-1995, Chiapella & al. 528 (BCRU), -, KM672016, KM672112, -, KM671930, KM671823; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-268, Argentina, Neuquén, Dpto. Ñorquín, PP Caviahue-Copahue, pozo geotérmico, ca. Laguna las Mellizas, 2100 m, 30-I-2000, Ezcurra & al. 2909 (BCRU), -, -, -, -, -, KM671824; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-269, Chile, Región VIII, Pcia. Biobío, camino a Laguna El Barco, 1300 m, -II-2002, Mihoc & al. 4590 (CONC), -, KM672017, KM672113, -, -, KM671825; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-290, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, PN Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, Laguna Verde, 26-II-2009, Calviño & al. 745 (BCRU), KM672272, KM672008, KM672106, -, KM671924, KM671812; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-292, Argentina, Chubut, Dpto. Languiñeo, 15 km al E

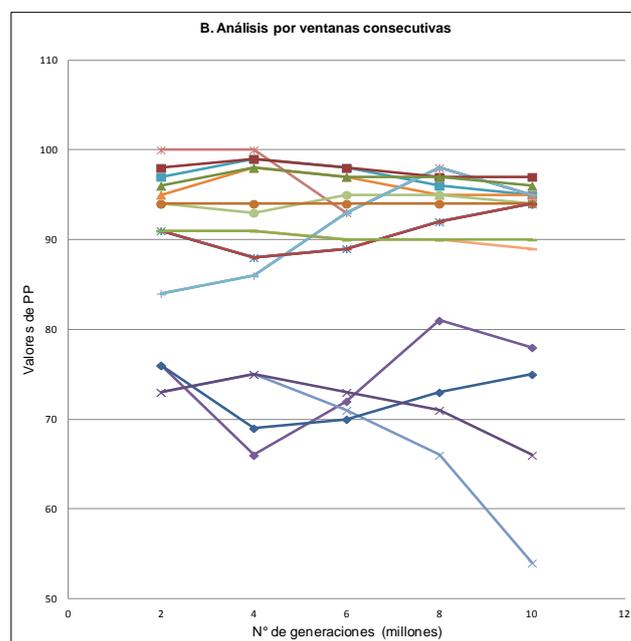
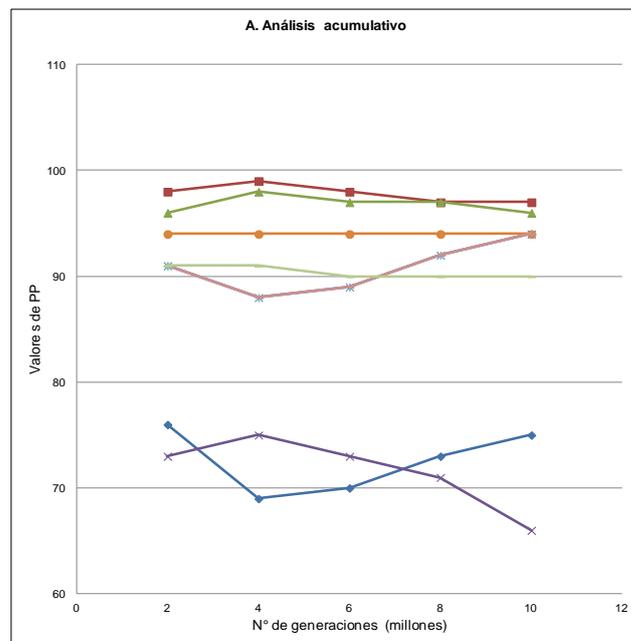
de Tecka por RP 62, 1018 m, 19-I-2012, *Fernández 14* (BCRU), KM672277, KM672018, KM672114, KM672200, KM671931, KM671826; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-293, Argentina, Santa Cruz, Dpto. Deseado, Cañadón Torcido, 64 m, 23-I-2012, *Fernández 25* (BCRU), KM672278, KM672019, KM672115, KM672201, KM671932, KM671827; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-294, Chile, Región XII, Pcia. Última Esperanza, camino al Parque Nacional Torres del Paine, 7,2 km del camino a Co. Guido, cerca del extremo E del Lago Sarmiento 100 m, 24-XII-1994, *Landrum & Landrum 8410* (CONC), -, -, KM672116, -, -, KM671828; *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., ADN nro. CC-298, Argentina, Río Negro, Dpto. Bariloche, entre Ao. Casa de Piedra y Lago Moreno, 10-III-2012, *Fernández 44* (BCRU), KM672279, KM672020, KM672117, KM672202, -, KM671829; *Mulinum triacanthum* Griseb., ADN nro. CC-354, Bolivia, Cochabamba, Prov. Tapacarí, Viscachani, 2,5 km NNW de Japa K'asa, km 125, 4120 m, 23-II-1995, *Pestalozzi 474* (LPB), KM672281, KM672022, KM672119, -, KM671934, KM671831; *Mulinum triacanthum* Griseb., ADN nro. CC-373, Argentina, La Rioja, Dpto. Famatina, 2 km antes de llegar a la Cueva de Pérez, 3229 m, 9-II-2013, *Fernández 50* (BCRU), KM672282, KM672023, KM672120, KM672204, KM671935, KM671832; *Mulinum triacanthum* Griseb., ADN nro. CC-374, Argentina, La Rioja, Dpto. Famatina, 2 km antes de llegar a la Cueva de Pérez, 3128 m, 9-II-2013, *Fernández 51* (BCRU), KM672283, KM672024, KM672121, KM672205, KM671936, KM671833; *Mulinum triacanthum* Griseb., ADN nro. CC-375, Argentina, Catamarca, Dpto. Andalgalá, subida a Minas Capillitas, casi llegando a la hostería Refugio del Minero, 3037 m, 13-II-2013, *Fernández 57* (BCRU), KM672284, KM672025, KM672122, KM672206, KM671937, KM671834; *Mulinum triacanthum* Griseb., ADN nro. CC-376, Argentina, Catamarca, Dpto. Belén, Cuesta de Belén, 3000 m, 13-II-2013, *Fernández 60* (BCRU), KM672285, KM672026, KM672123, KM672207, KM671938, KM671835; *Mulinum triacanthum* Griseb., ADN nro. CC-446, Argentina, La Rioja, Dpto. Famatina, Cueva de Pérez, 3846 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 816* (BCRU), KM672286, KM672027, KM672124, KM672208, KM671939, KM671836; *Mulinum triacanthum* Griseb., ADN nro. CC-447, Argentina, La Rioja, Dpto. Famatina, desde Cueva de Pérez a la Mejicana, 4032 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 818* (BCRU), KM672287, KM672028, KM672125, KM672209, KM671940, KM671837; *Mulinum ulicinum* Gillies & Hook., ADN nro. CC-96, Argentina, Jujuy, Dpto. Humahuaca, Mina Aguilar, camino al campamento viejo (camino a la veta), 4400 m, 16-XII-2010, *Calviño & al. 797* (BCRU), KM672288, KM672029, KM672210, KM672126, KM671941, KM671838; *Mulinum ulicinum* Gillies & Hook., ADN nro. CC-129, Chile, Región II, Pcia. El Loa, a 10 km del límite con Argentina, 4430 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 792* (BCRU), KM672289, KM672030, KM672127, KM672211, KM671942, KM671839; *Mulinum ulicinum* Gillies & Hook., ADN nro. CC-296, Argentina, Salta, Dpto. Los Andes, camino a Alto de Tocomar, km 181 de la RN 51, 4500 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 798* (BCRU), KM672290, KM672031, KM672128, KM672212, KM671943, KM671840; *Mulinum valentini* Speg., ADN nro. CC-243, Argentina, Santa Cruz, Dpto. Lago Buenos Aires, RN 40, 64 km al S de Perito Moreno, 569 m, 25-I-2012, *Fernández 30* (BCRU), KM672260, KM671995, KM672092, KM672186, KM671911, KM671795; *Mulinum valentini* Speg., ADN nro. CC-244, Chile, Región XII, Pcia. Última Esperanza, Sierra de los Baguales, Estancia La Cumbre, 1000 m, 13-XII-2000, *Domínguez 286* (CONC), -, -, -, -, KM671796; *Mulinum valentini* Speg., ADN nro. CC-271, Argentina, Chubut, Dpto. Escalante, 70 km al N de Comodoro Rivadavia, 640 m, 6-I-1991, *Leuenberger 4118* (BAB), -, -, -, -, KM671797; *Pozoa volcánica* Mathias & Constance, ADN nro. CC-51, Argentina, Neuquén, Dpto. Aluminé, RP 11 entre lago Ñorquinco y lago Moquegue, al costado de la ruta, bajo acantilado de Araucarias, 1032 m, 13-III-2008, *Calviño & al. 724* (BCRU), KM672330, KM672082, KM672178, KM672251, KM671987, KM671900; *Schizeilema fragoseum* (F. Muell.) Domin., ADN nro. CC-437, Australia, New South Wales, Snowy River, Kosciuszko National

## SISTEMÁTICA DE AZORELLA-MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

### CAPÍTULO 3: ESTUDIOS FILOGENÉTICOS EN AZORELLA-MULINUM

Park; Rams Head area in headwaters of Snowy River; 220 m W of Mount Kosciuszko lookout, 13-IX-2012, *Flowers 519* (CANB), KM672320, -, KM672167, KM672240, KM671976, KM671886; *Schizeilema ranunculus* Domin., ADN nro. CC-286, Chile, Región XI, Pcia. Capitán Prat, sector Río Ñadis, 23-I-2009, *Teneb 661* (CONC), KM672321, KM672071, KM672168, KM672241, KM671977, KM671887.

**Apéndice 2.** Valores de probabilidad posterior (PP) estimados durante 10 millones de generaciones para los nueve clados que resultaron más variables para la matriz de datos de evidencia total. **A.** Análisis acumulativo. **B.** Análisis por ventanas consecutivas.



**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**CAPÍTULO 4: REVISIÓN TAXONÓMICA DE *MULINUM***

---

**CAPÍTULO 4: REVISIÓN TAXONÓMICA DE *MULINUM***

## INTRODUCCIÓN

A partir de los estudios morfo-anatómicos de las hojas y de los frutos (Cap. 1), de los estudios uni y multivariados y observaciones en el campo (Cap. 2) en conjunto con los análisis filogenéticos (Cap. 3) que permitieron delimitar especies de difícil identificación, así como del análisis de números ejemplares de herbario donde se estudió la variación exomorfológica de todos los ejemplares, se propone el presente tratamiento taxonómico para *Mulinum*. De las 13 especies reconocidas por Martínez (2008), aquí se reconocen en total 10 especies y tres variedades, para las que se aporta una clave para su reconocimiento, listas de sinónimos, descripciones morfológicas, observaciones sobre afinidades morfológicas entre las especies, discusión de datos bibliográficos, ilustraciones y mapas de distribución. Además se proveen listas de nombres dudosos y nombres excluidos. También se analizan y resuelven problemas nomenclaturales. Los nombres *M. axilliflorum* y *M. echinus* se reducen a sinonimia por primera vez, además se reconocen otros cinco sinónimos nuevos. El nombre de *M. hallei* ahora corresponde a *M. microphyllum* y por lo tanto este último nombre es reemplazado por *M. morenonis*. El nombre *M. famatinense* es considerado aquí una variedad de *M. triacanthum*. Las otras dos variedades reconocidas son *M. spinosum* var. *atacamense* y *M. spinosum* var. *hirsutum*. Se amplía el área de distribución para *M. leptacanthum*, *M. spinosum*, *M. triacanthum* y *M. ulicinum*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se observaron aproximadamente 800 ejemplares, depositados en los herbarios de BA, BAA, BAB, BCRU, BM, CONC, CORD, E, F, G, GOET, K, LAU, LIL, LP, LPB, LY, MA, MCNS, MERL, NY, PR, MPU, PRC, SGO, SI, UPS (abreviaturas según Holmgren & al., 1990). La lista de las especies y variedades aceptadas se proveen en el Apéndice 1. El Apéndice 2 incluye un índice de colecciones con las especies a las que pertenecen.

La identificación de las especies se hizo por comparación con el material tipo o fotografías de los mismos y los protólogos correspondientes, al igual que la resolución de los sinónimos nomenclaturales y taxonómicos. La cita de los tipos se refiere exactamente a lo que se lee en la/s etiqueta/s de herbario que posea el ejemplar. Entre corchetes se detalla la información que no figura en la/s etiqueta/s, y que proviene del análisis conjunto de la/s etiqueta/s y del protólogo. La designación de lectotipos se realizó a partir del análisis de

las fotografías de todos los sintipos. Los ejemplares tipo de la colección de fotografías del Field Museum of Natural History de Chicago, que incluyen los que estaban depositados en el Herbario de Berlín y se destruyeron durante el incendio en 1943, se indican con la abreviatura del herbario donde estaba depositado el tipo seguida del número de la foto, por e.g. “B† foto F número”. Además, se consultaron las bases de datos disponibles online de varios herbarios nacionales y extranjeros, y la del sitio de Plant Science en JSTOR (<http://plants.jstor.org/>) donde fue posible acceder a muchas fotografías de material tipo. Estas colecciones fotográficas disponibles en JSTOR se designan con el código de barras seguido de la palabra “imagen” y una signo de admiración (!) el cual representa que dicha imagen ha sido vista. Los nombres de los autores están abreviados conforme a Brummit & Powell (1992). Para el formato general de la revisión taxonómica, se siguió el criterio solicitado por la revista *Anales del Jardín Botánico de Madrid* para este tipo de trabajos.

Los datos morfológicos para realizar las descripciones de las especies fueron obtenidos a partir del material de herbario y/o de ejemplares recolectados durante viajes de colección, donde se ha podido observar las variaciones morfológicas intraespecíficas e individuales. Cuando se utilizó material de herbario, el mismo fue hervido unos minutos en agua con unas gotas de detergente para rehidratarlo. La mayoría de las observaciones se realizaron bajo microscopio estereoscópico. Para todas las especies se midieron los mismos caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos que los analizados en los análisis morfométricos (ver la Tabla 1 del Cap. 2). Adicionalmente, se agregó un carácter que corresponde a la relación entre el largo del segmento central de la lámina y el ancho del segmento. En base a esto, en las descripciones de las especies para cada variable medida se detalla el rango de los percentiles del 25% y 75%, y los valores que son considerados raros representan los percentiles menores al 10% y/o mayores al 90%. Para aquellos caracteres cuantitativos que resultaron de utilidad en la clave dicotómica se muestran los gráficos de cajas (“box plots”) en el Apéndice 3. Se siguió el criterio de Systematics Association Committee for descriptive biological terminology (1962) para la descripción de la forma de las láminas, de los segmentos foliares, y de los frutos. Los mapas de distribución geográfica (Fig. 1) para cada una de las especies se realizó a partir de los datos de las etiquetas de herbario de cada ejemplar utilizando el software DIVA-GIS 7.5 (Hijmans & al., 2009).

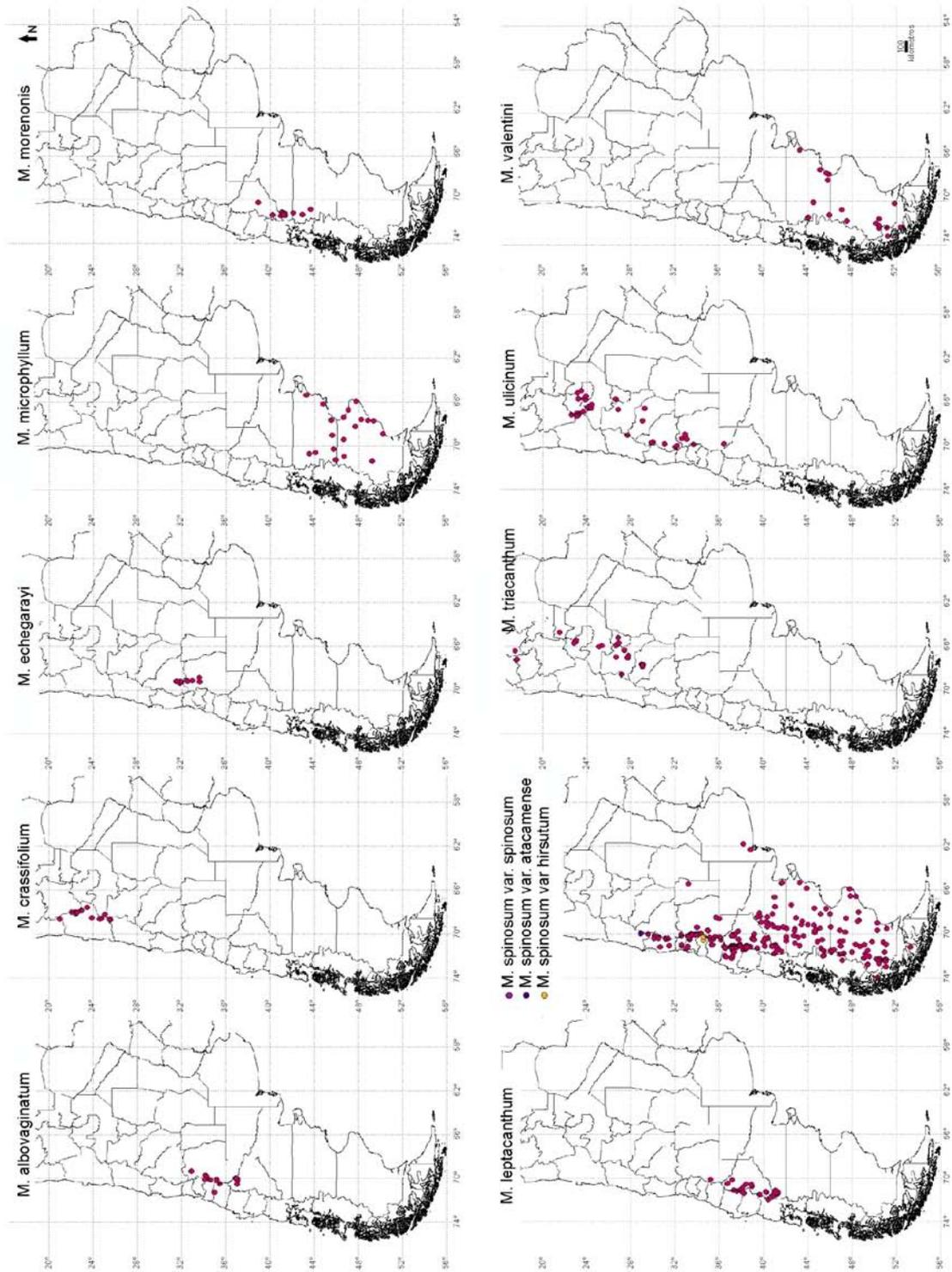


Figura 1. Mapas de distribución de las especies de *Mulinum*.

## DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO

**Mulinum** Pers. Syn. Pl. 1: 309. 1805. TIPO: (designado por Hiroe, 1979: 1728) *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers.

*Azorellopsis* Wolff, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 19: 312. 1924. TIPO: *Azorellopsis trisecta* Wolff.

**Subarbustos**, olorosos, perennes, andromonoicos o androdioicos, ramosos, intrincados, que forman cojines hemisféricos o chatos, laxos o compactos, o matas bajas, laxas, espinescentes o no, ramas viejas densamente cubiertas por restos foliares persistentes. **Hojas** imbricadas, casi sésiles (cortamente pecioladas) o pecioladas, rígidas o coriáceas, glabras o pubescentes, 3-sectas (raro 3-partidas); segmentos circulares o planos, margen entero o a veces el margen de los segmentos laterales 2-partido hasta 3-fido y/o con pelos; ápice agudo a muy obtuso o redondeado, punzante o no; base foliar amplexicaule (raro poco ensanchada), vaina abierta, membranácea, escariosa, margen ciliado (raro entero). **Inflorescencia** en umbelas simples, terminales, muy por debajo hasta sobrepasando bien el nivel de las hojas, involucradas, pedunculadas, 1-plurifloras; brácteas involucrales adpresas o reflexas, connadas casi completamente o sólo en la base formando una cúpula, glabra o densamente lanosa en el interior, margen entero (raro 2-3 lobado y/o ciliado). **Flores** pediceladas, pentámeras; sépalos reducidos a pequeños dientes, triangulares, mucho más cortos que los pétalos, persistentes a la madurez; corola amarillenta, pétalos elípticos a anchamente elípticos, anchamente ovados a ovados o espatulados, reflexos; ápice débilmente inflexo, caedizos a la madurez; estambres más largos que los estilos aunque no sobresalen de la flor, filamentos subulados, anteras globosas, amarillas; estilos 2, divergentes y persistentes; estilopodio cónico a deprimido; ovario ínfero, bicarpelar, bilocular, con 1 óvulo por lóculo. **Fruto** esquizocarpo, amarillo, rojo y/o anaranjado, de contorno elíptico a transversal-anchamente elíptico o muy anchamente obovado a anchamente obovado, glabro, comprimido dorsalmente, alado, alas paralelas o divergentes, endocarpio leñoso; carpóforo presente, persistente o caedizo, libre o adherido a los mericarpios, cuando libre entero o bífido.

## CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES DE *MULINUM* Y SUS VARIETADES

1. Segmento foliar central de (3,5-) 4-19 (-23) mm long., circular o a veces plano, relación largo sobre ancho mayor a 2,5. Hojas rígidas, no crasas. Ápice de los segmentos foliares espinoso y punzante, siempre agudo.....**2**
  
1. Segmento foliar central de 1-4,5 (-6) mm long., plano, relación largo sobre ancho menor a 2,5. Hojas crasas, coriáceas, o coriáceas a rígidas. Ápice de los segmentos foliares mucronado y punzante o ciliado y no punzante, obtuso a redondeado o agudo.....**3**
  
2. Pedúnculos florales de 11-43 (-50) mm long. Cojines hemisféricos y laxos. Hojas de (9-) 16-43 (-51) mm long. Umbelas apenas o sobrepasando bien el nivel de las hojas. Distribución en Chile desde la región III a la XII, y en Argentina desde San Juan a Santa Cruz, y en Buenos Aires. ....**4**
  
2. Pedúnculos florales de (2-) 3-6 (-10) mm long. Cojines chatos y compactos o matas bajas, irregulares y laxas. Hojas menores de 17 mm long. o si hojas mayores a 25 mm long., entonces umbelas muy por debajo del nivel de las hojas. Distribución en Bolivia y en Argentina desde Jujuy a La Rioja. ....**5**
  
3. Ápice de los segmentos foliares no punzante y terminados en una cilia fina, larga y blanca, caediza. Pedúnculos florales de (6-) 8-30 (-39) mm long. Involucro con brácteas reflexas, connadas sólo en la base formando una cúpula poco profunda y densamente lanosa en el interior. Pétalos espatulados, marcadamente angostados en la base..... **6**
  
3. Ápice de los segmentos foliares punzante y mucronado. Pedúnculos florales de 2-5 (-6) mm long. Involucro con brácteas adpresas, connadas hasta la mitad formando una cúpula profunda y glabra en el interior. Pétalos ovados o elípticos, no angostados en la base. .... **7**

4. Hojas glabras, indumento restringido únicamente a la base foliar. ....  
 ..... **7a. *M. spinosum* var. *spinosum***
4. Hojas pubescentes. .... **8**
5. Hojas de (21-) 25-34 (-39) mm long. x (13-) 16-20 (-22) mm lat. Largo del segmento central (9-) 10-14,5 (-17) mm long. Relación largo sobre ancho del segmento central mayor a 8. .... **8a. *M. triacanthum* var. *triacanthum***
5. Hojas de (9-) 11-17 (-20) mm long. x (5-) 6-11 (-14) mm lat. Largo del segmento central (3,5-) 4-7,5 (-9) mm long. Relación largo sobre ancho del segmento menor a 7 ..... **9**
6. Cojines chatos y compactos. Hojas de (5-) 7-10 (-11) mm long., no articuladas en su inserción. Lámina foliar de 2-3 (-4) mm long. x (2-) 3-4 (-6) mm lat. Pecíolo de 1-3 mm long. Pedúnculos florales (6-) 8-11 (-16) mm long. Distribución en las provincias de Chubut y Santa Cruz, Argentina; entre el nivel del mar-1000 m. .... **5. *M. microphyllum***
6. Matas bajas y laxas. Hojas de (9-) 11-14 (-15) mm long., siempre articuladas en su inserción. Lámina foliar de (3-) 4 (-5) mm long. x 6-8 (-9) mm lat. Pecíolo de (2-) 3-6 (-7) mm long. Pedúnculos florales (11-) 19-30 (-39) mm long. Distribución en las provincias de Neuquén, Río Negro y norte de Chubut, Argentina; entre los 900-1800 m. .... **6. *M. morenonis***
7. Matas bajas y laxas de 10-50 cm alt. y 15-20 cm de diámetro. Carpóforo libre, entero ó cortamente bífido. Plantas androdioicas, pedicelos florales 3-4,5 mm long. Distribución en las provincias de San Juan y Mendoza, Argentina. .... **3. *M. echegarayi***
7. Cojines hemisféricos y laxos, o chatos y compactos, de 2-20 cm alt. y 10-40 cm de diámetro. Carpóforo adherido a los mericarpios. Plantas andromonoicas, si androdioicas, pedicelos florales de 2-3 mm long. Distribución en las provincias de Salta, Mendoza, Neuquén, Chubut y Santa Cruz, Argentina, y en las Regiones I, II, III, RME, VII, y XII, Chile. .... **10**

8. Hojas con abundantes pelos largos y finos en toda la hoja dándole una coloración grisácea característica. Distribución en Chile en la Región III, Provincia de Huasco.....  
..... **7b. *M. spinosum* var. *atacamense***
8. Hojas con pocos pelos muy largos y finos distribuidos irregularmente en toda la hoja. Distribución en Chile en la Región VI, Provincia de Colchagua. ....  
..... **7c. *M. spinosum* var. *hirsutum***
9. Segmento foliar plano. Fruto de contorno anchamente elíptico, de 5-7 mm long. x 5-7 (-9) mm lat., alas de (1-) 2-2,5 (-3) mm lat. Distribución en Chile en las Regiones VIII, IX y XIV, y en Argentina desde Mendoza a Río Negro, desde los 800 a los 2800 m.....  
..... **4. *M. leptacanthum***
9. Segmento foliar circular. Fruto de contorno elíptico, de 3-5 mm long. x (2-) 3-4 mm lat., alas de 0,5-1 mm lat. Distribución en Chile en las Región II, y en Argentina desde Jujuy a Mendoza, desde los 2700 a los 4900 m. .... **11**
10. Cojines androdioicos, hemisféricos y laxos. Hojas crasas. Segmento foliar anchamente ovado a muy anchamente ovado, no surcado en la cara adaxial; relación largo sobre ancho menor a 1,1. Distribución en Chile desde Región I a la III, en Argentina en Salta ..... **2. *M. crassifolium***
10. Cojines andromonoicos, chatos y compactos. Hojas no crasas. Segmento foliar angostamente ovado a ovado o triangular a anchamente triangular, surcado en la cara adaxial; relación largo sobre ancho mayor a 1,1. Distribución en Chile en Regiones RME, VII y XII y en Argentina, en Mendoza, Neuquén, Chubut y Santa Cruz. .... **12**

11. Cojines chatos y compactos hasta 15 cm alt. Fruto muy comprimido dorsalmente.  
Endémico de la Sierra de Famatina, La Rioja, Argentina, desde los 4000 a los 4100 m.  
..... **8b. *M. triacanthum* var. *famatinense***
11. Matas bajas, irregulares y laxas hasta 30 cm alt. Fruto poco comprimido dorsalmente.  
No crece en la Sierra de Famatina, La Rioja, Argentina. .... **9. *M. ulicinum***
12. Hojas de (4-) 6-8 (-10) mm long. x (2-) 3-4 (-9) mm lat., a veces pubescentes en la cara adaxial. Segmentos foliares angostamente ovados a ovados. Fruto de (2-) 3-4 (-5) mm lat., alas igual o más angostas que el cuerpo del fruto, de 0,5-1 mm lat. Estilopodio algo cónico a deprimido. Distribución en Mendoza y Neuquén, Argentina, y en Regiones RME y VII, Chile..... **1. *M. albovaginatum***
12. Hojas de 8-13 (-15) mm long. x 4-6 (-7) mm lat., siempre glabras. Segmentos foliares triangulares a anchamente triangulares. Fruto de (3-) 5-6 (-7) mm lat., alas más anchas que el cuerpo del fruto, de 1-3 mm lat. Estilopodio cónico. Distribución en Chubut y Santa Cruz, Argentina y Región XII, Chile. .... **10. *M. valentini***

**1. *Mulinum albovaginatum*** Gillies & Hook., Bot. Misc. 1: 328-329. 1830. TIPO:

[Argentina, Mendoza], Andes de Mendoza y Cordillera, *Gillies s.n.* (holotipo, K000529788 imagen!; isotipo, E 148/90 foto BCRU!). (Fig. 2)

*Mulinum pauciflorum* Reiche, Anales Univ. Chile 104: 803. 1899. *Mulinum reichei*

Wolff, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 441-442. 1921, nom. illeg. superfl. *Mulinum albovaginatum* Gillies & Hook. var. *pauciflorum* (Reiche) Zech, Kurtziana 24: 192.

1995. TIPO: [Chile, Región VII] Cordillera de Curicó, 2500 m, *Reiche s.n.* (holotipo, SGO 000003755 imagen!; isotipo F 0BN003453 imagen!). **syn. nov.**

*Mulinum cryptanthum* Clos var. *pulvinaris* Chodat & Wilcz., Bull. Herb. Boissier 2: 525.

1902. TIPO: [Argentina, Mendoza] Cajón del Burro, Valle del Río Tordillo, 2900 m, *Wilczek 65* (holotipo, LAU foto BCRU!; isotipos, G 00358897 imagen!, G 00358897 imagen!).

**Subarbusto** andromonoico que forma cojines chatos, compactos, de 2-10 cm alt. y 20-30 cm de diámetro. **Hojas** de (4-) 6-8 (-10) mm long., casi sésiles (aquellas hojas provenientes del centro del cojín) o pecioladas (aquellas hojas provenientes de la periferia del cojín), obovadas a anchamente obovadas u oblongas, coriáceas a rígidas; lámina de (2-) 2,5-4 (-5) mm long. x (2-) 3-4 (-9) mm lat., glabra o con pelos cortos y finos en la cara adaxial, 3-secta; segmentos angostamente ovados a ovados, planos, surcados en la cara adaxial, el central (1,5-) 2-4 (-4) mm long. x 1-1,8 (-2) mm lat., margen entero o con pelos esparcidos irregularmente, laterales similares al central; ápice obtuso (en aquellas hojas provenientes del centro del cojín) o agudo (en aquellas hojas provenientes de la periferia del cojín), mucronado, punzante; pecíolo más ancho que los segmentos (en aquellas hojas provenientes del centro del cojín) o delgado, semejante a los segmentos (en aquellas hojas provenientes de la periferia del cojín), de 1-2 mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen ciliado (raro entero). **Umbelas** sobrepasando apenas el nivel de las hojas con 1-4 flores perfectas y 5-7 flores estaminadas; pedúnculos de 3-4 (-6) mm long., glabros; involucro de 2-4 brácteas de 1,5-3 mm long., adpresas, connadas casi completamente formando una cúpula profunda con lóbulos anchamente triangulares a triangulares, glabra en el interior, margen entero; ápice agudo. **Pedicelos florales** de (2-) 3-5 mm long., glabros; pétalos anchamente ovados a ovados, de 1-2 mm long. x 1,2-1,5 mm lat.; estilopodio algo cónico a deprimido, estilos de 0,8-1 mm long. **Fruto** de contorno circular

a anchamente elíptico, poco comprimido dorsalmente, de (3-) 5-6 mm long. x (2-) 3-4 (-5) mm lat., y 1-2 mm de espesor, alas igual o más angostas que el cuerpo del fruto, de 0,5-1 mm lat., divergentes; carpóforo persistente y adherido a los mericarpios.

#### *Distribución geográfica, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Mendoza y Neuquén) y Chile (Regiones RME y VII), en la Cordillera de los Andes entre los 1000-3800 m. (Fig. 1). Florece de noviembre a febrero. Fructifica de diciembre a principios de abril.

#### *Observaciones*

*Mulinum albovaginatum* se asemeja a *M. valentini* Speg., pero se diferencia por el mayor tamaño de las hojas, por presentar segmentos foliares angostamente ovados a ovados, y frutos más chicos, mientras que *M. valentini* tiene hojas más pequeñas, segmentos foliares triangulares a anchamente triangulares, y frutos de mayor tamaño. Además, *M. albovaginatum* se distribuye de Mendoza a Neuquén en Argentina y regiones limítrofes de Chile, mientras que *M. valentini* se distribuye desde Chubut hasta Santa Cruz en Argentina y en la Región XII de Chile.

Reiche (1899) describe a esta especie como una especie problemática y la considera semejante a *Azorella spinosa* (Ruiz & Pav.) Pers. Sin embargo, *A. spinosa* se caracteriza por la lámina foliar rómbica, con venas blanquecinas muy marcadas en la cara adaxial, de mayor tamaño (7-15 mm long.), y los segmentos foliares son triangulares. Los frutos son de contorno oblongo y ápteros. En *M. albovaginatum* la lámina foliar tiene venas menos marcadas, de menor tamaño (2-4 mm long.) y los segmentos foliares son angostamente ovados a ovados. El fruto en *M. albovaginatum* es de contorno circular a anchamente elíptico y alado.

*Mulinum pauciflorum* fue considerada una nueva especie por Reiche (1899) por tener la lámina foliar cubierta de pelos blancos y frutos grandes de 8 mm long, aunque en la descripción original de *M. albovaginatum*, Hooker menciona que a veces las hojas pueden ser ligeramente pubescentes. Zech (1992, 1995) en base a estos mismos caracteres y a la distribución geográfica trata a esta entidad como una variedad de *M. albovaginatum* (*M. albovaginatum* var. *pauciflorum*). Esta variedad se diferencia de la variedad típica por la presencia de hojas cubiertas de pelos blancos y frutos de mayor tamaño. Además, su

distribución se restringe a Chile (Regiones VI y VII), mientras que la variedad típica se restringe a Argentina (Provincias de Mendoza y Neuquén). Sin embargo, el análisis del material de herbario me permitió determinar que existen ejemplares coleccionados en Chile con lámina foliar glabra (e.g. *Mieres s.n.*, CONC 166141; *Teillier 4556*, CONC), y ejemplares coleccionados en Argentina con lámina foliar pubescente (e.g. *Villagrán & al. 8128*, CONC; *Boelcke 11610*, SI; *Castellanos 36808*, BA); en ambos casos los frutos varían en tamaño independientemente de la presencia o no de pelos. En consecuencia no existe una asociación entre la morfología y el área geográfica por lo que consideramos que la variedad creada por Zech (1995) no tiene sustento. Por lo tanto se reduce aquí a *M. pauciflorum* a la sinonimia de *M. albovaginatum*.

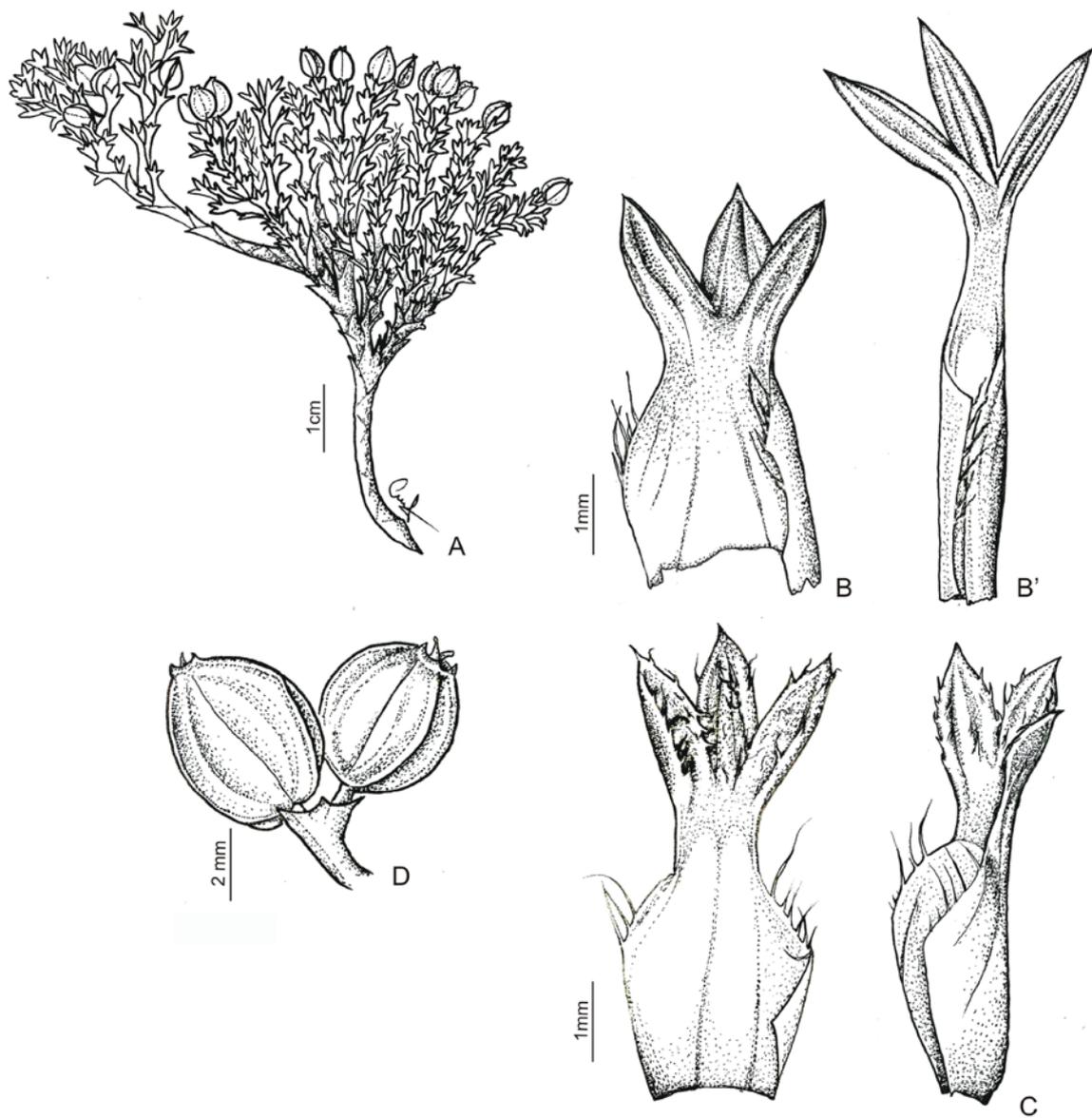
Se amplía la distribución de esta especie a la Región Metropolitana de Santiago (RME) de Chile. Se encontraron ejemplares provenientes de la RME que concuerdan perfectamente con la descripción de esta especie y que no habían sido mencionados como parte de la distribución de la misma. Por otra parte, Zech (1992) menciona un único ejemplar para esta especie (*Bridges s.n.*, BM) en la región VI, que no pudimos localizar; Martínez (2008) incluye a esta región para la especie siguiéndolo a él. Sin embargo, entre todo el material de herbario coleccionado en Chile y depositado en distintos herbarios como BA, BAB, CONC, LP, MERL y SI no determiné ningún ejemplar de *M. albovaginatum* proveniente de la Región VI (Libertador General B. O'Higgins), por lo que su distribución en esa región es dudosa.

#### *Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Mendoza:** Dpto. Malargüe, trayecto de Malargüe a Las Loicas, 1400-1750 m, 29-I-1994, *Villagrán & al. 8128* (CONC); Valle de Las Leñas, portezuelo ancho a Valle Encantado, 2650-2800 m, 11-II-1987, *Kiesling 6763* (SI); Meseta de La Sierra de la Media Luna, 2380 m, 22-I-1981, *Méndez & Willoud 31495* (MERL); inmediaciones del refugio militar Valle del Atuel, 2100 m, 9/17-I-1954, *Ruiz Leal 17563* (MERL); Portezuelo del Choique, 2350 m, 14-XII-1960, *Ruiz Leal 21439* (MERL); proximidades de cresta en Sierra Azul, 2780 m, 12-III-1981, *Méndez & Willoud 31516* (MERL); Alto Valle del Atuel, desembocadura del Ao., 9/17-I-1954, *Ruiz Leal & Roig 15654* (MERL); 2-4 km NO de Las Leñas, 3080 m, 7-III-1987, *Stuessy & al. 10333* (CONC, LP); La Valenciana, 2100 m, 4-II-1942, *Ruiz Leal 7828* (BA); Paso Planchón, 18-I-1941, *Castellanos 36808* (BA). Dpto. San Carlos, Laguna Diamante, 3300 m, 17-I-1989, *Zech &*

*Contogiorgakis 9* (LP), Laguna Diamante, bajada al este de El Paramillo, 18-I-1963, *Boelcke 10064* (SI); 28,8 km de RN 98 hacia Lago Diamanta por RN 101, 3700 m, 22-I-2002, *Chandler & Bayer 1114* (LP); RN 98, Pampa de los Avestruces, 3780 m, 25-I-1985, *Hunziker & al. 11310* (SI); Ao. de los Gauchos; 19-I-1965, *Roig & Ruiz Leal 45571* (MERL); ribera oeste, 18-I-1963, *Boelcke 10033* (SI); Estancia Llaucha, Pampa de las Osamentas, 18-I-1941, *Ruiz Leal 7183* (BA, LIL, MERL); inmediaciones de Las Vegas de Llaucha, II-1942, *Patiño 7917* (MERL); Quebrada del Paso de la Cruz de Piedra, aduana, 15-I-1949, *Ruiz Leal 11682* (MERL); 16-I-1952, *Ruiz Leal 14578* (MERL). Dpto. San Rafael, Las Ánimas, Río Salado, 12-II-1946, *Rossi 317* (LIL); Los Molles, 8/10-XII-1969, *Sosa 27132* (MERL); Vega del Loro, 2400 m, -I-1921, *Carette 290* (SI); Ao. Negro, cerca de las lagunas, 7/8-I-1888, *Kurtz 5756* (CORD); Portezuelo del Calqueque, 28-I-1888, *Kurtz 5905a* (CORD). Dpto. Tunuyán, 20,3 km al O de Manzana Histórica, O de Tunuyán a lo largo del Ao. Grande, 3138 m, 20-I-2002, *Chandler & Bayer 1105* (LP); Paso del Portillo, Cuesta de los Afligidos, 27-XII-1933, *Ruiz Leal 1983* (BA, MERL); nacimientos del Ao. de las Cuevas, 3225 m, 20/21-III-1935, *Ruiz Leal 3155* (BA, MERL); rincones del Co. Morado, 3700 m, 21-III-1935, *Ruiz Leal 3169* (BA, MERL); Sa. del Nevado, lomas al SSE expuesta al S, 2700 m, 22-I-1974, *Boelcke & al. 15927* (SI). Dpto. Tupungato, Tres Quebradas, 2840 m, 12-XII-1935, *Ruiz Leal 3619* (BA, MERL). **Neuquén:** Dpto. Chos Malal, Parque Provincial Tromen, Co. Waile, cumbre a 3100 m, 29-XII-1999, *Ezcurra & al. 2666* (BCRU); a 45 km del cruce de RN 40, 2100 m, 29-XII-1999, *Ezcurra & al. 2581* (BCRU); RP 37, 60 km al norte de Chos Malal, ladera exposición oeste, 16-I-1995, *Chiapella & al. 544* (BCRU); RP 37, 55 km al norte de Chos Malal, camino a Barrancas, 07-II-1994, *Chiapella & al. 284* (BCRU); cajón del Ao. del Cruce, 2500 m, 27-I-1964, *Boelcke & al. 11228* (SI). Dpto. Minas, Cordillera del Viento, cruzada de Tricao Malal al Cajón de Butaló, ladera este, 03-XI-1964, *Boelcke 11610* (SI, BAB). Dpto. Zapala, Parque Nacional Laguna Blanca, II-1958, *Perrone 30254* (BA).

CHILE. **RME:** Prov. Cordillera, Paso de Maipo, sector Picos Bayos, 3440 m, 23-III-2006, *Mieres s.n.* (CONC 166141); Cajón del Maipo, Piedras Negras, 3350 m, 20-I-2000, *Teillier 4556* (CONC). **Región VII:** Pcia. Curicó, Cordillera del volcán Peteroa, *Werdermann 613* (SI); Valle del río Teno, 1000 m, 29-XII-1971, *Zölner 5950* (CONC).



**Figura 2.** *Mulinum albovaginatum*: **A**, aspecto general; **B-B'**, hojas provenientes del mismo individuo tomadas del centro y de la periferia del cojín, respectivamente; **C**, hojas pubescentes; **D**, umbela con frutos [A-B-B', D) *Boelcke 11228* (SI); C) *Boelcke 11610* (SI)]

2. **Mulinum crassifolium** Phil., Fl. Atacam. 24. 1860. TIPO: [Chile, Región II] Desierto de Atacama, Alto de Puquios, 4000 m, *Philippi s.n.* (holotipo, SGO 000003745 imagen!; isotipo, F0BN003449 imagen!). (Fig. 3)

*Azorellopsis trisecta* Wolff, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 19: 312. 1924. TIPO: [“Bolivia”, Chile?, en regiones alpinas, sin. loc. *Bridges s.n.*] (holotipo no encontrado). **syn. nov.**

**Subarbusto** androdioico que forma cojines hemisféricos, laxos, resinosos, de 5-20 cm alt. y 15-40 cm de diámetro. **Hojas** de 7-8 mm long., casi sésiles (aquellas hojas provenientes del centro del cojín) o pecioladas (aquellas hojas provenientes de la periferia del cojín), ovadas a anchamente ovadas, crasas, rígidas, en material herborizado a veces surcadas en la cara adaxial; lámina de 2-4 mm long. x (2-) 3,5-4,5 (-9) mm lat., glabra, 3-secta o 3-partida; segmentos muy anchamente ovados a anchamente ovados (raro deprimido-ovado), planos, el central 1-2,5 (-3) mm long. x (1,6-) 1,8-2,2 mm lat., margen entero, laterales similares al central; ápice muy obtuso a redondeado (en aquellas hojas provenientes del centro del cojín) u agudo (en aquellas hojas provenientes de la periferia del cojín), mucronado, punzante; pecíolo poco más ancho que los segmentos (en aquellas hojas casi sésiles) o delgado, semejante a los segmentos (en aquellas hojas pecioladas), de 1-1,5 (-2) mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen escasamente ciliado (raro entero). **Umbelas** sobrepasando apenas el nivel de las hojas con 2-5 flores perfectas o 5-10 flores estaminadas, pedúnculos de 2-3,5 mm long., glabros; involucro de 2-3 brácteas de 1,5-3 mm long., adpresas, connadas casi completamente formando una cúpula profunda con lóbulos triangulares, glabra en el interior, margen entero; ápice agudo. **Pedicelos florales** de 2-3 mm long., glabros; pétalos elípticos a anchamente elípticos, de 1,2-2 mm long. x 1-1,2 mm lat.; estilopodio deprimido, estilos de 1-1,2 mm long. **Fruto** amarillo a rojo, de contorno muy anchamente obovado a anchamente obovado, poco comprimido dorsalmente, de 3-6 mm long. x 3-5 mm lat., y 1-2 mm de espesor, alas igual o más anchas que el cuerpo del fruto, de 1-2 mm lat., divergentes; carpóforo persistente y adherido a los mericarpios.

*Distribución geográfica, hábitat y fenología*

Argentina (Provincia Salta) y Chile (Regiones I, II y III), en la Cordillera de los Andes en abras planas y expuestas, sobre suelo pedregoso entre los 3700-4600 m. (Fig. 1). Florece de noviembre a mediados de febrero. Fructifica de diciembre a febrero.

*Observaciones*

Se amplía la distribución de esta especie a la Región I (Tarapacá) de Chile, siendo ésta la única especie de *Mulinum* que crece en esta región. En la región II es simpátrica con *M. ulicinum* Gillies & Hook., por lo que se las ha confundido. Sin embargo, las especies son fácilmente diferenciables por caracteres de hábito, foliares y del fruto (Fernández & al., 2014). La forma de los cojines, sus hojas carnosas y la presencia de resina transparente a ámbar en todas las partes de la planta, le dan a *M. crassifolium* su aspecto característico.

Es una especie muy utilizada y considerada poderosa en la medicina tradicional por las comunidades atacameñas pertenecientes a la Región II de Antofagasta en Chile. Se le atribuyen propiedades digestivas, es remedio contra las afecciones bronquiales, resfrío, tos, dolor de cabeza, diabetes y para contrarrestar los efectos del mal de altura o puna (Munizaga & Gunckel, 1958; Niemeyer, 1995; Villagrán & al., 1998a; 1998b). Los habitantes de Socaire denominan a las raíces de esta planta como “chuquicán” o “sulultur” y a las hojas “espinilla”; en Caspana la denominan “chukikandi”, “chukikandia”, “chuchikandia”.

En 1924 Wolff creó el género nuevo *Azorellopsis*, mencionando en el protólogo que es parecido a *Azorella* por la forma de crecimiento, pero que *Azorellopsis* se diferencia por la estructura del ovario (con costillas dorsales gruesas y las laterales aladas). En ese mismo momento creó la especie *A. trisecta* y citó un material coleccionado por Bridges en Bolivia (sin referencia a localidad y/o fecha de colección) y depositado en el herbario W. Sin embargo en dicho herbario no se encontró ningún ejemplar ni fotografía que se corresponda con la cita, y tampoco se encontró en otros herbarios como B, BM, G, GH, K, LZ, NY donde hay depositadas colecciones importantes de Bridges. Constance (1965), quien tampoco localizó al ejemplar tipo, hace una detallada reseña histórica y un claro planteo del problema sobre la identidad y el status de este taxón, considerando finalmente que *Azorellopsis trisecta* sería sinónimo de *Mulinum pauciflorum* (= *Mulinum albovaginatum* var. *pauciflorum*). Asimismo, Zech (1992) considera a *Azorellopsis trisecta*

como sinónimo de *Mulinum albovaginatum* var. *pauciflorum*, probablemente siguiendo a Constance (1965). Coincidimos con Constance (1965) y Zech (1992) en que *Azorellopsis trisecta* es una especie de *Mulinum*. Sin embargo, luego de un cuidadoso y exhaustivo análisis de la descripción original de dicho taxón creemos que este nombre es un sinónimo de *M. crassifolium* y no de *M. albovaginatum* var. *pauciflorum* (u otra especie de *Mulinum*), en base a las siguientes observaciones:

Constance (1965), dado que desconoce la presencia de *Mulinum* en Bolivia y la historia política de la región, considera que el ejemplar tipo de *Azorellopsis trisecta* en Bolivia está mal etiquetado y que en realidad, corresponde a material coleccionado en Chile (Coquimbo o Colchagua). Sobre este supuesto, infiere que de las especies que crecen en esa zona, aquella morfológicamente más afín a la descripción de Wolff, corresponde a *M. pauciflorum* y desestima que el ejemplar de *Bridges s.n.* haya sido coleccionado en “Bolivia”.

A partir del trabajo de Johnston (1928) sobre las actividades botánicas de Bridges, se observa que las plantas coleccionadas por Bridges durante 1844-1847 en Bolivia no fueron enlistadas y tampoco numeradas. Esto coincide perfectamente con la etiqueta de *Azorellopsis trisecta*, que no está numerada. Sin embargo, la única especie de *Mulinum* en Bolivia, corresponde a *M. triacanthum* Griseb., morfológicamente muy distinta a la descripción de Wolff. Con lo cual, la etiqueta de Bridges en Bolivia sería dudosa. Sin embargo, al analizar el viaje de Bridges por Bolivia, vemos que parte de la zona recorrida, actualmente corresponde a Chile. En una carta con fecha mayo de 1844, Bridges dice haber hecho “una excursión a la parte sur de Bolivia tomando la ruta desde Cobija a Potosí a través del Desierto de Atacama donde también visitó el Valle de Caspana” (Johnston, 1928). Más adelante, en septiembre de 1844 Bridges volvió a Cobija, permaneció allí por unos pocos días y luego se fue a Calama, y desde allí hacia el noreste de Tapaquilcha (y luego a Potosí nuevamente). A partir de estas cartas, se ve que Bridges, consideró a toda esta región Bolivia. Sin embargo, actualmente, el desierto de Atacama, el Valle de Caspana y Calama pertenecen a Chile. De hecho, haciendo historia, en 1879 se desató la guerra del Pacífico que enfrentó a Chile contra la alianza entre Bolivia y Perú, y que tuvo como consecuencia final, entre otras, la pérdida de la salida al mar para Bolivia, al quedar en posesión de Chile la actual Región II de Antofagasta. Por lo tanto, las colecciones hechas

por Bridges durante 1844-1845 y que tienen etiquetas de colección de Bolivia, seguramente fueron coleccionadas en lo que hoy son las regiones I y II de Chile. En el norte de Chile crecen sólo dos especies de *Mulinum* (*M. crassifolium* y *M. ulicinum*). Tras realizar el análisis de la descripción original de *A. trisecta*, descartamos que el taxón de Wolff sea sinónimo de *M. ulicinum* ya que la planta coleccionada por Bridges tiene hojas crasas, de 3-4 mm long. y 1-1,5 mm lat., con segmentos foliares de ápice muy obtuso, características que concuerdan perfectamente con la descripción de *M. crassifolium* y no con las de *M. ulicinum*. Además es importante destacar que hemos coleccionado a *M. crassifolium* durante un viaje de colección por el norte de Chile y noroeste argentino y que incluyó el cruce del Desierto de Atacama. Esta especie, allí es abundante y crece formando cojines hemisféricos que llaman mucho la atención en esta zona, con lo cual si Bridges cruzó el Desierto de Atacama seguramente coleccionó a *M. crassifolium*.

#### *Nombre vulgar*

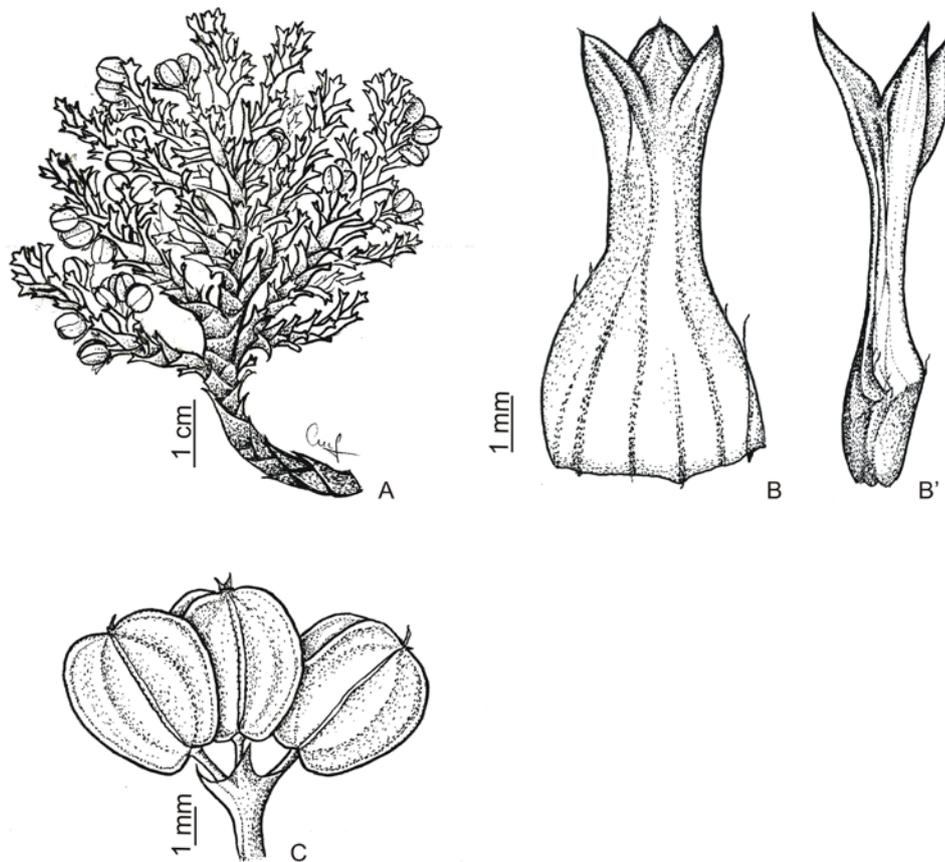
“Zucurco” (Philippi, 1860); “chuquicán”, “sulultur” (Munizaga & Gunckel, 1958); “sucurco”, “espinilla” (De Mösbach, 1992); “chuchikan”, “chukikandi”, “chukikandia”, “chuchikandia” en Chile (Villagrán & al., 1998a; 1998b).

#### *Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Salta:** Dpto. Los Andes, camino a Mina La Julia, 4500 m, 17-II-1945, *Cabrera 8790* (LP); Qda. del Agua, 3700 m, 9-II-1972, *Montaña 532* (LP).

CHILE. **Región I:** Pcia. Iquique, Collaguasi, Qda. La Represa, 4550 m, 22-I-1993, *Teillier 3028* (CONC). **Región II:** Pcia. Antofagasta, Taltal, Cordillera de Volcán Llullaillaco, II-1926, *Werdermann 1009* (SI); Qda. de Las Zorritas, 4450 m, 14-III-1992, *Arancio 640* (CONC); volcán Llullaillaco, 4500 m, 13-I-1994, *Arroyo & al. 94010* (CONC). Pcia El Loa, a 70 km de San Pedro de Atacama por RN 5, a 3 km al sur del desvío a Bolivia, 4460 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 788, 789 y 790* (BCRU); Camino de San Pedro de Atacama al Paso de Jama, 4110 m, 28-XI-2001, *Aedo 6997* (CONC); llanos al S del volcán Licancabur, 4050 m, I/1997, *Arancio 10647* (CONC); Tolar, Faldas del volcán Licancabur, orillas del Camino Internacional, 4110 m, 24-XI-1996, *Rodriguez 3232* (CONC); campamento El Tatio, 4320 m, 5-8/XII-1994, *Pedrerros 50* (CONC); camino al Tatio, 4500 m, 4-I-1950, *Pfister 9374* (CONC); entre el Tatio y Puritama, 4380 m, 23-XI-1996, *Rodriguez 3210* (CONC); el Tatio, llaretales cerca de las fumarolas, 4300 m, 16-XII-1964, *Schlegel 5124* (CONC); Ao. Coya, 3780 m, XI-1996, *Gutierrez & Lopez 46* (CONC); Altos de Cablor,

3900-4400 m, 11-XII-1995, *Villagrán 8757* (CONC). **Región III:** Pcia. Chañaral, ladera O del Co. Los Patitos, 4400 m, 24-II-2001, *Latorre & al. 206* (CONC); camino entre Salares de Gorbea y La Isla, 4330 m, 22-I-1994, *Arroyo & al. 94140* (CONC).



**Figura 3.** *Mulinum crassifolium*: **A**, aspecto general; **B-B'**, hojas provenientes del mismo individuo tomadas del centro y de la periferia del cojín, respectivamente; **C**, umbela con frutos [*Latorre & al. 206* (CONC)]

**3. *Mulinum echegarayi*** Hieron., Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba 4: 27-28. 1881.

TIPO: [Argentina, San Juan] Pie del Tontal y en la Quebrada del Paramillo, *Echegaray s.n.* (holotipo, CORD 3539!; isotipo, F0BN003450 imagen!). (Fig. 4)

**Subarbusto** androdioico que forma matas bajas, irregulares, laxas, resinosas, olorosas, de 10-50 cm alt. y 15-20 cm de diámetro. **Hojas** de (6-) 8-10 (-13) mm long., casi sésiles, obovadas a anchamente obovadas, crasas, rígidas; lámina de (2-) 2,5-4 mm long. x (3,5-) 4,5-6 (-8,5) mm lat., glabra, 3-secta o 3-partida; segmentos muy anchamente ovados a ovados o triangulares, planos, a veces surcados en la cara adaxial, el central (1-) 2-3 (-3,5) mm long. x (1,2-) 1,6-2,2 (-2,6) mm lat., margen entero, laterales similares al central; ápice obtuso a redondeado, mucronado, punzante; pecíolo delgado, semejante a los segmentos, de 1-2,5 (-3,5) mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen ciliado. **Umbelas** sobrepasando apenas el nivel de las hojas con 2-5 flores perfectas o 8-17 flores estaminadas; pedúnculos de 2-5 (-6) mm long., glabros; involucre de 5 brácteas de 2-3 mm long., adpresas, connadas casi completamente formando una cúpula profunda con lóbulos triangulares, glabra en el interior, márgenes enteros, glabros; ápice agudo. **Pedicelos florales** de 3-4 (-4,5) mm long., glabros; pétalos anchamente ovados a ovados, de 1,5-1,8 mm long. x 1,1-1,2 mm lat.; estilopodio deprimido, estilos de 1-3 mm long. **Fruto** de contorno elíptico a circular, muy comprimido dorsalmente, de (4,5-) 5-6 mm long. x (3-) 5 (-6) mm lat., y 1 mm de espesor, alas igual ó más anchas que el cuerpo del fruto, de (1-) 1,5-2 mm lat., levemente divergentes; carpóforo persistente y libre, entero ó cortamente bífido.

*Distribución geográfica, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias San Juan y Mendoza). Especie endémica de la cordillera del sur de San Juan, frecuente en la Sierra del Tontal y cerros relativamente secos de la zona del Mercedario, hasta el norte de Mendoza, entre los 2000-3800 m (Fig. 1). Florece y fructifica de enero a principios de abril.

*Observaciones*

El nombre de esta especie ha sido remitido por Zech (1992) a la sinonimia de *M. ulicinum* Gillies & Hook. Las fotografías del material tipo de *M. echegarayi* y *M. ulicinum* presentan un parecido morfológico en el aspecto de las ramas. Sin embargo, aquí se

consideran especies distintas. *M. echegarayi* se diferencia claramente de *M. ulicinum* porque este último tiene hojas más grandes, y segmentos de sección circular, con ápice agudo y punzante.

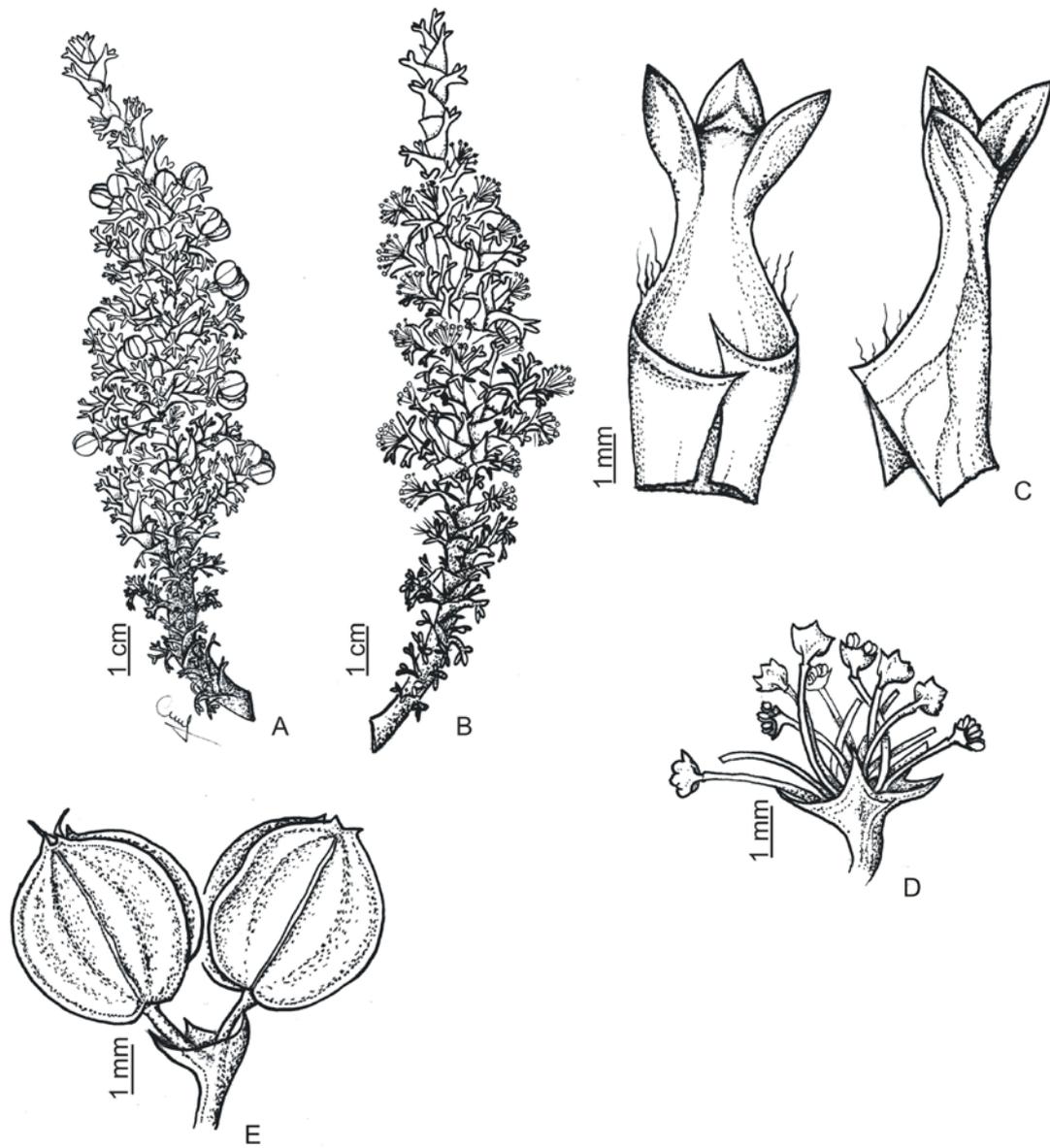
Es olorosa y resinosa, y se le atribuyen propiedades medicinales para controlar enfermedades hepáticas (Martínez, 2003).

#### *Nombre vulgar*

“Taihuana” en Argentina (Martínez, 2003).

#### *Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Mendoza:** Dpto. Las Heras, Quebrada del Toro, 2800 m, 26-II-1968, *Roig s.n.* (MERL 45581); Santa Elena, 18 km al N de la villa, adyacencias de la mina de talco "Talcomén", 2770 m, 1-XII-1984, *Ambrosetti 1220* (MERL); Ao. Tambillos, 3500 m, 1-IV-1945, *Semper 10091* (MERL); 24 km al NE de Uspallata camino a Villavicencio, 2900 m, 14-I-1963, *Boelcke 9940* (SI, BAB); camino de Villavicencio a Uspallata, Antena del Paramillo, 3153 m, 9-XII-2010, *Calviño & al. 757* (BCRU); Paramillos de Uspallata, 2700 m, 10-I-1959, *Roig & Ruiz Leal 20166* (MERL); *Roig 3186* (MERL); 2800 m, 24-II-1983, *Roig 11117* (MERL); Guanaco Pampa, 2780 m, 28-I-1960, *Ruiz Leal & Roig 20719* (MERL); *Roig & Ruiz Leal 3319* (MERL); las minas del Paramillo, 2950 m, 29-I-1897, *Kurtz 9463* (BA, CORD). Dpto. Tupungato, Ao. La Horqueta, 3700-3800 m, 28-II-1949, *Semper 11855* (MERL). **San Juan:** Dpto. Calingasta, Barreal, subida a la antena de El Tontal, 3000 m, 30-XI-2010, *Kiesling 10412* (BCRU, MERL); Sierra del Tontal (falda oeste): Estancia El Leoncito, pampa del jarillal, 3000-3300 m, *Cocucci 58* (CORD); Co. Casa de Piedra, 3400 m, 20-II-1984, *Kiesling 4532* (SI); Reserva Natural Estricta El Leoncito, 4-IV-2000, *Lujan 64* (CORD); Qda. del Telégrafo, 3300 m, 20-III-1999, *Luján 46* (CORD); precordillera entre Barreales, Tontal y Retamito, Las Cabeceras, 2020 m, 27-II-1897, *Kurtz 9816* (BA, CORD); Cuesta de las Cabeceras, *Kurtz s.n.* (CORD); subiendo el Cordón del Naranjo por la Quebrada de Las Minas, 18 km al este de la RP 412, ruinas de puestos mineros, 20-III-1999, *Biurrun 5757* (SI); Qda. del Ao. del Medio, 11-I-1997, *Haene 1625* (SI); La Colorada, Trinchera de San Martín, 7/8-II-1897, *Kurtz 9652* (CORD).



**Figura 4.** *Mulinum echegarayi*: **A**, aspecto general de rama perfecta; **B**, aspecto general de rama masculina; **C**, hoja; **D**, umbela con flores estaminadas; **E**, umbela con frutos [A, E) *Semper 11855* (MERL); B, C, D) *Roig & Ruiz Leal 3319* (MERL)]

**4. *Mulinum leptacanthum*** Phil., Anales Univ. Chile 85: 709. 1894. TIPO: [Chile, Región IX] Nitrito, -I-1887, *Rahmer s.n.* (lectotipo, aquí designado SGO 000003750 imagen!). (Fig. 5)

*Azorella nivalis* Phil., Anales Univ. Chile 85: 703. 1894. TIPO: [Chile, Región XIV] Huahuim ad nives perpetuas, -I-1887, *Philippi s.n.* (holotipo, SGO 000003662 imagen!; isotipo, SGO 3661 imagen!).

*Mulinum patagonicum* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 48: 56. 1899. TIPO: [Argentina, Río Negro] Lago Nahuel-Huapi, *Spegazzini 788* (holotipo, LP!; isotipo BA 27189!).

**Subarbusto** andromonoico que forma cojines chatos, compactos, de 3-12 cm alt. y 20-30 cm de diámetro. **Hojas** de (9-) 11-16 (-20) mm long., casi sésiles o pecioladas, obovadas, rígidas; lámina de (4-) 5-9 (-11) mm long. x (5-) 6-11 (-14) mm lat., glabra, 3-secta (raro 3-partida); segmentos ovados a angostamente ovados o angostamente triangulares a triangulares, planos, no surcados en la cara adaxial, el central (3,5-) 5-7 (-9) mm long. x (1-) 1,4-2 (-2,4) mm lat., margen entero, laterales similares al central o raro margen 2-partido; ápice agudo, espinoso, punzante; pecíolo poco más ancho que los segmentos (en aquellas hojas casi sésiles) o delgado, semejante a los segmentos (en aquellas hojas pecioladas), de 2-6 (-7) mm long., glabro; base foliar amplexicaule (raro poco ensanchada), margen ciliado. **Umbelas** apenas sobrepasando el nivel de las hojas (raro umbelas sobrepasando el nivel de las hojas) con 3-5 (-7) flores perfectas y (7-) 9-12 (-14) flores estaminadas; pedúnculos de (2-) 3-6 (-10) mm long., glabros; involucro de (-4) 5-6 brácteas de 2-4 mm long., adpresas, connadas sólo en la base formando una cúpula poco profunda con lóbulos triangulares, glabra en el interior, margen entero; ápice agudo. **Pedicelos florales** de 2-4 (-6) mm long., glabros; pétalos anchamente ovados a ovados, de 1,2-2,5 mm long. x 1-1,5 mm lat.; estilopodio cónico a deprimido, estilos de 1-1,5 mm long. **Fruto** amarillo, rojo y-o anaranjado, de contorno anchamente elíptico a transversal-anchamente elíptico, poco comprimido dorsalmente, de 5-7 mm long. x 5-7 (-9) mm lat., y 2-5 mm de espesor, alas igual o más anchas que el cuerpo del fruto, de (1-) 2-2,5 (-3) mm lat., divergentes; carpóforo generalmente persistente y adherido a los mericarpios, o caedizo y libre, entero.

*Número cromosómico*

$n = 8$  (Constance & al., 1976; Constance, 1988).

*Distribución geográfica, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Mendoza, Neuquén y Río Negro) y Chile (Regiones VIII, IX y XIV). Es frecuente en pedreros de alta montaña, en cumbres y sitios expuestos, entre los 800-2800 m (Fig. 1). Florece a fines de diciembre a fines de febrero. Fructifica desde mediados de enero a fines de abril.

*Observaciones*

En el herbario SGO se encuentran los ejemplares de *Rahmer s.n.* SGO 000003749 (imagen!) y SGO 000003750 (imagen!). Dado que Philippi no indicó ninguno de los ejemplares como holotipo en la descripción original, SGO 000003750 ha sido seleccionado aquí como lectotipo por ser el que mejor se ajusta a la descripción original de la especie y del que se dispone mayor cantidad de material.

Si bien en un principio se pensó que *M. leptacanthum* podría ser parte de la variación morfológica observada en *M. spinosum* (Cav.) Pers., luego de una exhaustiva revisión del material de esta especie, y con ayuda de los análisis morfométricos (Cap. 2) se pudo delimitar morfológicamente a *M. leptacanthum* de *M. spinosum*. *Mulinum leptacanthum* presenta umbelas pequeñas dadas por pedúnculos y pedicelos florales cortos, hojas pequeñas y segmentos foliares planos. Además *M. leptacanthum* tiene frutos más anchos, de contorno anchamente elíptico a transversal-anchamente elíptico. Por el contrario, *M. spinosum* presenta umbelas de mayor tamaño dadas por pedúnculos y pedicelos florales largos, hojas de mayor tamaño con segmentos foliares aciculares, o cuando planos, de mayor tamaño que en *M. leptacanthum*. Los frutos de *M. spinosum* son menos anchos, de contorno elíptico a circular. Además, *M. leptacanthum* forma exclusivamente cojines chatos y compactos que no superan los 12 cm mientras que *M. spinosum* forma cojines hemisféricos y laxos mayores a 20 cm de altura.

Se amplía el área de distribución de esta especie en Argentina a la provincia de Mendoza ya que el único ejemplar observado coleccionado en esta provincia concuerda perfectamente con las características morfológicas de la especie. En el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur se menciona que *M. leptacanthum* llega hasta la Región X

de Chile (Martínez, 2008), sin embargo aquí se adopta la actual división política de Chile, por lo que la región donde crecen estas plantas corresponde a la Región XIV de Los Ríos (antes de 2006 parte de la Región X).

*Nombre vulgar*

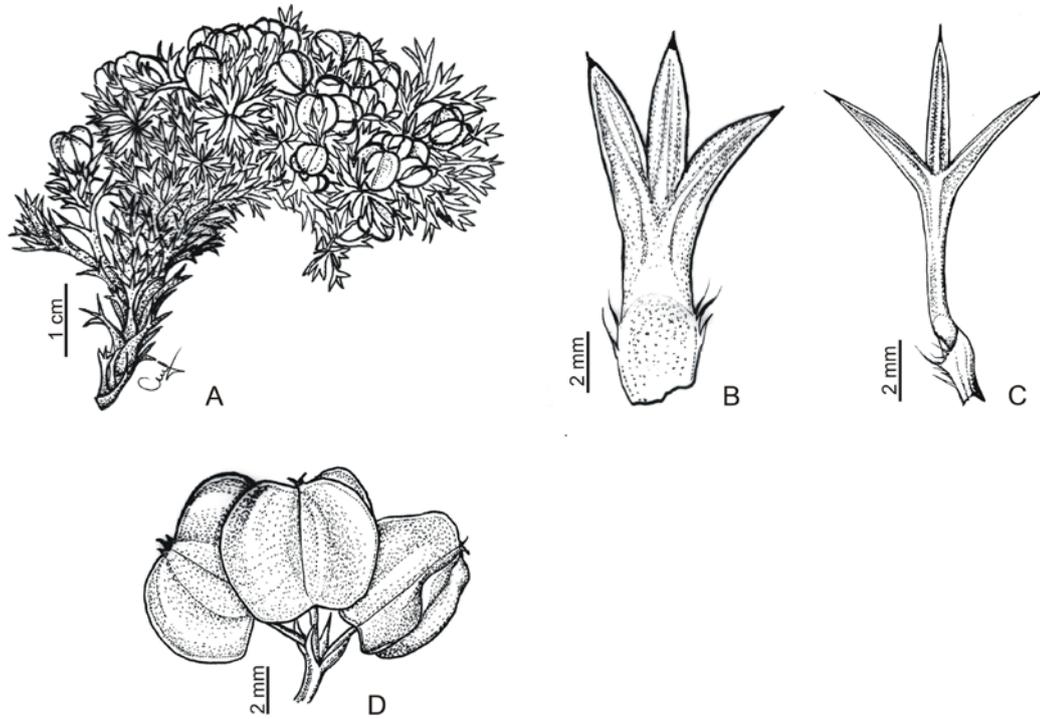
“Neneo de alta montaña” en Argentina (Ferreyra & al., 2006).

*Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Mendoza:** Dpto. Malargüe, Las Leñas, 07-XII-1970, *Sosa 11* (SI). **Neuquén:** Dpto. Aluminé, Sainuco, 07-XII-1981, *Cabrera 32874* (SI). Dpto. Chos Malal, extremo NO de la Pampa Ferraína, 30-I-1964, *Boelcke 11378* (BAA, BAB, SI); Parque Provincial Tromen, 06-II-1994, *Chiapella & al. 223* (BCRU); 2500-2800 m, 29-XII-1999, *Ezcurra & al. 2656* (BCRU). Dpto. Huiliches, Parque Nacional Lanín, Volcán Lanín, ladera norte subiendo al refugio por Sendero de Mulas, 1800-1900 m, 01-II-2000, *Ezcurra & al. 2980* (BCRU); meseta a 1800-1900 m, 01-II-2000, *Ezcurra & al. 2974* (BCRU); pedrero a 2100-2350 m, 01-II-2000, *Ezcurra & al. 3000* (BCRU). Dpto. Lacar, San Martín de los Andes, Co. Chapelco, 28-I-1973, *Cabrera & al. 25964* (SI); del refugio Graef hacia arriba, 3-I-1983, *Villamil & al. 2795* (SI); filo encima del refugio 1800-1870 m, 23-II-1974, *Correa & al. 5912* (BAB); Ao. Chapelco Grande, arriba de la Laguna La Kika, 1400-1940 m, 31-I-1987, *Stuessy & al. 10129* (CONC); mallín de altura, 1748 m, 11-III-2008, *Calviño & al. 721* (BCRU); cerca del timberline, 30-I-1997, *Ferreyra & Chiapella 578* (BCRU). Dpto. Loncopué, Chenque Pehuén, cerro al NO del destacamento de gendarmería, 12-I-1984, *Rossow & al. 1876* (BAB). Dpto. Los Lagos, Parque Nacional Nahuel Huapi, cumbre del Co. Pelado, 18-II-1995, *Ferreyra 390* (BCRU); filo Co. Pto. Manzano, 22-II-1953, *Boelcke & Correa 7056* (LIL); filo del Co. Colorado, 1800 m, 22-II-1951, *Diem 1841, 1844* (LIL); Villa La Angostura, Co. Bayo, ladera norte, 1430 m, 19-I-1997, *Nuñez & Daniels 156* (BCRU); 1600-1800 m, 12-I-2002, *Weigend & al. 6864* (BCRU); Río Bonito cerca de Pto. Manzano, 800 m, 23-XI-1947, *Diem 1108* (LIL). Dpto. Minas, extremo norte de la laguna Varvarco Campos, cajón Benítez, paso Puerta Vieja, 2600-2750 m, 01-II-1970, *Boelcke & al. 14298* (BAA, BAB, SI); paso del Macho, 2280 m, 26-I-1970, *Boelcke & al. 13897* (BAA, BAB, SI); sierra de Cochicó, cajón de la Botica, 2500-2700 m, 29-I-1970, *Boelcke & al. 14121* (BAA, BAB, SI); cajón del Portillo, paso, 2560 m, 31-I-1970, *Boelcke & al. 14179* (BAA, BAB, SI); Reserva Provincial Domuyo, camino geotérmico al sur de Aguas Calientes, Río Covunco, comienzo de la picada sur al Domuyo, 2400-2600 m, 27-I-2001, *Ezcurra 3115* (BCRU). Dpto. Ñorquín, Parque Provincial Copahue-Caviahue, pozo geotérmico, ca. Laguna las Mellizas, 2100 m, 30-I-2000, *Ezcurra & al. 2909* (BCRU).

Copahue, 2050-2150 m, 08-II-1994, *Ezcurra 786* (BCRU); 21-XII-1944, *Onell 2049* (LIL, SI); serranía rocosa al oeste del pueblo, cerca de curso de agua, 2050-2150 m, 08-II-1994, *Ezcurra & al. 799* (BCRU). Dpto. Picunches, RP 13 de Zapala a Aluminé, pasando Primeros Pinos, 1900-2000 m, 1-XII-1999, *Ezcurra & al. 2482* (BCRU). **Río Negro:** Dpto. Bariloche, Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, *Ferreyra 216* (BCRU); Cerro Challhuaco, Laguna Verde, 26-II-2010, *Calviño & al. 746* (BCRU); barranca a orillas de la laguna, 1529 m, 06-III-2008, *Calviño & al. 706* (BCRU); sendero Laguna Verde, mirador pedregoso, 26-II-2010, *Calviño & al. 751* (BCRU); Mirador del Ñirihuau, 13-III-2010, *Calviño & al. 753* (BCRU); picada a la cumbre, límite del bosque de lenga achaparrada, 08-II-1996, *Nuñez 47* (BCRU); encima del refugio Neumeyer, pampita arriba de la última laguna, 16-XII-1994, *Ezcurra & al. 1051* (BCRU); Co. Catedral, III-1943, *Soriano 231* (BAB); 2160 m, 17-I-1946, *Montiel s.n.* (LIL 246699); ladera norte, 2000 m, 23-I-1995, *Ferreyra 342* (BCRU); alrededores del refugio Lynch, 2000 m, 04-II-2001, *Ezcurra & Quiroga 3163* (BCRU); Co. Meta, ladera este, 1600 m, 22-XII-1993, *Ezcurra & al. 727* (BCRU); 1800 m, 26-I-1995, *Ferreyra 330* (BCRU); Co. Tronador, 27-XII-1974, *Rubulis 265a* (SI); Co. Ventana, 23-III-1997, *Ferreyra & Siracussa 622* (BCRU).

CHILE. **Región VIII:** Pcia. Biobío, paso Pichachen, hito fronterizo, 2100 m, 23-I-2001, *Baeza & al. 2981* (CONC); camino a laguna Las Totoras, 1580 m, 01-II-2002, *Mihoc & al. 4600* (CONC). **Región IX:** Pcia. Malleco, paso Pino Hachado, 1900 m, 02-II-1987, *Stuessy & al. 10162* (CONC); 1824 m, 27-XII-1968, *Ricardi & Marticorena 5666* (CONC); límite chileno-argentino, 12-I-1994, *Villagran & al. 7912* (CONC); 3 km antes de paso Pino Hachado, 1700 m, 10-I-1977, *Marticorena & al. 1398* (CONC), 1.7 km al oeste del paso Pino Hachado, 1500 m, 01-III-1962, *Greer 1* (CONC); Lonquimay, 2000 m, 09-II-1923, *Hollermayer 489* (CONC); Cerca de Nitrito en la Araucanía, I-1887, *Rahmer s.n.* (SGO 41607).



**Figura 5.** *Mulinum leptacanthum*: **A**, aspecto general; **B-C**, hojas provenientes de distintos cojines; **D**, umbela con frutos [A-B, D) Ezcurra & al. 2980 (BCRU); C) Marticorena & al. 1398 (CONC)]

**5. *Mulinum microphyllum*** (Cav.) Pers., Syn. Pl. (Persoon) 1: 309. 1805. *Selinum microphyllum* Cav., Icon. 5: 59, t. 486, f. 2. 1799. TIPO: [Argentina, Santa Cruz] ex Portu desiderato, *Née s.n.* (holotipo, MA 476256 imagen!). (Fig. 6A-D)

*Mulinum hallei* Skottsbl., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 56 (5): 278. 1916. TIPO: [Argentina, Santa Cruz] Puerto Mazaredo in campo, 17-XII-1904, *Dusén 5304* (lectotipo, aquí designado UPS 22 foto BCRU!). **syn. nov.**

**Subarbusto** andromonoico que forma cojines chatos, laxos a compactos, de 2-8 cm alt. y 10-30 cm de diámetro. **Hojas** de (5-) 7-10 (-11) mm long., casi sésiles o pecioladas, angostamente obovadas a obovadas, coriáceas; lámina de 2-3 (-4) mm long. x (2-) 3-4 (-6) mm lat., glabra, 3-secta (raro 3-partida); segmentos ovados a anchamente ovados o angostamente elípticos, planos, surcados en la cara adaxial, no articulados en su inserción (raro articulados), el central 1-2,8 (-3,5) mm long. x (0,9-) 1-1,3 (-2) mm lat., margen entero, laterales similares al central o raro margen 2-partido; ápice obtuso a redondeado, a menudo terminado en una cilia larga blanca, caediza, no punzante; pecíolo delgado, semejante a los segmentos, de 1-3 (-4) mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen ciliado. **Umbelas** sobrepasando bien el nivel de las hojas con 3-20 flores perfectas y 10-20 flores estaminadas; pedúnculos de (6-) 8-11 (-16) mm long., glabros o a menudo con cilias largas y finas esparcidas irregularmente; involucro de 4-6 brácteas de 2,5-4 (-4,5) mm long., angostamente ovadas o triangulares, reflexas, connadas sólo en la base formando una cúpula poco profunda y densamente lanosa en el interior, margen entero o a menudo 2-3 lobado y/o ciliado; ápice generalmente terminado en una cilia larga blanca. **Pedicelos florales** de (2-) 2,5-4 (-6) mm long., base ciliada; sépalos con margen entero (raro ciliado); pétalos espatulados, marcadamente angostados en la base, de 1,8-2,1 mm long. x 1-1,5 mm lat.; estilopodio cónico, estilos de 1,6-2 mm long. **Fruto** de contorno anchamente elíptico a circular, muy comprimido dorsalmente, de 5-6 mm long. x (4-) 5-6 mm lat. y 1-1,5 mm de espesor, alas más angostas que el cuerpo del fruto, de (0,5-) 1 mm lat., paralelas o levemente divergentes; carpóforo persistente y libre, entero o cortamente bífido.

#### *Número cromosómico*

$n = 8$  (Constance & al., 1971; Constance, 1988).

*Distribución geográfica, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Chubut y Santa Cruz) en terrenos arenosos entre piedras sueltas, entre los 50-1018 m (Fig. 1). Florece y fructifica de noviembre a marzo.

*Observaciones*

*M. microphyllum*, tal como se concibe a partir de ahora, se corresponde a lo que antes se llamaba erróneamente *M. hallei* (Constance, 1988; Martínez, 1999, 2008). El ejemplar tipo de *M. microphyllum* tiene hojas con segmentos no articuladas en su inserción, con láminas pequeñas de 2-2,6 mm long. x 3-4 mm lat. y pecíolos de 3-4 mm long.; los pedúnculos florales son cortos de 10-13 mm long. Todas estas características concuerdan con el tipo de *M. hallei* y no con el concepto que se venía usando para el nombre (i.e., sinónimo a *M. morenonis*). Por otra parte, el ejemplar tipo, fue coleccionado en Puerto Deseado (Santa Cruz), lugar en el que no crece *M. morenonis*. Por lo tanto, *M. hallei* y *M. microphyllum* se consideran por primera vez sinónimos. Por razones de prioridad, por ser el nombre más antiguo, se debe utilizar *M. microphyllum* en lugar de *M. hallei* para esta especie.

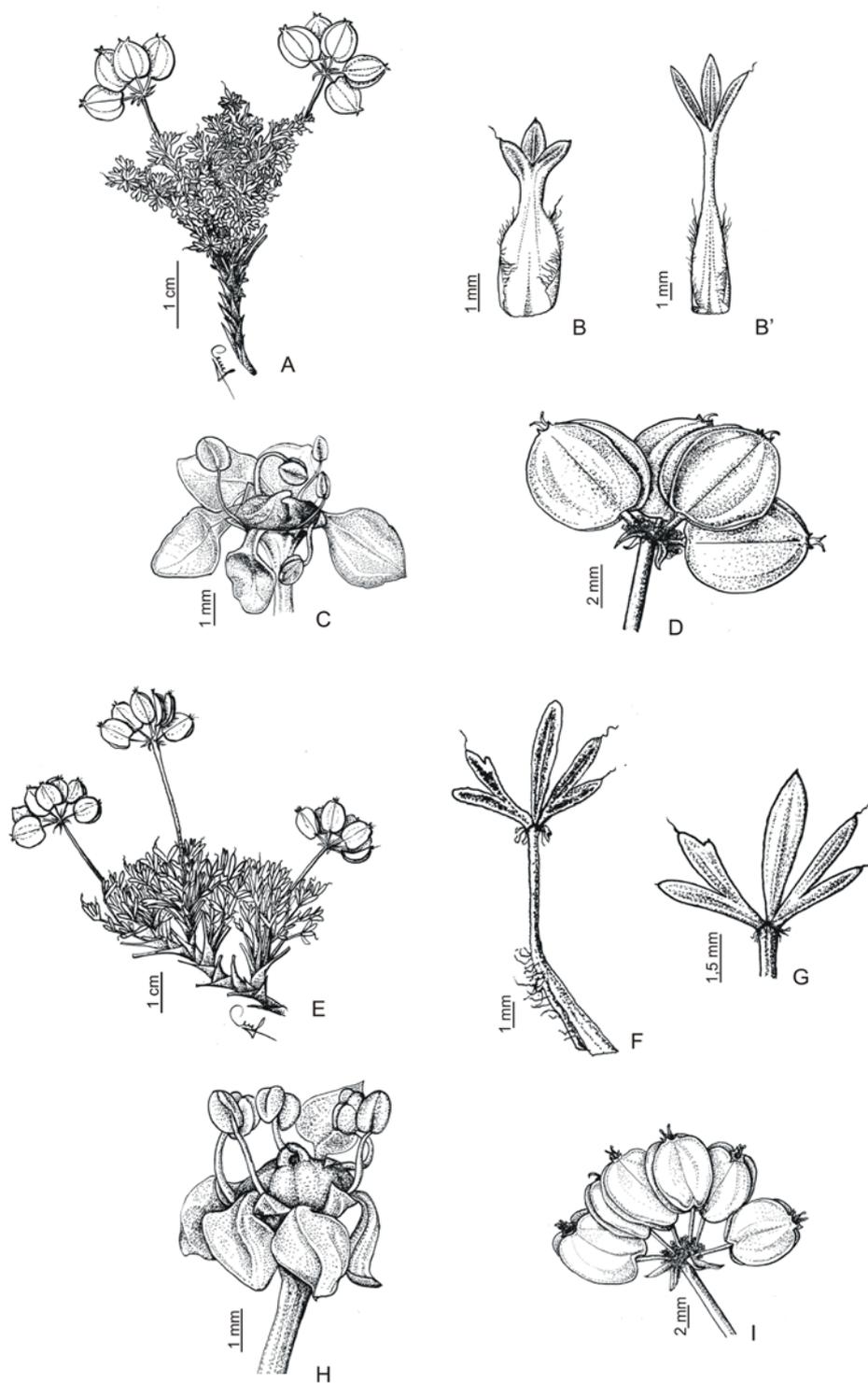
Skottsberg describe a *M. hallei* en base a la colección de Dusén 5304 de Puerto Mazaredo, Santa Cruz, y a su propia colección del Valle del Río Fénix y Lago Buenos Aires (seguramente *Skottsberg* 855). En el protólogo de *M. hallei*, Skottsberg, sólo incluye el número de colección del material de Dusén. Dado que dispongo de fotografías de todos los sintipos depositados en los distintos herbarios (*Dusén* 5304: UPS 22 foto BCRU!, K 000528795 imagen! y *Skottsberg* 855: S 10339 foto BCRU!), designé a *Dusén* 5304 (UPS 22) como lectotipo. Dicho material es el que se encuentra mejor conservado y el ejemplar presenta ramas floríferas y fructíferas que concuerdan con la descripción original y con las imágenes de la especie que acompañan el protólogo.

*Mulinum microphyllum* es morfológicamente similar a *M. morenonis*. Sin embargo, *Mulinum morenonis* se diferencia porque forma matas bajas y laxas, presenta hojas de mayor tamaño, siempre articuladas en su inserción. Además presenta pedúnculos florales mucho más largos. Por otro lado, la distribución geográfica de ambas especies es diferente y sólo se superpone muy poco en el norte de Chubut. De esta manera, *M. morenonis* se distribuye en Neuquén, Río Negro y norte de Chubut, entre los 900 y los 1800 m, mientras que *M. microphyllum* se distribuye en Chubut y Santa Cruz entre el nivel del mar y los 1000 m (Fig. 1). Otra característica a tener en cuenta es que *M. morenonis* tiene un número cromosómico

de  $n = 16$  (Constance & al., 1971) mientras que *M. microphyllum* tiene  $n = 8$  (Constance & al., 1971; Constance, 1988).

*Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Chubut:** sin loc., 1899, *Illin 8* (LP). Dpto. Escalante, por RN 3 a 600 m desvío a RP 27, camino hacia Río Chico, 639-641 m, 21-I-12, *Fernández 20 y 22* (BCRU); Pampa del Castillo, I-1930, *Ferruglio 30/1873* (BA); Comodoro Rivadavia, I-1924, *sin. col.* (LP 22537). Dpto. Languiñeo, 15 km al E de Tecka por RP 6, 1018 m, 19-I-12, *Fernández 12 y 13* (BCRU). Dpto. Rawson, Trelew, Tekachoique, XII-1899, *Illin 11* (BAB). Dpto. Río Senguer, Río Mayo, 14-XII-1981, *Cabrera 33177* (SI); 3 km al S de Río Mayo por RN 40, 541 m, 26-I-12, *Fernández 34* (BCRU). Dpto. Sarmiento, 50 km antes de llegar a Sarmiento, 22-I-1962, *Ricardi & Matthei 282* (CONC); al NO del Lago Musters, barrancas de cretón en las cabeceras del cañadón Nevazón, 27-XII-1939, *Ferruglio 34748* (BA), 28-XII-1939, *Ferruglio 34745* (BA); RN 23 a 14 km de Buen Pasto, 03-XII-1976, *Arroyo & al. 274* (SI). Dpto. Tehuelches, RN 40, 3 km del centro de Gobernador Costa, 08-XII-2010, *Losert 11* (BCRU); 2 km del centro de Gobernador Costa, 09-XII-2010, *Losert s.n.* (BCRU); 15-XII-2010, *Losert s.n.* (BCRU); RN 19, a 21 km de NE de Gobernador Costa, 08-XII-1976, *Arroyo & al. 421* (SI). **Santa Cruz:** sin loc., 1899-1900, *Ameghino 25* (BA); 7-XII-1945, *O'Donell 3936* (LIL); 300 m, 25-XI-1928, *Donat 60 y 61* (LIL). Dpto. Corpen Aike, Cte. Piedrabuena, 30 km al sur de Piedrabuena por R3, 12-I-1967, *Boelcke & al. 12281* (BAB); aprox. 155 km al N de Río Gallegos, ruta 3 a San Julián, 500 m al O de la ruta, 24-I-1989, *Zech & Contogiorgakis 21* (CONC, LP). Dpto. Deseado, Pto. Deseado, 50 m, 23-I-12, *Fernández 41* (BCRU); *Carette s.n.* (LP 23378); Puerto Mazaredo, 17-XII-1904, *Dusén 5304* (K 1616-9010 y S 10339); Monumento Natural Bosques Petrificados, 05-XI-2002, *Raffo 139* (BCRU); 15-XI-1994, *Montenegro s.n.* (BCRU); 233 m, 27-I-12, *Fernández 40* (BCRU); Cañadón León, XII-1951, *Cittadini 52bis* (SI); Aeródromo, 10-I-1951, *Sleumer 1460* (LIL); estepa del Río Deseado, 25-XI-1979, *Roig & Méndez 9887* (MERL); 36 km al O de Las Heras por RN43, 1 km al S de la ruta por camino vecinal o huella, 331 m, 24-I-12, *Fernández 27* (BCRU); Colonia Las Heras, Colonia Pastoril Presidente Carlos Pellegrini, Estancia La Flora, XII-1979, *von Thüngen 14* (LP); 13-I-1981, *von Thüngen 97 y 103* (LP). Dpto. Lago Buenos Aires, Perito Moreno, -XI-1973, *Suárez 821* (SI); a 7,7 km al S de Perito Moreno por RN 40, 595 m, 25-I-12, *Fernández 32* (BCRU). Dpto. Magallanes, San Julián, 23-XI-1945, *O'Donell 3663* (LIL); a 70 km antes de Puerto San Julián por RN 3, 11-I-1967, *Boelcke & al. 12229* (BAB); Puerto San Julián, -XII-1945, *Blake 457* (SI); Tres Cerros, Ea. La Lomita, pie del Co. aprox. 3 km, RN 3, 4-XII-1971, *Boelcke & al. 15368* (BAB, CONC)



**Figura 6.** A-D *Mulinum microphyllum*: A, aspecto general; B-B', hojas provenientes de la misma mata; C, flor perfecta; D, umbela con frutos. E-I *Mulinum morenonis*: E, aspecto general; F, hoja, G, detalle de articulación en la base de la lámina; H, flor perfecta; I, umbela con frutos [A, B-B', D) Roig 15096 (MERL); C) Losert s/n (BCRU); E-G, I) Calviño & al. 750 (BCRU); H) Calviño & al. 748 (BCRU)].

**6. *Mulinum morenonis*** (Kuntze) Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 7: 295. 1902. *Huanaca morenonis* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 113. 1898. *Diplaspis morenonis* (Kuntze) K. Schum., Bot. Jahresber. (Just). 26 (1): 367. 1900. *Azorella morenonis* (Kuntze) Macloskie, Rep. Princeton Univ. Exped. Patagonia, Botany 8: 629. 1905. TIPO: [Argentina, Río Negro o Chubut] Patagonia, 50/3°, 1882/3, *Moreno & Tonini 368* (holotipo, NY 00405973 imagen!). (Fig. 6E-I)

**Subarbusto** andromonoico que forma matas bajas, irregulares, laxas, de 5-15 cm alt. y 10-30 cm de diámetro. **Hojas** de (9-) 11-14 (-15) mm long., pecioladas, obovadas, coriáceas; lámina de (3-) 4 (-5) mm long. x 6-8 (-9) mm lat., glabra, 3-secta; segmentos angostamente obovados a obovados, planos, surcados en la cara adaxial, siempre articulados en su inserción, articulación a menudo ciliada, el central (3-) 3,5-4,5 (-6) mm long. x (1,2-) 1,4-2 (-2,3) mm lat., margen entero, laterales margen 2-partido hasta 3-fido (raro entero); ápice redondeado, terminado en una cilia larga blanca, caediza, no punzante; pecíolo delgado, semejante a los segmentos, de (2-) 3-6 (-7) mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen ciliado. **Umbelas** sobrepasando bien el nivel de las hojas con 2-34 flores perfectas y 10-26 flores estaminadas; pedúnculos de (11-) 19-30 (-39) mm long., glabros o a menudo con cilias largas y finas esparcidas irregularmente; involucre de (4-) 5-7 (-8) brácteas de 3-4 (-5) mm long., angostamente ovadas o triangulares, reflexas, connadas sólo en la base formando una cúpula poco profunda y densamente lanosa en el interior, margen entero o a menudo 2-3 lobado y/o ciliado, ápice generalmente terminado en una cilia larga blanca. **Pedicelos florales** de (2,5-) 3-4,8 (-5,5) mm long., base ciliada; sépalos con margen entero (raro ciliado); pétalos espatulados, marcadamente angostados en la base, de 1,5-3 mm long. x 1,2-1,8 mm lat.; estilopodio cónico, estilos de 1-1,5 mm long. **Fruto** de contorno anchamente elíptico a circular, muy comprimido dorsalmente, de 3-6 (-7,5) mm long. x 3-6 (-7,5) mm lat. y 1-2 mm de espesor, alas igual o más angostas que el cuerpo del fruto, de 0,5-1 mm lat., paralelas; carpóforo generalmente persistente y adherido a los mericarpios, o caedizo y libre, entero o cortamente bífido.

*Número cromosómico*

$n = 16$  (Constance & al., 1971; Constance, 1988).

*Distribución geográfica, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Neuquén, Río Negro y Chubut) en valles andinos y planicies. Se encuentra en afloramientos rocosos en la estepa y en la montaña, donde habita preferentemente en zonas asoleadas, entre los 900-1800 m (Fig. 1). Florece de noviembre a febrero. Fructifica de noviembre a fines de marzo.

*Observaciones*

Esta especie era hasta ahora erróneamente denominada *Mulinum microphyllum* (ver observaciones bajo *M. microphyllum*; Constance, 1988; Martínez, 1999, 2008). Dado que el tipo de *M. morenonis* coincide con la especie aquí descrita, se utiliza este nombre que se considera el correcto para designar a esta especie.

*Mulinum morenonis* es morfológicamente similar a *M. microphyllum*. Sin embargo, *M. microphyllum* se diferencia porque forma cojines chatos y compactos, presenta hojas de menor tamaño, no articuladas en su inserción. Además presenta pedúnculos florales mucho más cortos. Por otro lado, *M. microphyllum* tiene una distribución más austral (desde Chubut a Santa Cruz; Fig. 1) y crece a menor altura (desde el nivel del mar a los 1000 m). Otra característica a tener en cuenta es que *M. microphyllum* es diploide ( $n = 8$ ; Constance & al., 1971; Constance, 1988) mientras que *M. morenonis* es tetraploide ( $n = 16$ ; Constance & al., 1971).

En 1898 Kuntze propone el nombre de *Huanaca morenonis* para designar a una entidad coleccionada por Moreno & Tonini. Al revisar el holotipo de este nombre observamos que hay una etiqueta del Museo de La Plata, así como en varios otros ejemplares coleccionados por Moreno, donde pone un sello que dice “Patagonia 50/3°, 1882/3 Moreno” y al cual se le agrega con letra manuscrita “& Tonini”. Creemos que este sello no se corresponde exactamente con el lugar donde fue coleccionado este ejemplar dado que los viajes de Moreno & Tonini por la Patagonia austral (lat. 50-53°) principalmente por Santa Cruz fueron anteriores a 1880 y ya a partir de este año Moreno se dedicó a recorrer con mayor detenimiento el Lago Nahuel Huapi en Río Negro, y Chubut (Moreno, 1876-1877; Moreno, 1897). Teniendo en cuenta esto no podemos asignar exactamente un lugar de colección para este ejemplar pero creemos por el año de colección, sumado a la inexistencia de ejemplares de *M. morenonis* al sur del paralelo 45°, que el holotipo de *M. morenonis* puede haber sido

coleccionado en cercanías de Bariloche o zonas aledañas de Chubut y no en Patagonia austral (50/3°).

*Nombre vulgar*

“Neneo chico” en Argentina (Ferreyra & al., 2006)

*Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Chubut:** Dpto. Cushamen, El Maitén, 09-XII-2010, *Cottet 8* (BCRU). Dpto. Florentino Ameghino, Uzcudun, 23-XII-1974, *Roig & Méndez 15096* (MERL). Dpto. Futaleufú, Corcovado, -1901, *Illin s.n.* (LP 10612). Dpto. Languiñeo, 15 km al sur de Tecka, 13-II-1981, *Cabrera & al. 33128* (SI). **Neuquén:** Dpto Lacar, San Martín de los Andes, 12-XII-1952, *Cabrera 11210* (LP); Co. al N., *Daroson 1271* (BAB, CONC). Dpto. Los Lagos, Brazo Huemul, 21-XI-1993, *Puntieri 57* (BCRU); sobre costa del Lago Huemul, cerca del Ao. Quintriqueo, 2-XI-1949, *Boelcke & Hunziker 3484* (BAB); Río Limay, alrededores del Anfiteatro, 10-XII-1994, *Ezcurra 956* (BCRU); entre Rincón de Creide y Cuyín Manzano, afloramiento rocoso, 1120 m, 14-XII-1994, *Ezcurra & Galende 977* (BCRU); Ea. Fortín Chacabuco, 31-XI-1949, *Boelcke & Hunziker 3512* (BAB); potr. Zuñiga, 13-I-1958, *Boelcke 7574* (BAB); Ea. El Cóndor, -XII-1988, *Faggi 78048* y *78052* (BA). Dpto. Zapala, RP 13 de Zapala a Primeros Pinos, a 10 km de Zapala, 1100-1200 m, 2-XII-1999, *Ezcurra & al. 2433* (BCRU). **Río Negro:** Dpto. 9 de Julio, Prahuaníyeyu, 9-XII-2003, *Troiani & Steibel 15715* (SI). Dpto. Bariloche, San Carlos de Bariloche, 5-I-1935, *Cabrera & Job 39* (LP); 7-I-1947, *Teague s.n.* (LIL 191353); Pampa de Huenuleo, -IV-1985, *Puntieri 336* (BCRU); base del Co. León, 08-XII-1986, *Puntieri & Chiapella 85* (BCRU); Co. Runge, -XII-1988, *Rosso s.n.* (BCRU); Costa Nahuel Huapi, la escuelita, 10-XII-1996, *Cordi & al. s.n.* (BCRU); Parque Nacional Nahuel Huapi, Co. Challhuaco, sendero Laguna Verde, mirador pedregoso, 1579 m, 06-III-2008, *Calviño & al. 704* (BCRU); 26-II-2010, *Calviño & al. 747, 748* y *750* (BCRU); Valle Challhuaco, Mirador Ñirihuau, 28-I-2001, *Stecconi s.n.* (BCRU); Valle Challhuaco, Mallín de los Perdidos, ladera NO, 1300 m, 25-I-1997, *Nuñez & Amoedo 185* (BCRU); Co. Otto, 21-I-1945, *Soriano 1320* (LP); 07-01-1946, *Boelcke 1760* (SI); planicie a 1090 m frente al guardaparque del Río Ñirihuau, 10-XII-1996, *Ezcurra & Bianchi 1908* (BCRU); Co. Estratos, ladera este, 1650-1780 m, 25-II-1995, *Ferreyra 412* (BCRU); Río Ñirihuau, picada al refugio del Co. Meta, 1400 m, 22-XI-1993, *Ezcurra & al. 703* (BCRU); Co. Challhuaco, -II-1998, *Daniels 22* (BCRU); base del Co. Ventana, 923 m, 06-XII-2008, *Morrone 6135* (SI). Dpto. Los Lagos, 11 km NE de boca del puente de Río Limay, a 700 m al oeste de RN 40, 10-XII-2010, *Tammone 27* (BCRU). Dpto. Pilcaniyeyu, RN 23 de Bariloche a Pilcaniyeyu, Estancia San Ramón, afloramiento rocoso en mallín bajo del Co. Villegas, 1021 m, 05-III-2008,

**SISTEMÁTICA DE AZORELLA-MULINUM (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**CAPÍTULO 4: REVISIÓN TAXONÓMICA DE *MULINUM***

---

*Calviño & al. 701* (BCRU); 10 km al sur de Paso Flores, 10-XII-1981, *Cabrera 33021* (SI); Dina Huapi, 30-XI-1987, *Puntieri s.n.* (BCRU); Comallo, 7-XI-1938, *Cabrera 4823* (LP). Dpto. Valcheta, Lago Azul a Co. Puntudo, 27-XI-2002, *Troiani & Steibel 15470* (SI); Co. Puntudo, 27-XI-2002, *Troiani & Steibel 15490* (SI).

**7. *Mulinum spinosum*** (Cav.) Pers., Syn. Pl. 1: 309. 1805. *Selinum spinosum* Cav., Icon. 5: 59, t. 487, f. 1. 1799, non *Selinum spinosum* E.H.L. Krause, 1904. nom. illeg. TIPO: [Chile, Región VII] Cordillera del Planchón y Portillo, *Née s.n.* (lectotipo, aquí designado MA 476258 imagen!). (Fig. 7)

***Subarbusto*** o arbusto andromonoico o androdioico que forma cojines hemisféricos, laxos, verde amarillentos o a veces glauco-grisáceos, muy olorosos, de 20-100 cm alt. y 20-300 cm de diámetro. ***Hojas*** de (9-) 16-43 (-51) mm long., glabras (raro pubescentes), pecioladas, angostamente obovadas a obovadas u obtriangulares, rígidas; lámina de (7-) 8-21 (-24) mm long. x 10-28 (-35) mm long., 3-secta; segmentos angostamente triangulares a subulados, circulares o planos, surcados o no en la cara adaxial, el central de (6-) 8-19 (-23) mm long. x (0,8-) 0,9-1,9 (-2,4) mm lat., margen entero (raro con pelos), laterales similares o algo menores que el central y/o margen 2-partido; ápice agudo, espinoso, punzante; pecíolo delgado, semejante a los segmentos, de 3-15 (-20) mm long., glabro (raro pubescente); base foliar amplexicaule (raro poco ensanchada), margen ciliado (raro entero). ***Umbelas*** sobrepasando o apenas sobrepasando el nivel de las hojas, con (2-) 5-15 (-18) flores perfectas y 12-28 (-36) flores estaminadas, a veces con 9-15 flores perfectas centrales y/o 9-28 flores estaminadas periféricas; pedúnculos de 11-43 (-50) mm long., glabros; involucro de (4-) 5-8 brácteas en 1 ciclo (raro 2), de (2-) 2,7-6 (-7) mm long., adpresas o reflexas, connadas sólo en la base formando una cúpula poco profunda con lóbulos triangulares a anchamente triangulares, glabra en el interior, margen entero; ápice agudo. ***Pedicelos florales*** de 3-10 (-13) mm long., glabros; pétalos ovados, de 1,5-2,5 mm long. x 1-1,5 mm lat.; estilopodio cónico a deprimido, estilos de 1-2 mm long. ***Fruto*** amarillo a rojo, de contorno elíptico a circular, poco o muy comprimido dorsalmente, de (4-) 5-7 (-8) mm long. x (3-) 4-6,5 (-7) mm lat., y 2-3 mm espesor, alas igual o más anchas que el cuerpo del fruto, de 1-2,5 (-3) mm lat., paralelas a divergentes; carpóforo generalmente persistente y adherido a los mericarpios, o caedizo y libre, entero, cortamente bífido o hasta la base.

#### *Número cromosómico*

$n = 8, 16, 24?$  (Constance & al., 1971; Constance, 1988).

*Distribución, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias San Juan, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz, San Luis y Buenos Aires) y Chile (Regiones III, IV, V, VI, RME, VII, VIII, IX, XI y XII). Es frecuente en suelos arenosos, en roquedales y pedreros, tanto en la estepa como en la alta montaña, entre el nivel del mar–4000 m (Fig. 1). Florece y fructifica de noviembre a marzo.

*Observaciones*

Este taxón es el más ampliamente distribuido tanto en longitud como en latitud, y uno de los más coleccionados del género. *Mulinum spinosum* es muy conocida como un componente principal de la estepa herbáceo-arbustiva de la Patagonia y Monte austral. Muestra gran variación ecológica y morfológica, y como consecuencia se han generado una gran cantidad de nombres.

Zech (1992) en su tratamiento del género considera que *M. spinosum* es una especie con cuatro variedades que se diferencian por la pubescencia, el tamaño de las hojas, y el grado de acicularidad de los segmentos. Posteriormente, Zech (1995) valida sólo una de estas variedades: *Mulinum spinosum* var. *minus* (Kuntze) Zech que incluye a individuos de hojas pequeñas y glabras. Sin embargo, la observación en el campo de esta especie a lo largo de casi toda su distribución y de abundante material de herbario, sumado a los análisis morfométricos (Cap. 2) me permitieron reconocer que la especie muestra una gradación continua en el tamaño de las hojas y umbelas que está principalmente asociada a la longitud. Hacia longitudes menores, donde las temperaturas son mayores y las precipitaciones disminuyen, las plantas poseen hojas con menor superficie expuesta y se reduce el tamaño de las umbelas y frutos (Cap. 2). Consideramos que esta gran variación al no mostrar diferencias discretas, no amerita la división de la especie en variedades basadas en el tamaño de las hojas y umbelas. Por el contrario, se observó que en algunas poblaciones chilenas de Huasco, Región III y de Colchagua, Región VI, hay variación en el tipo de indumento, carácter ausente en cualquier otra parte de la distribución de la especie. A su vez, el tipo de indumento difiere entre Regiones, por lo que se observan dos caracteres discretos, asociados a áreas geográficas particulares y por lo tanto, las consideramos variedades dentro de *M. spinosum*.

*Nombre vulgar*

“Neneo”, “chila”, “uña de gato”, “coirón”, “yerba negra”, “neneo oloroso” en Argentina (Cavanilles, 1799; Constance, 1988; Martínez, 2003; Estomba & al., 2005; Ferreyra & al., 2006), “hierba negra”, “dichillo”, “hierba de la culebra”, “matabarroza”, “neneo” en Chile (Muñoz & al., 1999).

**7a. *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. var. *spinosum* (Fig. 7A-K)**

*Selinum proliferum* Cav., Icon. 5: 59, t. 486, f. 1. 1799. *Mulinum proliferum* (Cav.) Pers., Syn. Pl. 1: 309. 1805. *Mulinum spinosum* var. *proliferum* (Cav.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 114. 1898. TIPO: [Argentina, Santa Cruz] ex Portu Desiderato, XII, *Née s.n.* (holotipo, MA 476257 imagen!).

*Mulinum echinus* DC., Prodr. 4: 79. 1830. *Bolax echinus* Presl, Prodr. 4: 79. 1830. nom. illeg. TIPO: [Chile], in Chile legit., *Haenke s.n.* (holotipo, PRC 452781 imagen!). **syn. nov.**

*Mulinum laxum* Phil., Linnaea 33: 90. 1864. TIPO: [Chile, Región VIII] In Andibus Antuco, I-1839, *Gay 1513* (holotipo, SGO 000003748 imagen!).

*Mulinum leoninum* Lorentz, Exped. Río Negro, Bot. 222, tab. 6 (1), f. 1-5. 1883. *Mulinum spinosum* var. *leoninum* (Lorentz) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 114. 1898. *Mulinum spinosum* var. *leoninum* f. *toscae* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 114. 1898. TIPO: [Argentina, Buenos Aires] Toscahügel Leones am Río Sauce chico, 4-V-1879, *Lorentz s.n.* (holotipo, CORD 2485!).

*Mulinum chillanense* Phil., Anales Univ. Chile 85: 707. 1894. TIPO: [Chile, Región VIII] baños de Chillan y valle de las nieblas, I-1877, *Philippi s.n.* (lectotipo, aquí designado SGO 000003741 imagen!).

*Mulinum ovalleanum* Phil., Anales Univ. Chile 85: 709. 1894. TIPO: [Chile, Región IV] Cerro Huatulame, Río Grande, XI-1890, *Geisse s.n.* (lectotipo, aquí designado SGO 000003752 imagen!).

*Mulinum spinosum* var. *quinquepartitum* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 114. 1898. TIPO: [Chile o Argentina] Paso Cruz 34°, Cordillera, 1500-2000 m, *Kuntze s.n.* (holotipo, NY 00038521 foto BCRU!).

*Mulinum spinosum* var. *triacanthum* (Griseb.) Kuntze f. *minus* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3(3): 114. 1898. *Mulinum spinosum* var. *minus* (Kuntze) Zech, Kurtziana 24: 192. 1995. TIPO:

[Argentina, Chubut o Santa Cruz] Patagonia 50/3°, 1882/3, *Moreno & Tonini 372* (holotipo, NY 00073905 imagen!). **syn. nov.**

*Mulinum spinosum* var. *trispinescens* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3(3): 114. 1898. TIPO: [Chile o Argentina] 34° Paso Cruz, 1600 m, *Moreno & Tonini 371* (lectotipo, aquí designado NY 00038520 imagen!).

*Mulinum patagonicum* Gand., Bull. Soc. Bot. France 59: 710. 1913, non *Mulinum patagonicum* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 48: 56. 1899. hom. illeg. *Mulinum gandogeri* Hiroe, Umbelliferae of World 1732. 1979. TIPO: [Argentina, Santa Cruz] Patagonia, Lago San Martín, 9-I-1909, *Skottsberg 706* (holotipo, LY foto BCRU!; isotipo, SGO 000003754 imagen!).

*Mulinum spinosum* var. *longeinvoluta* Hicken, Darwiniana 1 (2): 61. 1923. TIPO: [Argentina, Mendoza] Arroyo Blanco, Río Atuel, *Gerth 58bis* (holotipo, SI!).

**Hojas** glabras, segmentos foliares surcados o no en la cara adaxial, margen entero.

#### Distribución

Argentina (Provincias San Juan, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz, San Luis y Buenos Aires) y Chile (Regiones IV, V, VI, RME, VII, VIII, IX, XI y XII), entre el nivel del mar–3300 m (Fig. 1).

#### Observaciones

He designado aquí al ejemplar MA 476258 (imagen!) como lectotipo de *Selinum spinosum* entre los sintipos CONC 29919 (foto BCRU!), F 0048105 (imagen!), MA 310354 (imagen!). A pesar de que no se asemeja demasiado a la forma dibujada por Cavanilles (1799), es un ejemplar completo de *M. spinosum*, tiene hojas circulares y planas, flores estaminadas y perfectas, y frutos. Además concuerda con la descripción original de la especie y el material es abundante. Tomé este mismo criterio de selección de ejemplares que se ajustan a los protólogos para designar los lectotipos de los nombres que figuran en toda la lista sinonímica. Así también designé al ejemplar de *M. chillanense* SGO 000003741 (imagen!) como lectotipo entre su sintipo SGO 000003742 (imagen!); al ejemplar de *Mulinum ovalleanum* SGO 000003752 (imagen!) como lectotipo entre los sintipos SGO 000003751 (imagen!) y SGO 000003753 (imagen!), y al ejemplar de *Mulinum spinosum* var. *trispinescens* NY 38520 (imagen!) como lectotipo entre su sintipo NY 73906 (imagen!).

Constance (1988) y Martínez (2003) aparentemente identificaron a *M. echinus* por comparación con un ejemplar coleccionado por Haenke en Chile erróneamente etiquetado como isotipo de *M. echinus* por Mathias y Constance en 1969-1970. Bajo este concepto, la especie *M. echinus* correspondía a plantas más pequeñas con hojas e inflorescencias también menores que en *M. spinosum*. Estas plantas a veces también se diferenciaban en el campo por su color glauco-grisáceo y su fuerte aroma al romper las hojas. Sin embargo, al analizar el protólogo de *M. echinus* descubrimos que el ejemplar de Haenke hasta ahora considerado isotipo de *M. echinus* no pertenece al material tipo de la especie, dado que los datos de la etiqueta no coinciden completamente con los datos del protólogo. En cambio, se encontró el holotipo de *M. echinus* en PRC (452781). Morfológicamente este ejemplar es similar a los ejemplares típicos de *M. spinosum*. Por lo que en base a lo expuesto arriba, a los resultados de los análisis morfométricos, y a los resultados de los análisis filogenéticos moleculares (Caps. 2-3) el nombre *M. echinus* pasa a la sinonimia de *M. spinosum* var. *spinosum* y tampoco se amerita la creación de un nuevo nombre para designar a los individuos morfológicamente similares a lo que fue considerado hasta ahora el isotipo de *M. echinus*.

En cuanto a la entidad *Mulinum spinosum* var. *triacanthum* f. *minus*, Martínez (1999, 2008) lo considera sinónimo de *M. triacanthum*. Sin embargo, el ejemplar tipo de esta forma, fue coleccionado en Patagonia austral (Chubut o Santa Cruz), distribución a la cual *M. triacanthum* no llega, y además tiene hojas pequeñas como las que se observan en individuos de *M. spinosum* que crecen en Chubut o Santa Cruz y nunca en individuos de *M. triacanthum*.

Se amplía el área de distribución de esta variedad a la provincia de San Luis. A pesar de haber encontrado un único ejemplar coleccionado en esta provincia (en Sierra del Morro), el material concuerda perfectamente con las características morfológicas descritas para la variedad.

#### *Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Buenos Aires:** Partido Bahía Blanca, Tornquist a Bahía Blanca, RN 33, km 38, 09-XII-1970, *Burkart 28191* (SI); Partido Saavedra, Sierra de Cura Malal, 04-XI-1939, *Cabrera 5507* (SI). Partido Tornquist, Choique, 07-XII-1940, *Cabrera 6720* (SI); Sierra de la Ventana, 11-XI-1907, *Hicken 116323* (SI); Sierra de la Ventana, Cerro de la Ventana, 17-II-1940, *Cabrera 5767* (SI); Paraje "La Gruta", 450 m, IX-1984, *Bottino 247* (MERL). Partido Patagones, a 25 km al SE de

Carmen de Patagones, 26-XI-1963, *Fabris & Schwabe 4918* (LP). Partido Saavedra, Sierra de Curamalal, 4-XI-1979, *Cabrera 5507* (LP). **Chubut:** Dpto. Biedma, Península Valdés, 17-II-1938, *Scott de Birabén 450* (LP); Istmo costas Ameghino, 1500 m, 22-XII-1967, *Ruiz Leal 25663* (MERL). Dpto. Escalante, Pampa del Castillo, 24-II-1938, *Scott de Birabén 518* (LP); entrada a Pico Salamanca, 389 m, 19-XII-2011, *Urtubey & Baztarrica 634* (SI). Dpto. Florentino Ameghino, aprox. 8 km al S del ingreso a Camarones por RN 3, 381 m, 21-I-2012, *Fernández 17* (BCRU). Dpto. Futaleufú, zona basal de la vertiente norte de Nahuel Pan, al E de Esquel, 6-I-1974, *Sermolli & Bizzarri 7372* (CONC). Dpto. Languiñeo, 15 km al E de Tecka por RP 62, 1018 m, 19-I-12, *Fernández 14* (BCRU). Dpto. Mártires, Gaimán, Las Chapas, 27-XI-1976, *Arroyo & al. 20* (SI). Dpto. Paso de los Indios, Valle de las Ruinas, 19-XII-1981, *Cabrera 33279* (SI); RN 24, entre Paso de los Indios y Sarmiento, 838 m, 17-XII-2011, *Urtubey & Baztarrica 579* (SI). Dpto. Río Senguer, praderas altas del Cañadón grande, Vuelta del Senguer, 10-II-1927, *Cabrera 34 y 35* (LP); Valle de la Laguna Blanca, 26-XII-1901, *Koslowsky 95* (SI). Dpto. Sarmiento, 25 km del cruce de Sarmiento hacia Pampa de María Santísima, Lago Musters, 04-XII-1967, *Correa & al. 4096* (BAB). Dpto. Telsen, a 35 km NO de Telsen, camino a Co. Cayuqueo, 11-XII-1976, *Arroyo & al. 462* (SI).

**Mendoza:** sin loc., 34° Paso Cruz, 1600 m, *Moreno & Tonini 371* (NY 38520). Dpto. Las Heras, Pta. de las Vacas, 4-II-1939, *Troncoso 9310* (SI); III-1901, *Spegazzini s.n.* (SI 6911); cercano a Uspallata, Los Hornillos, 5-II-1987, *Naranjo & al. 906* (SI). Dpto. Luján de Cuyo, Potrerillos, El Salto, estribaciones del Co. Cabras, 1780-1830 m, 11-I-1984, *Del Vitto & al. 36530* (MERL); vallecitos cerca del refugio Edelweiss, 2826 m, 11-II-2003, *Cocucci & Sérsic 2211* (CORD); Agua de La Pampa, Pampa de la Polcura, 2550 m, 28-I-1962, *Ruiz Leal 21988* (MERL). Dpto. Malargüe, 5 km al NE de Valle Hermoso camino a Los Molles, 28-I-1963, *Boelcke 10309* (BAB, SI); 1700 m, 17-I-1982, *Cabrera 33331* (SI); camino a Reserva La Payunia, 6 km de la pasarela, 1257 m, 2-XII-2007, *Cocucci 4133* (CORD); 5 km de Los Molles hacia Las Leñas, 14-I-1989, *Zech & Contogiogakis 2* (LP); Valle del Río Tordillo, 2220 m, 15-I-1989, *Zech & Contogiogakis 6 y 7* (CONC, LP); 15 km de Valle Hermoso hacia Las Leñas, 15-I-1989, *Zech & Contogiogakis 8* (LP); Valle del Salado, Alto de los Caracoles, “Camino del Sol”, 1750 m, 23-XII-1984, *H.A.L 6894* (SI). Valle de Las Leñas, 2250 m, 08-XII-1985, *H.A.L 6813* (SI); 09-XII-1985, *H.A.L 6812* (SI). Dpto. San Carlos, RN 40, 126 km al sur de Tunuyán, barranca superior del Ao. Hondo, 23-I-1963, *Boelcke 10205* (SI); 13,5 km de RN 98, hacia Lago Diamante por RN 101, 2040 m, 30-I-2002, *Chandler & Bayer 1111* (LP). Dpto. San Rafael, Valle del Río Atuel, 78 km al oeste de El Sosneado, camino planta mina de azufre, 26-I-1963, *Boelcke & al. 10236* (BAB, SI); Laguna El Sosneado, 25-I-1964, *Roig 4855* (MERL); Laguna La niña encantada, 19-II-1941, *Dawson 1032* (LP); Sierra del Nevado, Ao. Chacay-Có, puesto Barroso, 1300 m, 03-XII-1973, *Boelcke & al. 15538* (BAA, BAB, SI); Sierra

del Nevado, pampa entre Ao. Agua del Guacho y el zanjón del plateado al S-SE de los Co. Morados, 8-XII-1973, *Boelcke & al. 15747* (MERL); norte de Co. El Rodeo, oeste 25 de Mayo, 1700 m, -1976, *H.A.L 3721* (SI). **Neuquén:** sin loc., 1-I-1900, *Hicken 6081* (SI). Dpto. Aluminé, Aluminé, Co. Batea Mahuida, camino que sale a la izquierda del cráter, 1753 m, 13-III-2008, *Calviño & al. 727* (BCRU). Dpto. Catan Lil, Sierra de Catan Lil, bajada a 1° de Mayo, 9-XII-1981, *Cabrera 32965* (SI). Dpto. Confluencia, Plaza Huinul, 3-XII-1943, *Plotrick 49* (LP). Dpto. Chos Malal, RN 40, 40 km al S de Chos Malal, 18-XI-1967, *Cabrera 18713* (LP); a 9 km de Chos Malal camino a Andacollo, 819 m, 12-I-1964, *Boelcke & al. 10648* (BAB, SI); RN 40, 17 km al norte de Chos Malal, camino a Buta Ranquil, 1300 m, 05-II-1994, *Chiapella & al. 122* (BCRU); 36 km al norte de Chos Malal, cerca de la Laguna Aquincó, 05-II-1994, *Chiapella & al. 144* (BCRU); NE de Chos Malal, 1750 m, 16-I-1995, *Ezcurra & al. 1259* (BCRU); Parque Provincial Tromen, Vo. Tromen, quebrada del arroyo que va a la laguna del volcán, 2360 m, 06-II-1994, *Chiapella & al. 192* (BCRU); entrada al parque, ladera sur, 1910 m, 15-I-1995, *Chiapella & al. 444* (BCRU); planicie frente a la laguna del volcán Tromen, 2135 m, 16-I-1995, *Chiapella & al. 528* (BCRU). Dpto. Collón Cura, Collón Cura, 06-XII-1972, *Latour 205b* (BCRU); 20 km de Piedra del Águila en dirección a Bariloche, 13-XII-2009, *Bach 304* (BAB). Dpto. Lacar, Alicurá, -XII-1979, *González 210* (LP). Dpto. Los Lagos, Ea. Fortín Chacabuco, camino al mallín, 14-XI-1950, *Boelcke 4301* (BAB); Parque Nacional Nahuel Huapi, RP 65, camino a Villa Traful, a 600 m del desvío Confluencia-RN 237, 28-XI-2006, *Morrone 5702* (SI); 400 m al NO de RN 40, 11 km NE del puente boca del Río Limay, 780 m, 26-XII-2010, *Fernández 6* (BCRU). Dpto. Minas, Andacollo, Mina Guaraco, 8-XII-1952, *Cabrera 11132* (LP); Dpto. Minas, Pichi-Neuquén, puesto de Gendarmería, 21-I-1970, *Boelcke & al. 13564* (BAA, BAB, SI); confluencia de los ríos Pichi-Neuquén y Neuquén, Co. de las Yeguas, 23-I-1970, *Boelcke & al. 13761* (BAA, BAB, SI); laguna Varvarco, extremo sur, 28-II-1970, *Boelcke & al. 13972, 13974* (BAA, BAB, SI); extremo norte de la laguna Varvarco Campos, cajón Benítez, curso medio, 31-II-1970, *Boelcke & al. 14246* (BAA, BAB, SI). Dpto. Ñorquin, Parque Provincial Copahue-Caviahue, 22-II-2003, *Canessa 53* (BCRU); termas de Copahue, 17-II-1940, *Cabrera 6177* (LP); Salto del Agrio, camino al mirador del cañadón, 1490 m, 15-III-2008, *Calviño & al. 734* (BCRU). Dpto. Zapala, Zapala, 1000 m, 5-XII-1952, *Cabrera 11067* (LP); cerca de Zapala, 6-XII-1981, *Cabrera 32836* (SI); Pino Hachado, 14-II-1968, *Cabrera & Crisci 19112* (LP); Parque Nacional Laguna Blanca, 200 m al E de seccional La Vega, 1,2 km al E, 2,1 km al N del Co. de la Laguna, 24-I-2006, *Sage 1765128* (BCRU); lado este de Laguna Verde, 14-I-2005, *Sage 1703210* (BCRU). **Río Negro:** Dpto. Bariloche, Bariloche, Colonia Suiza, 15-XI-1996, *Cordi & al. s.n.* (BCRU); entre Ao. Casa de Piedra y Lago Moreno, 10-III-2012, *Fernández 44* (BCRU); Parque Nacional Nahuel Huapi, *Ferreyra 216* (BCRU); Cerro Challhuaco, 06-III-2008, 1542 m, *Calviño & al. 709* (BCRU); Co.

Catedral, 11-III-1973, *Gómez 205a* (BCRU); 26-II-2010, *Calviño & al. 752* (BCRU); 2000 m, 25-II-1997, *Ferreyra & Ezcurra 610* (BCRU); Co. Meta, ladera oeste, arenal por encima del bosque de lenga, 1700-1750 m, 12-I-1994, *Ferreyra & Clayton 198* (BCRU); ladera norte y oeste, 1700 m, 13-II-1994, *Ferreyra & Clayton 291* (BCRU); valle del Río Manso Inferior, 09-II-1998, *Funes & Arenas 22* (BCRU); Co. López, 1542 m, 12-II-1994, *Chiapella & Clayton 625* (BCRU). Dpto. Pilcaniyeu, a 21 km de Pilcaniyeu, en el camino a Paso Flores, 27-I-1944, *Nicora 3668* (SI); Co. Villegas, 22-XI-2000, *Calviño & al. 106* (SI); RN 23 de Bariloche a Pilcaniyeu, Estancia San Ramón, junto a la ruta, 1021 m, 05-III-2008, *Calviño & al. 700* (BCRU); Dina Huapi, 21-XII-1995, *Puntieri 257* (BCRU); La Fragua, roquedal frente a Laguna Los Juncos, 08-XII-1992, *Puntieri s.n.* (BCRU); Co. Leones, al E de San Carlos de Bariloche, XII-1966, *Burkart 6221* (BA); Comallo, 7-XII-1938, *Cabrera 4819* (LP). Dpto. San Antonio Oeste, RN 3 a 1 km al S de Sierra Grande, a 800 m de la ruta a Villa Hipasán, 16-XII-1993, *Elechosa & al. s.n.* (BAB). **San Luis:** Dpto. General Pedernera, Sierra del Morro, -V-1913, *Pastore 68* (SI). **San Juan:** Dpto. Calingasta, Los Morillos, Reserva privada de la Fundación Vida Silvestre, 2680 m, 24-I-1997, *Fortunato 5587* (SI); S de Barreal, Manantiales, 3000-3300 m, 1-III-1992, *Kiesling & al. 8068* (BA, MERL); Pampa Negra, 1-II-1950, *Roig 3029* (LIL). **Santa Cruz:** Dpto. Corpen Aike, Comandante Piedrabuena, 19-I-1977, *Lotti de Stange 133* (LIL); 30 km al S de Comandante Piedrabuena, 19-I-1977, *Lotti de Stange 139* (LIL). Dpto. Deseado, 8 km al O de cruce de RP 14 y RP 68, camino hacia Bahía Mazaredo, 103 m, 22-I-12, *Fernández 24* (BCRU); camino entre Tellier y Paso Gobernador Gregores, 15-XII-1979, *Bernardello & Figueroa 312* (CORD); Cañadón Torcido, 64 m, 23-I-12, *Fernández 25* (BCRU); Colonia General Las Heras, 19-I-1914, *Ferrando 30* (SI). Dpto. Lago Buenos Aires, camino de Las Heras al Lago Buenos Aires, Estancia La Porteña, 11-II-1930, *Scott de Birabén 25* (LP); Río Pinturas, *Grossfeld s.n.* (BCRU); al S de Perito Moreno, 597 m, 11-XII-2006, *Bonifacino & al. 2983* (SI); Estancia La Federica, Lago San Martín, 29-II-1936, *Scott de Birabén 187* (LP).

CHILE. sin loc. *Haenke s.n.* (HAL 26839). **Región IV:** Pcia. Elqui, 20,2 km al N de Hurtado (Iglesia) por camino sinuoso de ripio a Vicuña, 1650 m, 19-I-1993, *Stuessy & Ruiz 12775a* (CONC); Cordilleras de Coquimbo, Andes de Ovalle, Co. de Huatulame, Río Grande, XI-1890, *Geisse s.n.* (SGO 53318, SGO 72096, SGO 72097). **Región V:** Pcia. Quillota, Co. Caquis, 15 km al E de Melón 1700-2000 m, 15-XII-1938, *Morrison 16915* (SI). Pcia. Los Andes, cumbre del Cerro El Roble, 2200 m, 30-IV-67, *Garaventa 4361* (SI); Juncal, 15 km antes de Caracoles, ruta a Mendoza, 19-I-1975, *Fasanella 8340* (MERL). **Región VI:** Pcia. Colchagua, San Fernando, baños del flaco, 1800 m, 7-II-1955, *Ricardi 3168* (CONC); -I-1965, 1700 m, *Montero 7080* (CONC); 14-I-1968, 1800 m, *Montero 8082* (CONC); 30-XII-1979, 1700 m, *Montero 11308* (CONC); sector huellas de dinosaurios, hacia la cumbre, 28-XII-1994, 2000-2450 m, *Baeza 268* (CONC); Junta del río Tinguiririca y río del

Azufre, 1220 m, 9-III-1979, *Villagrán & Arroyo s.n.* (CONC 55941, CONC 55947); Cajón de las Damas, 1800 m, -XII-1936, *Milner 22426* (CONC). **Región Metropolitana:** Pcia. Santiago, San Ramón, sobre Río San Francisco, 9 km al S de Pérez Caldera, 1800 m, 12-II-1954, *Constance 3507* (CONC); Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, ladera al NO del estero, sector Qda. Agua Blanca, 2550 m, 29-II-2000, *Arroyo & al. 202079* (CONC). **Región VII:** Pcia. Curicó, Lago Teno a Paso Vergara, 1300 m, 10-III-1967, *Marticorena & Matthei 937* (CONC); Cordillera del Planchón y Portillo, *Née s.n.* (CONC 29919, F 68085, MA 310354); Pcia. Talca, por RN 115, aprox. a 3 km de la Laguna de Maule viniendo desde San Clemente, 2171 m, 09-II-2007, *Chiapella 1667* (SI); valle del Río Maule, Río Cipreses, Laguna de la Invernada, 1300 m, 18-XII-1990, *Leuenberger 4060* (CONC). **Región VIII:** Pcia. Biobío, camino a Laguna El Barco, 1300 m, -II-2002, *Mihoc & al. 4590* (CONC); camino Estación Yumbel a Salto del Laja, 29-XII-1946, *Pfister 7132* (CONC); Volcán Antuco, -I-1969, *Fabris & Crisci 7595* (LP). Pcia. Ñuble, Termas de Chillan, cima de los Andes situados entre las Termas de Chillán y el valle de las nieblas, 26-II-1862, *Philippi s.n.* (SGO 41613, SGO 53446). **Región IX:** Pcia. Malleco, 2 km al NO de Liucura, 1000 m, 24-III-1954, *Constance & Sparre 3577* (CONC); Volcán Lonquimay, 1700 m, 25-III-1954, *Constance & Sparre 3579* (CONC, SI). **Región XI:** Pcia. Aysén, Chile Chico, 230 m, 12-XII-1954, *Pfister s.n.* (CONC 18487). **Región XII:** Pcia. Última Esperanza, cerca del Lago Pehoe, Cerro Mirador, 22-II-1986, *Pedersen 14469* (SI); camino al Parque Nacional Torres del Paine, 7,2 km del camino a Co. Guido, cerca del extremo E del Lago Sarmiento, 100 m, 24-XII-1994, *Landrum & Landrum 8410* (CONC).

#### *Material adicional examinado*

Los ejemplares citados debajo corresponden a material identificado como *M. echinus* según el concepto de Constance (1988) y Martínez (2003), y son aquellos puntos que en los análisis multivariados del Cap. 2 llevaron ese nombre.

ARGENTINA. **Chubut:** Dpto. Florentino Ameghino, RN 3, aprox. a 80 km al norte de RP 30, 24-I-1984, *Rossow & al. 2374* (BAB). Dpto. Rawson, 10 km al sur de Trelew, 18-XII-1981, *Cabrera 33270* (SI). **Neuquén:** Dpto. Los Lagos, Confluencia, 10-XII-1944, *Descole 2420* (LIL); Parque Nacional Nahuel Huapi, margen del río en la Segunda Angostura del Limay, 06-X-2003, *Ezcurra 3502* (BCRU); 2,3 km al O de RN 40, 1180 m, 27-XII-2010, *Fernández 7* (BCRU); entre Rincón de Creide y Cuyín Manzano, 1120 m, 14-XII-1994, *Ezcurra & Galende 1008* (BCRU). Dpto. Zapala, alrededores del Co. Lotena, laderas exposición E, 20-XI-1983, *Boelcke & al. 8818* (BAB). **Río Negro:** Dpto. Bariloche, Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Ñireco, 24-I-2002, *Ezcurra & al. 3291* (BCRU). Dpto. Pilcaniyeu, Estancia San Ramón, junto a la ruta, 05-III-2008, *Calviño &*

*al.* 702 (BCRU). Dpto. San Antonio, 10 km al sur de Sierra Grande, desvío a Punta Colorada, 05-I-1995, *Chiapella & Puntieri* 13 (BCRU).

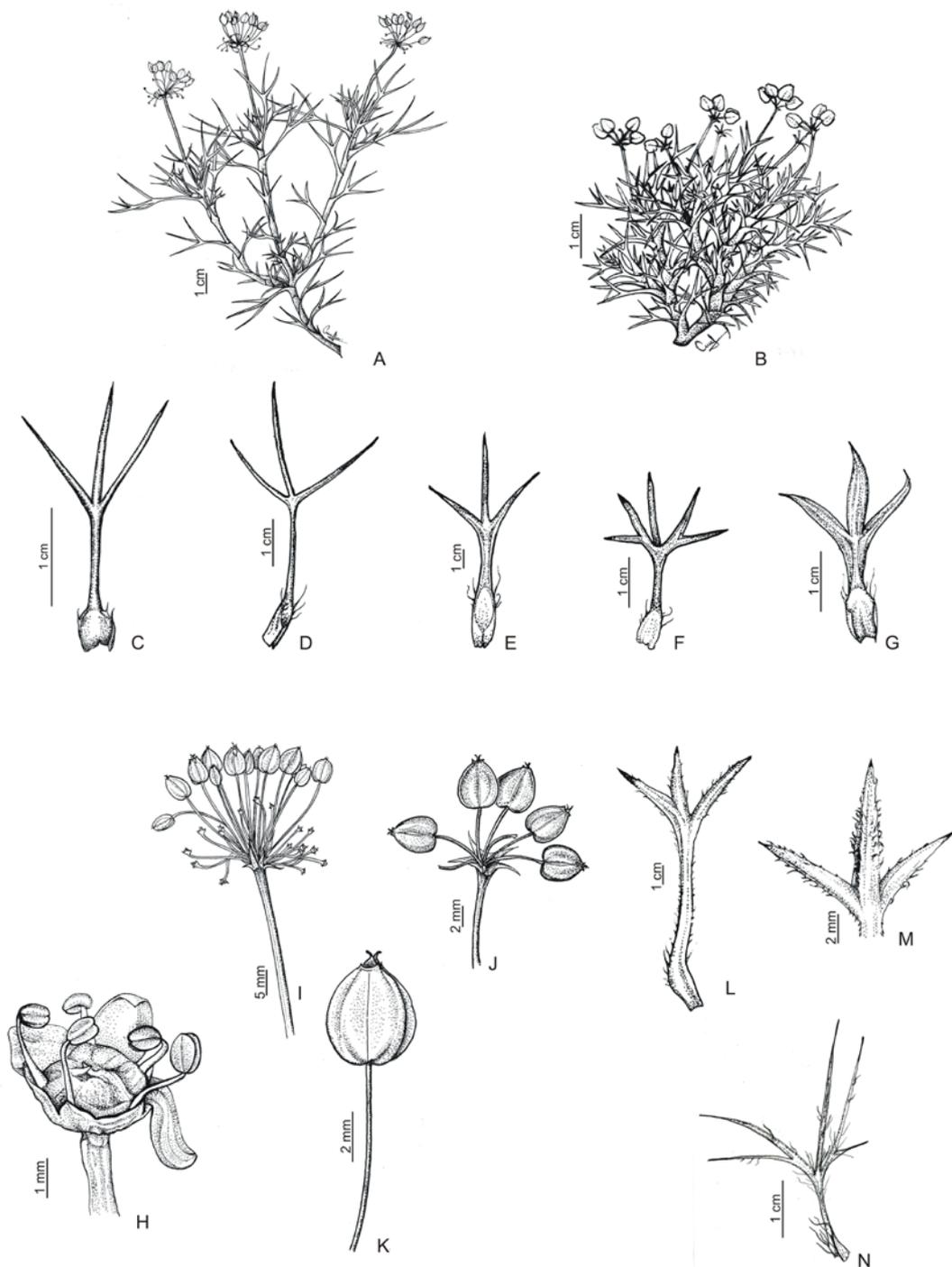
CHILE. **Región IV:** Pcia. Limarí, planta eléctrica Los Molles, bocatoma, 2500 m, 08-II-1963, *Ricardi & al.* 758 (CONC). **Región V:** Pcia. Los Andes, Uspallata-Pass der chilenischen Hochcordillere (33°S Breite), Juncal auf den Bergen, 2300 m, 10-XI-1903, *Buchtien s.n.* (SI 10263); camino internacional de Los Andes a Argentina, Juncal, 2200 m, 16-I-1964, *Martcorena & Matthei* 629 (CONC). **Región VI:** Pcia. Colchagua, San Fernando, baños del flaco, 13-XII-1937, *Perez Moreau* 23311 (BA).

#### *Material adicional examinado*

Los ejemplares citados debajo en un principio causaron dificultad para su identificación ya que presentan características morfológicas similares a las encontradas en *M. leptacanthum*. Tienen hojas planas y pequeñas y frutos grandes y de alas bien desarrolladas. De hecho, estos ejemplares en los análisis multivariados del Cap. 2 son aquellos puntos de *M. spinosum* que se encuentran cercanos a *M. leptacanthum*. Sin embargo, ahora que los límites de las especies están claramente definidos, estos ejemplares corresponden sin dudas a *M. spinosum* var. *spinosum*.

ARGENTINA. **Mendoza:** Dpto. Luján de Cuyo, Valle del Río Tupungato, en terraza aluvial del Río Tupungato, 2452 m, 27-XII-2006, *Méndez* 9888 (MERL). **Neuquén:** Dpto. Aluminé, Aluminé, Co. Batea Mahuida, camino que sale a la izquierda del cráter, 1753 m, 13-III-2008, *Calviño & al.* 726 (BCRU). Dpto. Minas, Lagunas de Epulafquen, cerro al NO de las lagunas, 17-I-1964, *Boelcke* 10970 (BAA, BAB, SI). **Río Negro:** Dpto. Bariloche, Bariloche, Cerro Challhuaco, Laguna Verde, 26-II-2010, *Calviño & al.* 745 (BCRU); picada a la cumbre, pedrero ladera NE, 1600-1800 m, 16-II-1996, *Nuñez & Ezcurra* 84 (BCRU). **Santa Cruz:** Dpto. Lago Buenos Aires, camino fronterizo, al N del Paso Rodolfo Roballos, rumbo a Los Antiguos, 24-I-2003, *Belgrano* 69 (SI).

CHILE. **Región Metropolitana:** Pcia. Santiago, San Ramón, 2700 m, 5-IV-1959, *Schlegel* 2476 (CONC). **Región VIII:** Pcia. Ñuble, Termas de Chillan, lomas sobre la fumarola, 1900 m, 16-I-1945, *Pfister* 946 (CONC); Reserva Nacional Ñuble, 2100 m, 15-II-2003, *Mihoc & al.* 6921 (CONC).



**Figura 7.** *Mulinum spinosum*: **A-K** *Mulinum spinosum* var. *spinosum*: **A**, aspecto general; **B**, aspecto general de la forma *M. echinus*; **C-G**, hojas provenientes de distintos cojines; **C**, hoja de la forma *M. echinus*; **H**, flor perfecta (se han retirado dos pétalos); **I**, umbela con frutos; **J**, umbela con frutos de la forma *M. echinus*; **K**, detalle de un fruto. **L-M** *Mulinum spinosum* var. *atacamense*: **L**, hoja; **M**, detalle de hoja con pelos. **N**, hoja de *Mulinum spinosum* var. *hirsutum* [A, D, I, K] Calviño & al. 752 (BCRU); B-C,

J) *Fernández* 7 (BCRU); E) *Fernández* 25 (BCRU); F) *Arroyo & al.* 202079 (CONC); G) *Constance & Sparre* 3579 (CONC); H) *Funes & Arenas* 22 (BCRU); L-M) *Werdermann* 268 (SI); N) *Perez Moreau* 23314 (BA)]

**7b. *Mulinum spinosum* var. *atacamense* Zech ex Fernández & C.I.Calviño. var. nov.**

TIPO: [Chile] Región III: Huasco, Quebrada Yerba Buena, entre Portezuelo Yerba Buena y Río de Valeriano, 2200-3950 m, 27-I-1983, *Marticorena & al.* 83613 (holotipo CONC!). (Fig. 7L-M)

**Hojas** pubescentes, con abundantes pelos largos y finos en toda la hoja dándole una coloración grisácea característica, segmentos foliares surcados en la cara adaxial.

*Distribución geográfica*

Chile (Región III), entre los 1000-3950 m (Fig. 1).

*Observaciones*

Esta variedad, junto con *M. crassifolium* son los únicos taxa de *Mulinum* que crecen en la Región III de Chile. Creemos que es interesante mantener esta variedad como tal, dado que si bien la variedad típica muestra gran variación ecológica y morfológica, no presenta variación en la pubescencia y en general el indumento se restringe solo a la base foliar. Zech (1992) consideró al ejemplar de *Marticorena & al.* 83613 una variedad dentro de *M. spinosum* a la que llamó variedad *atacamense*. Sin embargo, Zech nunca publicó válidamente a esta variedad. La presencia del tipo de indumento que muestran estos ejemplares son únicos dentro de la especie y si bien existen sólo dos ejemplares coleccionados con estas características, ambos son de distintas localidades de la misma región, por lo que coincidimos con Zech (1992) en que las características distintivas que presentan ameritan su tratamiento como una variedad distinta.

*Material adicional examinado*

CHILE. **Región III:** Pcia. Huasco, Laguna Chica, 1021 m, 17-I-1924, *Werdermann* 268 (SI).

**7c. *Mulinum spinosum* var. *hirsutum* (Phil.) Fernández & C.I.Calviño, stat. nov., comb. nov.** Basónimo: *Mulinum hirsutum* Phil. Anales Univ. Chile 85: 708. 1894. TIPO: [Chile, Región VI] Cordillera de San Fernando, I-1884, *Hirth s.n.* (lectotipo, aquí designado SGO 000003746 imagen!). (Fig. 7N)

**Hojas** pubescentes, con pocos pelos muy largos y finos distribuidos irregularmente en toda la hoja, segmentos foliares no surcados en la cara adaxial, margen 2-partido (raro entero).

#### *Distribución geográfica*

Chile (Región VI), entre los 1300-1800 m (Fig. 1).

#### *Observaciones*

Designé aquí al ejemplar de *Mulinum hirsutum* SGO 000003746 (imagen!) como lectotipo de entre los sintipos F 0BN003451 (imagen!), K 000529782 (imagen!), SGO 000003747 (imagen!) dado que es aquel cuyo material es más abundante y está mejor conservado.

*Mulinum spinosum* var. *hirsutum* presenta una distribución restringida a la Provincia de Colchagua (Región VI, Chile). Esta variedad se distingue de la variedad *atacamense* por tener pelos muy largos, distribuidos irregularmente en toda la hoja y nunca cubriéndola completamente. De todas maneras, la pubescencia dentro de esta variedad es un carácter variable, hallándose ejemplares con abundante pubescencia (e.g. *Perez Moreau 23314* (BA), *Martcorena & Matthei 761* (CONC)) y otros escasamente pubescentes (e.g. *Ricardi 3164* (CONC)). Consideramos relevante reconocer a los individuos de la especie con esta pubescencia particular, asociada a la Región VI de Chile, como una variedad dentro de *M. spinosum*.

#### *Material adicional examinado*

CHILE. **Región VI:** Pcia. Colchagua, San Fernando, Baños del Flaco, 14-XII-1937, *Perez Moreau 23314* (BA); km 59, 1300 m, 18-I-1964, *Martcorena & Matthei 761* (CONC); 1800 m, 7-II-1955, *Ricardi 3164* (CONC).

**8. *Mulinum triacanthum*** Griseb., Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen 19: 154. 1874. *M. spinosum* var. *triacanthum* (Griseb.) Kuntze f. *triacanthum* Kuntze. Revis. Gen. Pl. 3(3): 114. 1898. TIPO: [Argentina] Catamarca in alpinis Vayas altas, Alpes de Belén, -I-1872, *Lorentz 586* (holotipo, GOET 008422 imagen!; isotipos, CORD!, K 000529780 imagen!, SI!). (Fig. 8A-F)

**Subarbusto** androdioico que forma matas bajas, irregulares, laxas; o cojines chatos, compactos, de 5-40 cm alt. y 10-30 cm de diámetro. **Hojas** de (10-) 11-34 (-40) mm long., pecioladas, obovadas, rígidas; lámina de 4-15 (-18) mm long. x 8-20 (-22) mm lat., glabra, 3-secta; segmentos ovados a angostamente ovados o subulados, circulares, a veces poco surcados o no en la cara adaxial, el central 4-14,5 (-17) mm long. x 1-1,3 (-1,4) mm lat., margen entero, laterales similares o algo menores que el central; ápice agudo, espinoso, punzante; pecíolo delgado, semejante a los segmentos, de 3-14 (-18) mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen escasamente ciliado (raro entero). **Umbelas** muy por debajo del nivel de las hojas con (4-) 5-8 flores perfectas o (11-) 12-19 (-20) flores estaminadas; pedúnculos de (3-) 4-6 (-8) mm long., glabros; involucre de (3-) 4-5 (-6) brácteas de (3-) 4-6 (-7) mm long., adpresas, connadas sólo en la base formando una cúpula poco profunda con lóbulos triangulares, glabra en el interior, margen entero; ápice agudo. **Pedicelos florales** de (2-) 4-6 mm long., glabros; pétalos ovados, de 1,8-2 mm long. x 1-2 mm lat., planos; estilopodio algo cónico a deprimido, estilos de 1-2 mm long. **Fruto** de contorno elíptico a anchamente elíptico, poco o muy comprimido dorsalmente, de 3-6 mm long. x 3-5 (-6) mm lat. y 1-2 mm de espesor, alas igual, más angostas o más anchas que el cuerpo del fruto, de 0,5-2 (-2,5) mm lat., paralelas o levemente divergentes; carpóforo persistente y libre, entero o cortamente bífido.

#### *Distribución, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán y La Rioja) y sur de Bolivia (Dpto. Tarija) en abras planas de macizos altos, sobre pedregales y roquedales entre los 2200-4200 m (Fig. 1). Florece de enero a marzo. Fructifica desde mediados de enero a abril.

*Observaciones*

*M. famatinense* hasta ahora era conocida sólo por su colección tipo y considerada una especie distinta (Martínez, 2008). Sin embargo, en base a las observaciones de campo y a la variación morfológica que presenta *M. triacanthum* en la Sierra de Famatina asociada a la altura (Cap. 2), y en base a los resultados filogenéticos (Cap. 3) consideramos a *M. famatinense* como una variedad de *M. triacanthum*.

*Mulinum triacanthum* es morfológica y filogenéticamente afín a *M. ulicinum*. Sin embargo, ahora que establecimos los límites de las especies claramente, éstas se diferencian fácilmente. *M. ulicinum* tiene hojas de menor tamaño, segmentos foliares triangulares a angostamente triangulares y más anchos, y frutos más angostos que *M. triacanthum* var. *triacanthum* (estos caracteres se superponen con la variedad *famatinense* pero su distribución no, Cap. 2). Además, como ya se discutió en el Capítulo 2, la distribución geográfica de estas especies permite diferenciarlas fácilmente, especialmente teniendo en cuenta la altitud en las provincias donde se superponen. En general, *M. triacanthum* crece a menor altura que *M. ulicinum*. Adicionalmente, en las filogenias moleculares también pudieron diferenciarse, ya que los distintos ejemplares de *M. triacanthum* (incl. a la variedad *famatinense*) forman un grupo monofilético hermano a *M. ulicinum* (Cap. 3).

Esta es la única especie de *Mulinum* que llega hasta Bolivia. Se amplía el área de distribución de este taxón a la provincia de Salta ya que el material estudiado concuerda perfectamente con las características morfológicas descriptas para el taxón.

**8a. *Mulinum triacanthum* Griseb. var. *triacanthum*** (Fig. 8A-C)

*Mulinum axilliflorum* Griseb., Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen 19: 154. 1874. TIPO:

[Argentina] Catamarca: En altivalles arenosos entre Nacimientos y la Laguna Blanca, 3100 m, -I-1872, *Lorentz 430* (holotipo, GOET 008423 imagen!; isotipos, BA!, CORD!). **syn. nov.**

**Subarbusto** que forma matas bajas, irregulares, laxas de 10-40 cm alt. y 15-30 cm de diámetro. **Hojas** de (21-) 25-34 (-39) mm long.; lámina de (10-) 11-15 (-18) mm long. x (13-) 16-20 (-22) mm lat.; segmentos subulados, no surcados en la cara adaxial, el central (9-) 10-14,5 (-17) mm long. x (0,8-) 1-1,2 mm lat. Pecíolo de (7-) 8-14 (-18) mm long. **Fruto** de contorno anchamente elíptico, poco comprimido dorsalmente, de 5-6 mm long. x 4-5 (-6)

mm lat., alas igual o mayor que el cuerpo del fruto, de 1-2 (-2,5) mm lat., levemente divergentes.

#### *Distribución, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán y La Rioja) y Bolivia (Dptos. Cochabamba, La Paz y Tarija) entre los 2200-4200 m.

#### *Observaciones*

Se sinonimiza a *M. axilliflorum* bajo *Mulinum triacanthum* var. *triacanthum* dado que no hay una clara delimitación entre los dos taxones por la gran similitud morfológica encontrada en las descripciones originales, en la observación de las fotografías del material tipo, y en el resultado de los análisis morfométricos (Cap. 2).

#### *Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Catamarca:** Dpto. Andalgalá, Andalgalá, 8-III-1916, *Jørgensen 1692* (LIL); Cuesta del Atajo, Cerro de las Capillitas, -I-1874, *Schickendantz 334* (CORD); subida a Minas Capillitas, casi llegando a la hostería Refugio del Minero, 3037 m, 13-II-2013, *Fernández 57* (BCRU); subida al Globo, 3600 m, 8-XII-2010, *Zuloaga 11928* (SI). Dpto. Belén, Cuesta de Belén, 2200 m, 13-II-2013, *Fernández 60* (BCRU); al pie de la cuesta de Randolpho, 3200 m, 23-II-1981, *Cabrera 32468* (SI); Reserva Laguna Blanca, 17-X-2002, *Borgnia 32* (LP). Dpto. Tinogasta, Nevados Ojo del Salado, 15-I-1974, *Grau s.n.* (LIL 519837). **Jujuy:** Dpto. Cochinoca, cantera Huancar, cerro 5 km al S de Abra Pampa, 3500 m, 8-XI-1991, *Novara & Charpin 10434* (MCNS); Abra Pampa, -II-1897, *Gerling s.n.* (LP 023376); Co. Huancar, 23-I-1948, *Cabrera 9431* (BAB, LP). Dpto. Humahuaca, Esquinas Blancas (paradero ferrocarril km 1321), junto a la RN 9, 07-II-1979, *Arenas 947* (SI); Tres Cruces, 21-I-1976, *Cabrera 27458* (SI); Azul Pampa, 3350 m, 15-II-1901, *Claren 11702* (CORD). Dpto. Rinconada, Campo Lagunilla (camino hacia Aparzo), 4100 m, 7-II-1979, *Gonzalez 22* (LIL). **La Rioja:** Dpto. Chilecito, Co. Negro, 3650 m, 10-I-1908, *Salazar 15209* (CORD); Sierra de Sañogasta, falda O, subiendo desde Aicuña hacia el ESE, rumbo al Co. Homónimo, 2300 m, 17-XII-1975, *Hunziker 22843* (CORD). Dpto. Famatina, Sierra de Famatina, camino a La Mejicana, pasando Los Berros, 3056 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 808* (BCRU); 3106 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 809* (BCRU); 3290 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 813* (BCRU); 3502 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 814* (BCRU); Cueva de Pérez, 3846 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 816* (BCRU); desde Cueva de Pérez a la Mejicana, 4032 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 818* (BCRU); entre Corrales y Cueva de Pérez, 3800 m, 13-I-1976, *Cabrera & al. 27181* (SI); Ciénaga de Cosme, 19-I-

1928, *Castellanos 28/291* (BA); pueblo de Santa Rosa, 3100 m, 14-I-1947, *Hunziker 1884* (SI); Cueva de Medina, 3100 m, 31-III-1949, *Krapovrickas 6184* (CORD); 2 km antes de llegar a la Cueva de Pérez, 3229 m, 09-II-2013, *Fernández 50 y 51* (BCRU); Quebrada del Río Peñon 3000 m, 1-II-1947, *Hunziker 2099* (CORD). **Salta:** Dpto. Cachi, Aguada de Guanaco, laguna 2 km al S de RN 33 entre Cachipampa y Tin-Tin, 3000-3300 m, 29-XII-1990, *Novara & Osten 10078* (MCNS). Dpto. San Carlos, Alturas de Amblayo, cornisa en laderas sobre el valle de Isonza, 3200 m, 25-III-1987, *Novara 6347* (MCNS); Cuesta de Isonza, 20 km al S de Piedra del Molino, 3000-3500 m, 1-IV-1990, *Novara & Neumann 9775* (MCNS). **Tucumán:** Dpto. Tafí del Valle, cumbres Calchaquies, Quebrada del Real, 4200 m, 31-I-1907, *Dinelli 542* (BAB); 3200 m, 30-I-1912, *Rodriguez 293* (SI); Co. Muñoz, 3600 m, 10-I-1979, *Halloy 583* (LIL); Mesada de los Yutos, 16-III-1962, *Krapovrickas 10655* (LIL).

**BOLIVIA. Cochabamba:** Prov. Tapacarí, Viscachani, 2,5 km NNW de Japa K'asa, km 125, 4120 m, 23-III-1995, *Pestalozzi 474* (LPB). **La Paz:** Prov. Inquisivi, 35 km de Caracollos, Leque Palca, 4 km hacia Cochabamba, 3950 m, 15-I-1995, *Beck 21726* (LPB). **Tarija:** Prov. Aviles, Puna Patanca, 3800 m, 07-I-1904, *Fiebrig 2601* (SI).

**8b. *Mulinum triacanthum* var. *famatinense*** (Wolff) Fernández & C.I. Calviño, **stat. nov., comb. nov.** Basónimo: *Mulinum famatinense* Wolff, *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 17: 441. 1921. TIPO: [Argentina]. La Rioja, Sierra de Famatina, Cueva de Pérez, 26/28-I-1879, *Hieronymus & Niederlein 362* (lectotipo aquí designado, CORD!). (Fig. 8D-F)

**Subarbusto** que forma cojines chatos, compactos de 5-15 cm alt. y 10-20 cm de diámetro. **Hojas** de (10-) 11,5-14,5 (-16) mm long.; lámina de 4,5-5,5 (-7) mm long. x (7-) 7,5-9,5 (-10) mm lat.; segmentos ovados a angostamente ovados, a veces poco surcados en la cara adaxial, el central 4-7,5 (-8) mm long. x 1-1,3 (-1,4) mm lat. Pecíolo de 3-4,5 (-5) mm long. **Fruto** de contorno elíptico, muy comprimido dorsalmente, de 3-4 mm long. x 3-4 mm lat., alas igual o más angostas que el cuerpo del fruto, de 0,5 mm lat., paralelas.

#### *Distribución, hábitat y fenología*

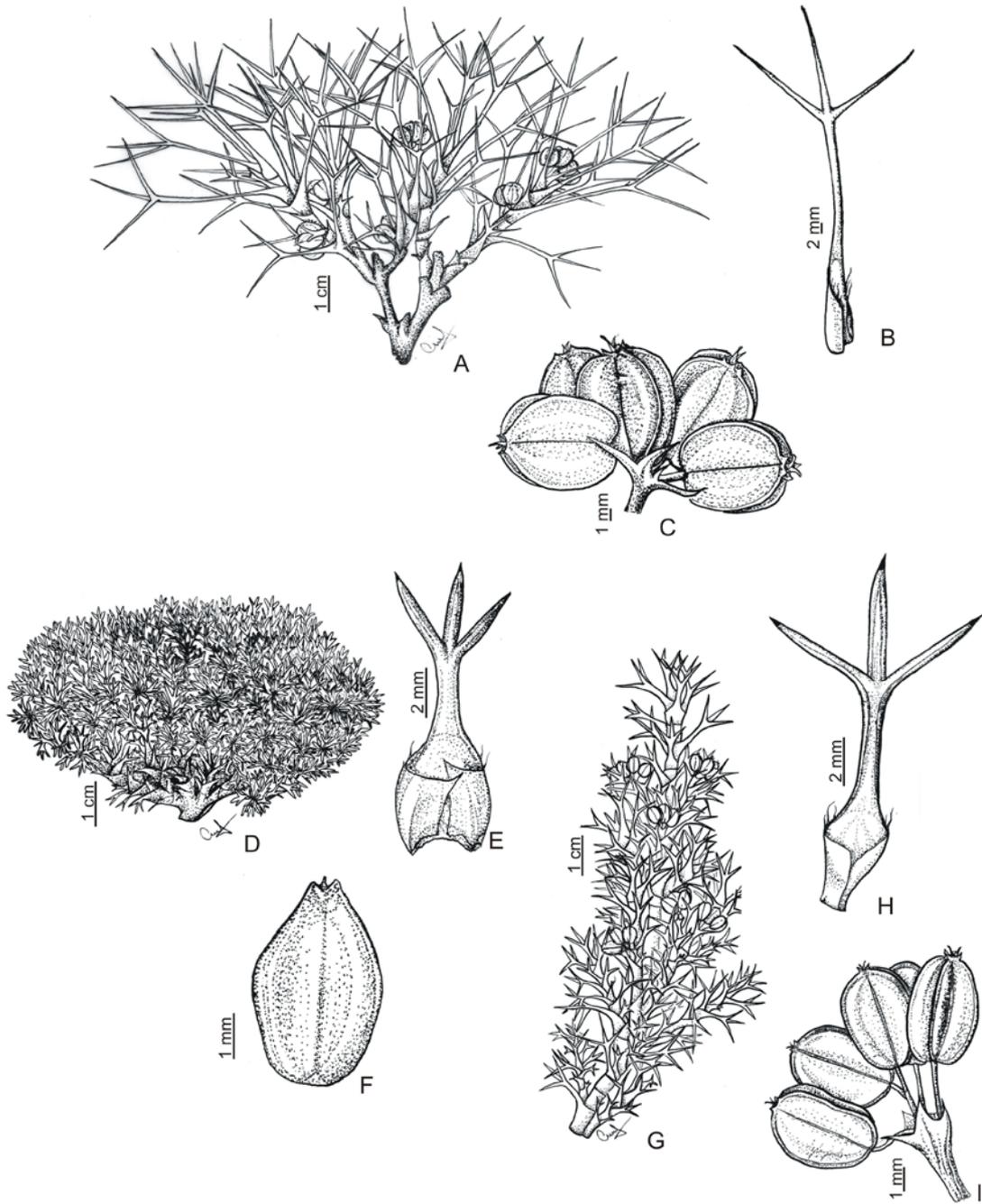
Argentina (Provincia La Rioja). Endémica de la Sierra de Famatina, crece entre los 4000-4032 m.

*Observaciones*

En el protólogo de *M. famatinense* se menciona a Cueva de Pérez, Sierra de Famatina, La Rioja, *Hieronymus & Niederlein 364* como ejemplar tipo. Los únicos ejemplares encontrados corresponden a *Hieronymus & Niederlein 360* y *362* coleccionados en la Sierra de Famatina en la provincia de La Rioja y depositados en CORD, y una fotografía del Field Museum of Natural History de Chicago (B† foto F 3452) bajo el nombre de *Mulinum molle* coleccionada en la misma localidad que los ejemplares de CORD y también como *Hieronymus & Niederlein 362*. Consideramos a estos tres ejemplares sintipos. Sin embargo, como no se halló el ejemplar 364, y dado que seguramente exista un error en la numeración de los ejemplares, aquí selecciono a *Hieronymus & Niederlein 362* (CORD) como lectotipo. Este ejemplar coincide perfectamente con el protólogo, presenta abundante material vegetativo y también presenta frutos.

*Material adicional examinado*

ARGENTINA. **La Rioja:** Dpto. Famatina, Sierra de Famatina, Cueva de Pérez, 26/28-I-1879, *Hieronymus & Niederlein 360* (CORD); desde Cueva de Pérez a la Mejicana, 4032 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 817, 817bis* (BCRU); 4005 m, 5-XI-2013, *Calviño & al. 819* (BCRU); camino al Alto Blanco, 20-I-1928, *Castellanos 28/292* (BA).



**Figura 8.** *Mulinum triacanthum*: **A-C** *Mulinum triacanthum* var. *triacanthum*: **A**, aspecto general de rama perfecta; **B**, hoja; **C**, umbela con frutos. **D-F** *Mulinum triacanthum* var. *famatinense*: **D**, aspecto general; **E**, hoja; **F**, fruto. **G-I** *Mulinum ulicinum*: **G**, aspecto general de rama perfecta; **H**, hoja; **I**, umbela con frutos [A-C) Cabrera & al. 27458 (SI); D-F) Calviño & al. 817bis (BCRU); G-I) Ruiz Leal & Roig 23635 (MERL)]

9. **Mulinum ulicinum** Gillies & Hook., Bot. Misc. 1: 328, t. 64. 1830. TIPO: [Argentina, Mendoza] montañas de Uspallata, *Gillies s.n.* (holotipo, K 000529781 imagen!; isotipos, E 00000044 imagen!, E 00000045 imagen!). (Fig. 8G-I)

*Mulinum triacanthum* var. *multiflorum* Hieron., Bol. Acad. Ci. (Córdoba) 4: 27. 1881.

*Mulinum ulicinum* Gillies & Hook. var. *multiflorum* (Hieron.) Zech, Kurtziana 24: 192. 1995. TIPO: [Argentina] San Juan, Leoncito, -II-1876, *Echegaray s.n.* (holotipo, CORD 6705!). **syn. nov.**

**Subarbusto** androdioico que forma matas bajas, irregulares, laxas, resinosas, de 5-30 cm alt. y 15-30 cm de diámetro. **Hojas** de (11-) 13-17 (-19) mm long., pecioladas, obovadas, rígidas; lámina de (4-) 5-7 (-8) mm long. x (5-) 6-10 (-11) mm lat., glabra, 3-secta; segmentos triangulares a angostamente triangulares, circulares, surcados en la cara adaxial, el central 4-6 (-7) mm long. x (1-) 1,2-1,6 (-2) mm lat., margen entero, laterales similares al central; ápice agudo, espinoso, punzante; pecíolo delgado, semejante a los segmentos, de (2-) 3-5 (-7) mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen escasamente ciliado (raro entero). **Umbelas** muy por debajo del nivel de las hojas con (2-) 4-6 flores perfectas o 7-12 (-13) flores estaminadas; pedúnculos de 3-5 (-7) mm long., glabros; involucro de (3-) 4-5 (-6) brácteas, de (2-) 3-3,5 (-4) mm long., adpresas, connadas casi completamente formando una cúpula profunda con lóbulos anchamente triangulares, glabra en el interior, margen entero; ápice agudo. **Pedicelos florales** de 2-4 (-5) mm long., glabros; pétalos ovados, de 1,5-2 mm long. x 1-1,8 mm lat.; estilopodio algo cónico a deprimido, estilos de 1-1,2 mm long. **Fruto** amarillo a rojo, de contorno elíptico, poco comprimido dorsalmente, de (3-) 4-5 mm long. x (2-) 3-4 mm lat., y 1-1,5 mm de espesor, alas más angostas que el cuerpo del fruto, de (0,5-) 1 mm lat., paralelas; carpóforo persistente y libre, entero o cortamente bífido.

#### *Distribución, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán, La Rioja, San Juan y Mendoza) y Chile (Región II), en abras planas y expuestas entre rocas desde 2700-4900 m (Fig. 1). Florece de diciembre a marzo. Fructifica de diciembre a abril.

*Observaciones*

*Mulinum ulicinum* fue descrita para Argentina y su presencia en Chile se consideraba dudosa (Martínez, 2008). Sin embargo, la hemos coleccionado tanto del lado argentino como chileno a la altura del Paso de Jama que une Jujuy con la Región de Antofagasta, confirmando su presencia en Chile. De hecho, *M. ulicinum* ha sido ampliamente coleccionada en Chile aunque mal determinada en herbarios como *M. crassifolium* (Fernández & al., 2014). Martínez (2008) consideró dudosa la presencia de *M. ulicinum* en Chile, probablemente a partir de los tratamientos realizados por Gay (1848-1849), Weddell (1857) y Reiche (1902) sobre la flora de Chile, en los que se la incluye. Sin embargo, tal como se aclara debajo, las citas de *M. ulicinum* en Chile por estos autores, se debieron a determinaciones incorrectas de la especie.

Gay (1848-1849) describió a *M. ulicinum* sinonimizándolo con *M. echinus*. En su tratado, no citó material examinado, pero se basó en el material tipo de *M. ulicinum* coleccionado por Gillies en Uspallata, Mendoza, Argentina, y en el material tipo de *M. echinus* coleccionado por Haenke en Chile. De allí que indicó que *M. ulicinum* habitaba las cordilleras que median entre Santiago y Mendoza. Por lo tanto, la cita de Gay (1848-1849) de *M. ulicinum* en Chile, en realidad corresponde a *M. echinus*. Más aún, luego de una exhaustiva revisión de *M. ulicinum* en herbarios, no hemos encontrado ningún ejemplar de esta especie coleccionado en Chile a la altura de Santiago, y tampoco la encontramos recorriendo la zona. En forma análoga, Weddell (1857) describió e ilustró un ejemplar de *M. spinosum* y lo denominó equivocadamente como *M. ulicinum*. Por último, Reiche (1902) trató a *M. ulicinum* erróneamente como una variedad de *M. spinosum* en base a las observaciones ya hechas por Gay (1848-1849) y Weddell (1857).

*Mulinum ulicinum* es morfológica y filogenéticamente afín a *M. triacanthum* (ver observaciones bajo esa especie).

*Mulinum triacanthum* var. *multiflorum* es ubicada por Martínez (2008) bajo la lista sinonímica de *M. triacanthum*. Sin embargo, a partir del análisis del material tipo y de los resultados morfométricos (Cap. 2), no se observan diferencias morfológicas entre esta entidad y el material tipo y ejemplares de herbario de *M. ulicinum*, por lo que se considera sinónimo de *M. ulicinum*.

La fotografía del material tipo de *M. ulicinum* tiene un parecido morfológico a la fotografía del material tipo de *M. echegarayi*. Sin embargo, *M. echegarayi* se diferencia claramente de *M. ulicinum* por el menor tamaño de las hojas, y los segmentos planos, con ápice obtuso a redondeado y mucronado en *M. echegarayi*.

Esta especie tiene frutos inconspicuamente alados con lo cual es fácil de confundir con *Azorella cryptantha* (Clos) Reiche que posee hojas similares a las de *M. ulicinum*. Sin embargo, *A. cryptantha* forma cojines chatos que no superan los 8 cm de altura y tiene pecíolos muy largos (Martínez, 1989) en comparación con *M. ulicinum*.

Se amplía el área de distribución de esta especie a las Provincias de Catamarca, Tucumán y La Rioja en Argentina.

#### *Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Catamarca:** Dpto. Antofagasta de la Sierra, vega, 4200 m, *Rodríguez 32* (SI). Dpto. Belén, Valle del Río Agua Calientes, 4200 m, 23-I-1995, *Martinez Carretero 1122* (MERL). Dpto. Tinogasta, paso San Francisco, *sin col.* (LIL 64433). **Jujuy:** Dpto. Humahuaca, Mina Aguilar, 4300 m, 12-I-1968, *Constance 3856* (SI); 4400 m, 14-I-1948, *Cabrera 9221* (LP); 14-I-1948, *Cabrera 9214* (LP); Co. arriba del molino, 4100 m, 16-I-1953, *Sleumer 3365* (LIL); camino al campamento viejo (camino a la veta), 4400 m, 16-XII-2010, *Calviño & al. 797* (BCRU); arriba de la mina cerca de toma de agua, 4670-4730 m, 4-III-1983, *Hunziker 10605* (SI). Dpto. Rinconada, alrededores de Laguna Vilama, 4600 m, 5/12-III-1964, *Schwabe & al. 1037* (LP). Dpto. San Antonio de los Cobres, Qda. de Polvorillas, 4200 m, 2-II-1944, *Cabrera 8353* (LP). Dpto. Susques, 12-II-1946, *Cabrera 9069* (LP); unos kms después del mirador del salar de Jama, 4250 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 793* (BCRU); Abra de Chorrillos, 4500 m, 16-XI-1980, *Cabrera 31775* (SI); Cueva Colorada próximo a Achibarca, 12-III-1927, *Castellanos s.n.* (BA 27-846). Dpto. Tumbaya, Alto del Morado, entre desvío a Tres Morros y Purmamarca, 4200 m, 15-XII-2010, *Calviño & al. 794* (BCRU); arriba de San Antonio (Abra) de Los Pibes, 4250 m, 07-I-1953, *Sleumer 3311* (SI); El Moreno, 3-II-1901, *Fries 840* (CORD); Volcán, II-1920, *Castillón 7188* (LIL). Dpto. Valle Grande, cumbres, 1-III-1940, *Burkart & Troncoso 11811* (SI). **La Rioja:** La Rioja, *Giacanelli s.n.* (LIL 64434). Dpto. Sarmiento, Quebrada del Río Salado, cercanía al Co. Bonete, 4400 m, 02-III-1950, *Hunziker 4145* (BAB, CORD). **Mendoza:** Dpto. Las Heras, Alto de los Manantiales, 3030 m, 19-II-1965, *Ruiz Leal & Roig 23635* (MERL); 2900-3100 m, 20-II-1965, *Roig 5234* (MERL); 19-II-1965, *Roig 5274* (MERL); Los Vallecitos, 2700 m, 6-I-1951, *Novara 13400* (MERL). Dpto. Malargüe, Malargüe, entre Ao. Chaguitracó y portezuelo del choique, 16-I-

1958, *Ruiz Leal & Roig 18833* (MERL). Dpto. Luján de Cuyo, zona del Co. del Plata, Piedra Grande, 3600-3700 m, 12-I-1960, *Ruiz Leal 21045* (MERL). Dpto. San Carlos, Estancia Yaucha, Pampa de las Osamentas, 3000 m, 18-I-1941, *Ruiz Leal 7182* (MERL). Dpto. Tunuyán, Tunuyán, 20-III-1935, *Ruiz Leal 3184* (MERL); en la cima de los cerros cercanos al nacimiento del Ao. de las Cuevas, 3200 m, 23-III-1938, *Norman 3126* (BA, MERL); Paso del Portillo, Cuesta de los Afligidos, 29-I-1934, *Ruiz Leal 2034* (BA, MERL); 24-XII-1933, *Ruiz Leal 1855* (BA, LIL, MERL). **Salta:** Dpto. Cafayate, Sierras de Cajón, 4500 m, 6-III-1944, *Rodriguez 1338* (LP). Dpto. Coronel Moldes, Mina Concordia, Gobernación de los Andes, 4500 m, 01-X-1929, *Mintzer 60102* (BAB). Dpto. La Poma, Abra de Acay, RN 40, 4750 m, 23-I-1989, *Arriaga & al. 426* (BA); 4895 m, 18-II-1986, *Varela & Del Castillo 1362* (MCNS); faldeo NO del Abra del Acay, expedición al Llullaillaco, 4200 m, *Bravo s.n.* (LIL 539722); Co. Tuzgle, cabecera del volcán, 4600-4800 m, 4-III-1993, *Nuñez 763* (MCNS); 4200 m, 2-II-1944, *Cabrera 8378* (LP). Dpto. Los Andes, camino a Alto de Tocomar, km 181 de la RN 51, 4500 m, 17-XII-2010, *Calviño & al. 798* (BCRU); Abra del Gallo, 4600-4650 m, 4-III-1993, *Nuñez 751* (MCNS); 4750 m, 12-II-1945, *Cabrera 8672* (LP); aprox. 30 km al SO de San Antonio de los Cobres en el camino de herradura de Pastos Grandes, 17-XII-1946, *Krapovrickas 32-2* (LIL). **San Juan:** Dpto. Calingasta, Río Manrique a Portezuelo de Potrerillos, 3000 m, 23-I-1991, *Kiesling 7688* (SI); SO de Barreal, zona de El Mercedario, cordón de la Ramada, 3200 m, 30-XII-2010, *Kiesling 10408* (BCRU, MERL); Espinacito, Río de las Leñas, 3600 m, 1-II-1949, *Roig 11949* (MERL); Paso del Espinacito, 2-I-1953, *Castellanos 15501* (LIL); Paso del Espinacito a Los Hornillos, 23-I-1953, *Castellanos s.n.* (LIL 420516). Dpto. Iglesia, Valle del Cura, Co. Conconta, 4000 m, 24-I-1981, *Kiesling 3228* (SI); Cordillera de Colangüil: de Invernadas a la Quebrada del Salto, 15-I-1930, *Perez Moreau 30/147* (BA). **Tucumán:** Dpto. Tafí del Valle, Co. Santa Isabel, Cumbres Calchaquíes, 4600 m, 19-II-1990, *Ayarda 363* (LIL); Quebrada de Matadero, 4200 m, I-1963, *De la Sota 2725* (LIL).

CHILE. **Región II:** Pcia. El Loa, a 10 km del límite con Argentina, 4430 m, 14-XII-2010, *Calviño & al. 792* (BCRU); Co. Curutú, lado S del Paso de Jama, 4700 m, IV-1997, *Arroyo & al. 97268* (CONC); cerro nevados de Poquis, ladera SO, 4500 m, IV-1997, *Arroyo & al. 97385* (CONC); cordón Ceja Alta, lado SE, 4600 m, -IV-1997, *Arroyo & al. 97290* (CONC); borde sur del Salar de Tara, 4120 m, 18-XII-1996, *Moreira & Muñoz 300* (CONC); cruce entre Paso de Jama y Salar de Tara, 4250 m, 19-XII-1996, *Moreira & Muñoz 318* (CONC).

- 10. *Mulinum valentini*** Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 48: 57. 1899. TIPO: [Argentina] Chubut: Trelew, XI-1897, *Valentín s.n.* (holotipo, LP!; isotipo, SI 740!). (Fig. 9)
- Mulinum lycopodiopsis* Speg., Anal. Soc. Ci. Argent. 48: 55. 1899. TIPO: [Argentina, Santa Cruz] Patagonia, Pan de Azúcar, Río Chico, XII-1897, *Ameghino 786* (holotipo, LP!; isotipos, BA!; LP!).
- Azorella concolor* Rendle, J. Bot. 42: 368. 1904. TIPO: [Argentina, Santa Cruz] mountains tops, Burmeister Península, Lake Argentino, I-1900, *Prichard s.n.* (holotipo, BM 001008565 imagen!).

***Subarbusto*** andromonoico que forma cojines chatos, compactos, de 3-10 cm alt. y 10-30 cm de diámetro. ***Hojas*** de 8-13 (-15) mm long., casi sésiles, anchamente obovadas a obovadas, coriáceas a rígidas; lámina de (2-) 3-5 mm long. x 4-6 (-7) mm lat., glabra, 3-secta (raro 3-partida); segmentos triangulares a anchamente triangulares, planos, surcados en la cara adaxial, el central 2-4 mm long. x (1,2-) 1,4-2,2 (-2,4) mm lat., margen entero, laterales similares al central; ápice agudo a obtuso, mucronado, punzante; pecíolo delgado, semejante a los segmentos, de 1-3 (-4) mm long., glabro; base foliar amplexicaule, margen ciliado. ***Umbelas*** sobrepasando apenas el nivel de las hojas con 1-3 flores perfectas y 4-7 flores estaminadas; pedúnculos de (2-) 3-4 (-5) mm long., glabros; involucre de 3-5 brácteas de 2-3 mm long., adpresas, connadas casi completamente formando una cúpula profunda con lóbulos angostamente triangulares, glabra en el interior, margen entero; ápice agudo. ***Pedicelos florales*** de 2-4 mm long., glabros; pétalos ovados, de 1,5-2,1 mm long. x 1-1,8 mm lat.; estilopodio cónico, estilos de 1-1,5 mm long. ***Fruto*** amarillo a rojo, de contorno anchamente elíptico a circular, poco comprimido dorsalmente, de (4-) 5 (-7) mm long. x (3-) 5-6 (-7) mm lat., y 1-2,5 mm de espesor, alas más anchas que el cuerpo del fruto, de 1-3 mm lat., divergentes; carpóforo persistente y adherido a los mericarpios.

*Número cromosómico*

$n = 8$  (Constance & al., 1971; Constance, 1988).

*Distribución, hábitat y fenología*

Argentina (Provincias Chubut y Santa Cruz) y Chile (Región XII), es común encontrarlo en terrenos arenosos entre piedras sueltas o en afloramientos rocosos entre los 500-1600 m (Fig. 1). Florece y fructifica de noviembre a marzo.

*Observaciones*

*Mulinum valentini* se asemeja a *M. albovaginatum*, pero se diferencia por el menor tamaño de las hojas, por presentar segmentos foliares triangulares a anchamente triangulares, y frutos más grandes, mientras que *M. albovaginatum* tiene hojas más grandes, los segmentos foliares son angostamente ovados a ovados, y frutos de menor tamaño. Además, *M. valentini* se distribuye desde Chubut hasta Santa Cruz en Argentina y en la Región XII de Chile, mientras que *M. albovaginatum* se distribuye de Mendoza a Neuquén en Argentina y regiones limítrofes de Chile.

*Nombre vulgar*

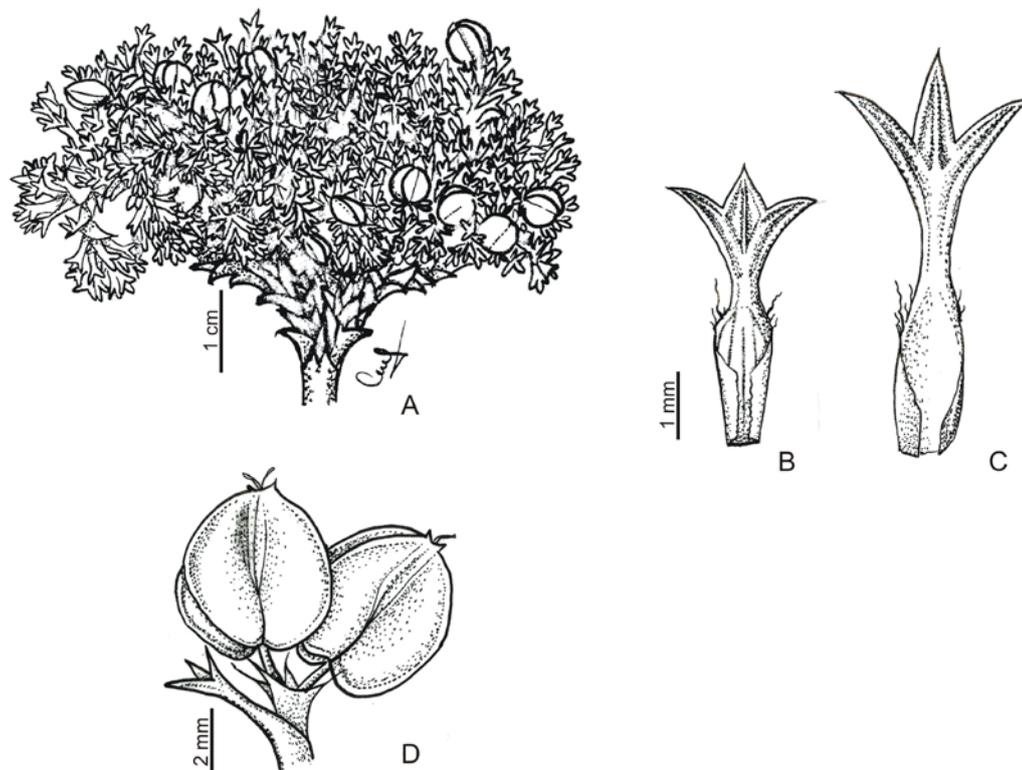
“Yareta” en Argentina (Constance, 1988)

*Material adicional examinado*

ARGENTINA. **Chubut:** Dpto. Escalante, 70 km al norte de Comodoro Rivadavia, 640 m, 06-I-1991, *Leuenberger 4118* (BAB); Pampa del Castillo, 17-XII-1981, *Cabrera & al. 33250* (SI); RP 26 a 85 km al este de Sarmiento y a 68 km al oeste de Comodoro Rivadavia, a través del punto Panorámico (yacimientos de petróleo), 870 m, 27-I-1989, *Zech & Contogiorgakis 24* (CONC). Dpto. Paso de los Indios, RN 23, a 76 km al N de Buen Pasto, 02-XII-1976, *Arroyo & al. 223* (SI). Dpto. Río Senguer, Pampa de Chaliá, Ea. Media Luna, 3-XII-1981, *Villamil & al. 2228* (SI). Dpto. Tehuelches, RP 44, Laguna de los Niños, camino al Lago Vintter, 1101 m, 25-I-2003, *Cocucci & Sérsic 2466* (CORD, SI); Lago Vintter, 16-I-1948, *Soriano 3072* (SI); ca. 3 kms E of Lago Vintter on gravel road to Río Pico, 930 m, 7-XII-1984, *Stuessy & al. 6892* (SI); valle del Lago Blanco, 22-XII-1902, *Koslowsky 12353* (SI); Estancia Rosales, 1000 m, 28-I-1978, *Halloy 39* (LIL). **Santa Cruz:** Dpto. Güer Aike, Río Gallegos, Ea. La Carlota, 09-XII-1975, *Arroyo & al. 358* (BAB), Ea. Las Vizcachas, Laguna Vizcachas, ladera SSE de la laguna, 1200 m, 28-I-1977, *T.B.P.A 2610* (CONC); lomada a aprox. 2km de Laguna Vizcachas, 23-I-1977, *Arroyo & al. 2384* (BAB); Co. de las Vizcachas, 710-900 m, 17-I-1970, *Ruiz Leal 27020* (MERL). Dpto. Lago Argentino, Lago Argentino, cumbre del Co. El Calafate, 868 m, 20-XII-1950, *Sleumer 1178* (LIL); Co. Huiliche, Laberinto, Ea. Anita, también acompaña Mirabel, 12-I-2009, *Guerrido & Fernández 831* (SI).

Dpto. Lago Buenos Aires, RN40, 5,3 km al S del ingreso a la Ea. Cueva de las Manos, al S de Perito Moreno, 597 m, 11-XII-2006, *Bonifacino & al.* 2982 (SI); 64 km al S de Perito Moreno, 569 m, 25-I-12, *Fernández 30* (BCRU); meseta del Lago Buenos aires, 1300-1500 m, 23-XII-1968, *Ruiz Leal 26434* (MERL); meseta del Lago Buenos aires: Laguna El Sello, 1600 m, 24-XII-1968, *Ruiz Leal 26451* (MERL); meseta del Lago Buenos aires, a 10 km de Ea. La Vizcacha, 1200 m, 23-XII-1968, *Ruiz Leal 26423* (MERL); margen de la meseta del Lago Buenos Aires, arriba de la Ea. Pérez (Río de las Vueltas), 1100-1350 m, 28-XII-1950, *Sleumer 1358* (LIL). Dpto. Río Chico, Lago Posadas, 750 m, 12-XII-1965, *Ruiz Leal 24225* (MERL).

CHILE. **Región XII:** Pcia. Última Esperanza, Sierra de los Baguales, Estancia La Cumbre, 1000 m, 13-XII-2000, *Domínguez 286* (CONC); 1200 m, XII-1986, *Landero 643* (CONC); Campo de la Tropilla, 900 m, 17-XII-1986, *Landero 699* (CONC); Co. Donoso, Rio de las Chinas, 900 m, 12-II-1987, *Arroyo & al.* 870276 (CONC); Co. Santa Lucía, 1000 m, 1-XII-1984, *Arroyo & al.* 841002 (CONC); Sierra del Cazador, 22-II-1955, *Magens 918* (CONC).



**Figura 9.** *Mulinum valentini*: A, aspecto general; B-C, hojas provenientes de distintos cojines; D, umbela con frutos [A, B, D) *Ruiz Leal 26434* (MERL); C) *Fernández 30* (BCRU)]

**NOMBRES DUDOSOS**

*Mulinum spinosum* f. *humilis* Kurtz, Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 35: 111. 1894.

Para ubicarlo he tratado de seguir la ruta de las exploraciones hechas por Kurtz así como también sus antecedentes históricos y, luego pedir a las instituciones donde debería estar depositado el ejemplar (B, F y CORD). Sin embargo, en estos herbarios mencionados no hay ningún ejemplar con este nombre. Probablemente haya existido un material tipo en el herbario de Berlín y el mismo se haya destruido durante la guerra en 1943; y seguramente por esto Martínez (1999) no lo haya mencionado en el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Por otro lado, Zech (1992) menciona que el material tipo de este nombre está depositado en el herbario NY, pero tampoco se pudo localizar en este herbario

*Mulinum manifoldium* Ravenna, Onira 11(21): 56(-57). 2008.

Este taxón fue creado por Ravenna en base a un único ejemplar colectado por él en el macizo de Cantillana, en la Región Metropolitana de Chile. Sin embargo, no se ha podido tener acceso ni al ejemplar ni a la foto del tipo, a pesar de que según Ravenna fue depositado el holotipo en el herbario SI y un isotipo en su herbario personal. Por otro lado, en la revisión del material de los distintos herbarios no se halló ningún ejemplar bajo este nombre, ni tampoco del macizo de Cantillana. Por lo tanto, hasta que no se halle y observe el material tipo de este nombre, este taxón será considerado dudoso.

**NOMBRES EXCLUIDOS**

*Mulinum acaule* (Cav.) Pers., Syn. Pl. 1: 309. 1805. *Selinum acaule* Cav., Icon. 5: 59-60, t. 487, f. 2. 1799 TIPO: TIPO: [Argentina, Santa Cruz] in Portu Desiderato, *Née s.n.* (holotipo MA 476255 imagen!) = **Laretia acaulis** (Cav.) Gillies & Hook., Bot. Misc. 1: 329, t. 65. 1830 (Martínez, 2008).

*Mulinum angulatum* Presl ex DC., Prodr. 4: 80. 1830. *Bolax angulatus* Presl ex DC., Prodr. 4: 80. 1830. TIPO: [Chile] Cordillera de Chile. *Haenke s.n.* (holotipo, PR foto BCRU!) = **Pozoa coriacea** Lag., Gen. Sp. Pl. 13. 1816 (Mathias & Constance, 1962a).

- Mulinum clandestinum* Phil., Anales Univ. Chile 85: 708. 1894. TIPO: [Chile] Vega de Chaules, Nahuelbuta, -I-1877, *Philippi 2014* (sintipos, SGO 000003743 imagen!, SGO 000003744 imagen!) = **Azorella spinosa** (Ruiz & Pav.) Pers., Syn. Pl. 1: 303. 1805 (Martínez, 2008).
- Mulinum cryptanthum* Clos in Gay, Fl. Chil. 3(1): 90-91. 1848-1849. TIPO: [Chile] Se cría en la provincia de Coquimbo, *Gay 515* (holotipo P 00115314 imagen!; isotipo P 00115315!) = **Azorella cryptantha** (Clos) Reiche, Bot. Jahrb. Syst. 28(1): 17. 1899 (Martínez, 2008).
- Mulinum cuneatum* Hook. & Arn., Bot. Beechey Voy. 26. 1841. TIPO: [Chile] Valparaíso, *Cruckshanks 186* (holotipo, K 000532301 imagen!) = **Azorella spinosa** (Ruiz & Pav.) Pers. Syn. Pl. (Persoon) 1: 303. 1805 (Martínez, 2008).
- Mulinum dipterygia* DC., Prodr. 4: 80. 1830. *Asteriscium dipterygia* Drude, Nat. Pflanzenfam. 3(8): 135. 1897. TIPO: [Argentina] Mendoza, *Gillies s.n.* (holotipo, K 000529670 imagen!) = **Gymnophyton polycephalum** Clos ex Gay, Fl. Chil. 3(1): 103, t. 32. f. 1. 1848-1849 (Mathias & Constance, 1962a).
- Mulinum integrifolium* Hieron. Bol. Acad. Nac. Córdoba 4: 28. 1881. TIPO: [Argentina] San Juan, Las Cuevas, I-1876, *Echegaray s.n.* (holotipo, CORD!) = **Azorella cryptantha** (Clos) Reiche, Bot. Jahrb. Syst. 28(1): 16. 1899 (Martínez, 2008).
- Mulinum isatidicarpum* Presl ex DC., Prodr. 4: 80. 1830. *Asteriscium isatidicarpum* (C. Presl ex DC.) Hook & Arn., Bot. Misc. 3: 349. 1833. TIPO: [Chile] Cordillera de Chile, *Haenke s.n.* (holotipo, PR 179032 foto BCRU!) = **Gymnophyton isatidicarpum** (Presl ex DC.) Mathias & Constance, Univ. Calif. Publ. Bot. 33(2): 145. 1962 (Mathias & Constance, 1962a).
- Mulinum saniculifolium* (Lam.) Spreng., Umbellif. Prod. 15. 1813. *Hydrocotyle saniculifolia* Lam., Encycl. 3(1): 154. 1789. TIPO: [Uruguay] Montevideo. *Commerson s.n.* (sintipos MPU 19656 imagen!, MPU 0019657 imagen!, MPU 0019657 imagen!) = **Diposis saniculifolia** DC., Coll. Mém. 38. 1829 (De Candolle, 1830).

**Apéndice 1.** Lista de especies y variedades de *Mulinum* aceptadas

1. *Mulinum albovaginatum* Gillies & Hook.
2. *Mulinum crassifolium* Phil.
3. *Mulinum echeagarayi* Hieron.
4. *Mulinum leptacanthum* Phil.
5. *Mulinum microphyllum* (Cav.) Pers.
6. *Mulinum morenonis* (Kuntze) Speg.
- 7a. *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. var. *spinosum*
- 7b. *Mulinum spinosum* var. *atacamense* Zech ex Fernández & C.I.Calviño
- 7c. *Mulinum spinosum* var. *hirsutum* (Phil.) Fernández & C.I.Calviño
- 8a. *Mulinum triacanthum* Griseb. var. *triacanthum*
- 8b. *Mulinum triacanthum* var. *famatinense* (Wolff) Fernández & C.I.Calviño
9. *Mulinum ulicinum* Gillies & Hook.
10. *Mulinum valentini* Speg.

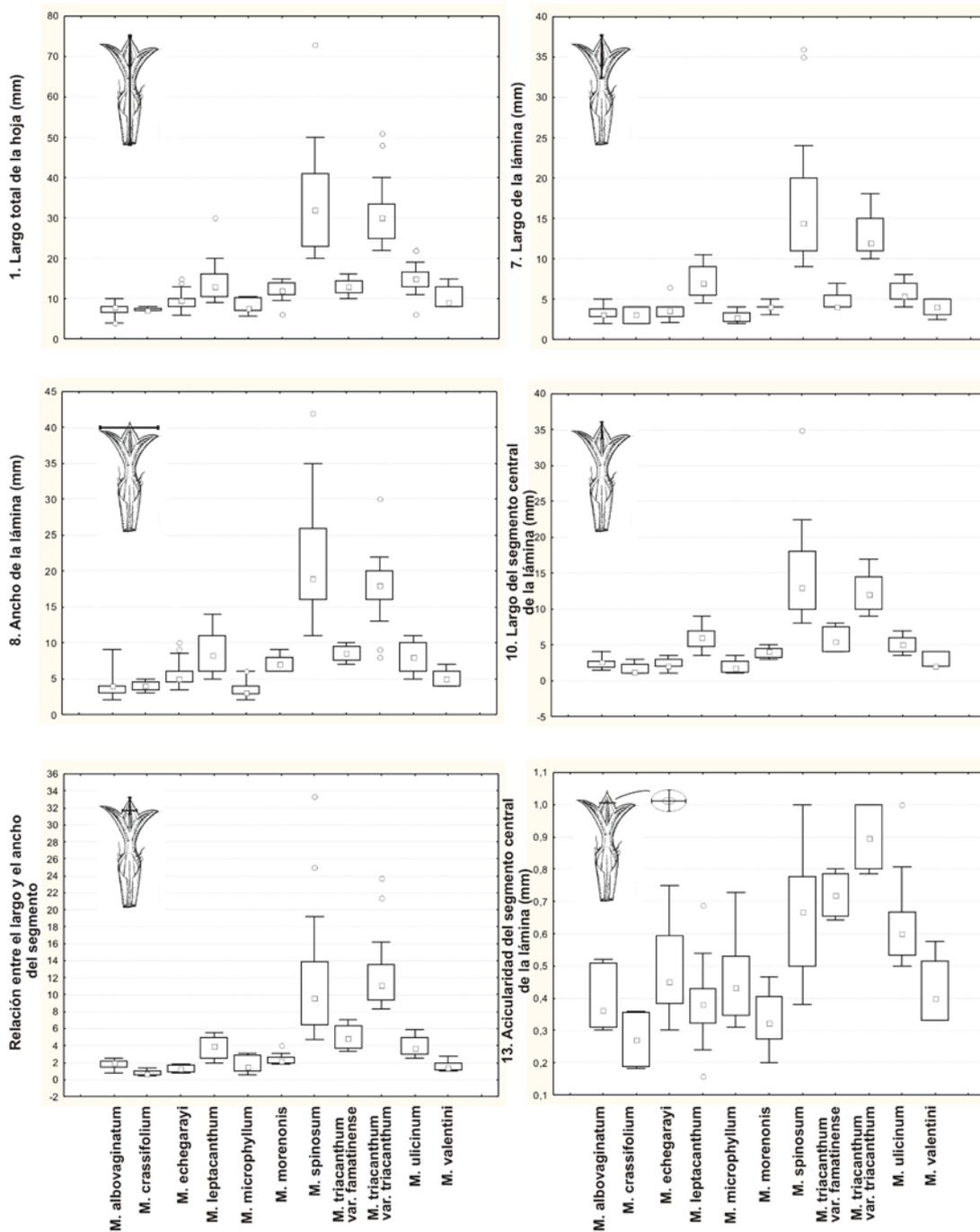
**Apéndice 2.** Índice de colecciones. Cada ejemplar es citado por el nombre del primer colector, en el caso en que más de dos colectores hayan participado de la colección se añade & al. En el caso de no poseer número de colección se indica el número del herbario en que se encuentra depositado o en su defecto sólo el herbario. El número entre paréntesis indica el orden del taxón en el tratamiento taxonómico.

Aedo 6997 (2); Ambrosetti 1220 (3); Ameghino 25 (5); Arancio 640 (2); 10647 (2); Arenas 947 (8); Arroyo & al. 20 (7); 223 (10); 274 (5); 358 (10); 421 (5); 426 (9); 462 (7); 2384 (10); 202079 (7); 841002 (10); 870276 (10); 94140 (2); 94010 (2); 97268 (9); 97290 (9); 97385 (9); Ayarda 363 (9); Bach 304 (7); Baeza 268 (7); Baeza & al. 2981 (4); Blake 457 (5); Beck 21726 (8); Belgrano 69 (7); Bernardello & Figueroa 312 (7); Biurrun 5757 (3); Boelcke 1760 (6); 4301 (7); 7574 (6); 9940 (3); 10033 (1); 10064 (1); 10205 (7); 10309 (7); 10970 (7); 11378 (4); 11610 (1); Boelcke & Correa 7056 (4); Boelcke & Hunziker 3484 (6); 3512 (6); Boelcke & al. 8818 (7); 10236 (7); 10648 (7); 11228 (1); 12229 (5); 12281 (5); 13564 (10); 13761 (7); 13897 (4); 13972 (7); 13974 (7); 14121 (4); 14179 (4); 14246 (7); 14298 (4); 15368 (5); 15538 (7); 15747 (7); 15927 (1); Bonifacino & al. 2982 (10); 2983 (7); Borgnia 32 (8); Bottino 247 (7); Bravo LIL 539722 (9); Buchtien SI 10263 (7); Burkart 6221 (7); 28191 (7); Burkart & Troncoso 11811 (9); Cabrera 34 (7); 35 (7); 4819 (7); 4823 (6); 5507 (7); 5507 (7); 5767 (7); 6177 (7); 6720 (7); 8353 (9); 8378 (9); 8672 (9); 8790 (1); 9069 (9); 9214 (9); 9221 (9); 9431 (8); 11031 (7); 11067 (7); 11132 (7); 11210 (6); 18713 (7); 25964 (4); 27458 (8); 31775 (9); 32468 (8); 32836 (7); 32874 (4); 32965 (7); 33021 (6); 33177 (5); 33270 (7); 33279 (7); 33331 (7); Cabrera & Crisci 19112 (7); Cabrera & Job 39 (6); Cabrera & al. 27181 (8); 33128 (6); 33250 (10); Calviño & al. 106 (7); 702 (7); 752 (7); 808 (8); 809 (8); 813 (8); 814 (8); 816 (8); 817 (8); 817bis (8); 818 (8); 819 (8); Calviño & al. 700 (7); 701 (6); 704 (6); 706 (4); 709 (7); 721 (4); 726 (7); 727 (4); 734 (7); 745 (7); 746 (4); 747 (6); 748 (6); 750 (6); 751 (4); 753 (4); 757 (3); 788 (2); 789 (2); 790 (2); 792 (9); 793 (9); 794 (9); 797 (9); 798 (9); Canessa 53 (7); Carette LP 23378 (5); 290 (1); Castellanos 28/291 (8); 28/292 (8); 15501 (9); 36808 (1); Castellanos BA 27-846 (9); Castellanos LIL 420516 (9); Castellón 7188 (9); Chandler & Bayer 1105 (1); 1111 (7); 1114 (1); Chiapella 1667 (7); Chiapella & al. 122 (7); 144 (7); 192 (7); 223 (4); 284 (1); 444 (7); 528 (7); 544 (1); Chiapella & Clayton 13 (7); 625 (7); Chiapella & Puntieri 13 (7); Cittadini 52bis (5); Claren 11702 (8); Cocucci 58 (3); 4133 (7); Cocucci & Séršic 2211 (7); 2466 (10); Constance 3507 (7); 3856 (9); Constance & Sparre 3577 (7); 3579 (7); Cordi & al. BCRU (6); Cordi & al. BCRU (7); Correa & al. 4096 (7); 5912 (4); Cottet 8 (6); Daniels 22 (6); Daroson 1271 (6); Dawson 1032 (7); De la Sota 2725 (9); Del Vitto & al. 36530 (7); Descole 2420 (7); Diem 1108 (4); 1841 (4); 1844 (4); Dinelli 542 (8); Domínguez 286 (10); Donat 60 (5);

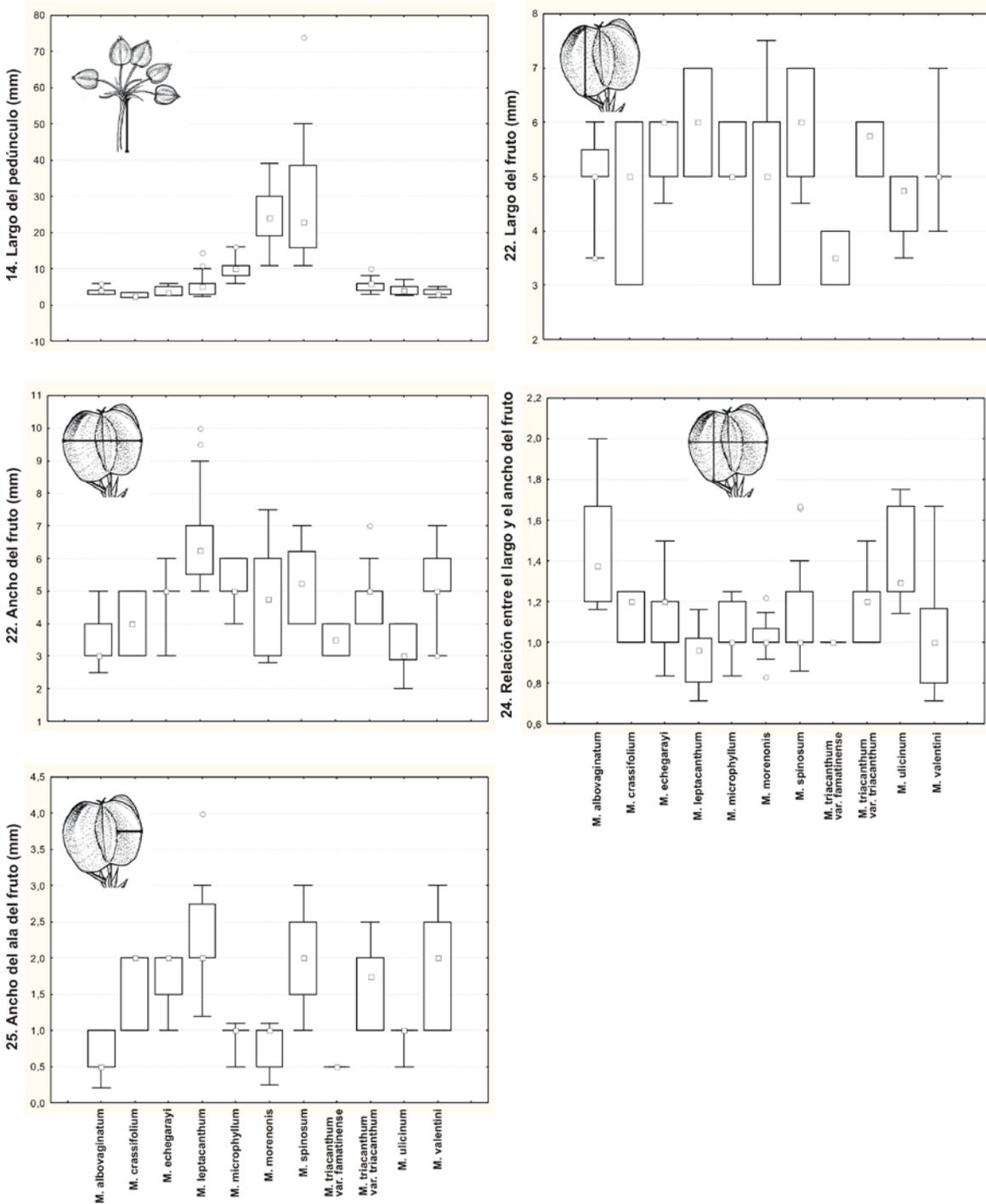
61 (5); Dusén 5304 (5); Elechosa & al. BAB (7); Ezcurra 786 (4); 956 (6); 3115 (4); 3502 (7); Ezcurra & al. 703 (6); 727 (7); 799 (4); 1051 (4); 1259 (7); 2433 (6); 2482 (4); 2581 (1); 2656 (4); 2666 (1); 2909 (4); 2974 (4); 2980 (4); 3000 (4); 3291 (7); Ezcurra & Bianchi 1908 (6); Ezcurra & Galende 977 (6); 1008 (7); Ezcurra & Quiroga 3163 (4); Fabris & Crisci 7595 (7); Fabris & Schwabe 4918 (7); Faggi 78048 (6); 78052 (6); Fasanella 8340 (7); Fernández 6 (7); 7 (7); 12 (5); 13 (5); 14 (7); 17 (7); 20 (5); 22 (5); 24 (7); 25 (7); 27 (5); 30 (10); 32 (5); 34 (5); 40 (5); 41 (5); 44 (7); 50 (8); 51 (8); 57 (8); 60 (8); Ferrando 30 (7); Ferreyra 216 (4); 330 (4); 342 (4); 390 (4); 412 (6); Ferreyra & Chiapella 578 (4); Ferreyra & Clayton 198 (7); 291 (7); Ferreyra & Ezcurra 610 (7); Ferreyra & Siracusa 622 (4); Ferruglio 30/1873 (5); 34748 (5); 34745 (5); Fiebrig 2601 (8); Fortunato 5587 (7); Fries 840 (9); Funes & Arenas 22 (7); Garaventa 4361 (7); Geisse SGO 53318 (7); SGO 72096 (7), SGO 72097 (7); Gerling LP 023376 (8); Giacanelli LIL 64434 (9); Gómez 205a (7); Gonzalez 22 (8); 210 (7); Grau LIL 519837 (8); Greer 1 (4); Grossfeld BCRU (7); Guerrero & Fernández 831 (10); Gutierrez & Lopez 46 (2); Haene 1625 (3); H.A.L 3721 (7); 6812 (7); 6813 (7); 6894 (7); Halloy 39 (10); 583 (8); Hicken 6081 (7); 116323 (7); Hieronymus & Niederlein 360 (8); Hollermayer 489 (4); Hunziker 4145 (9); 1884 (8); 2099 (8); 10605 (9); 22843 (9); Hunziker & al. 11310 (1); Illin 8 (5); 11 (5); LP 10612 (6); Jörgensen 1692 (8); Kiesling 4532 (3); 6763 (1); 7688 (9); 10408 (9); 10412 (3); 3228 (9); Kiesling & al. 8068 (7); Koslowsky 95 (7); 12353 (10); Krapovickas 32-2 (9); 6184 (8); 10655 (8); Kurtz CORD (3); 5756 (1); 5905a (1); 9463 (3); 9652 (3); 9816 (3); Landero 643 (10); 699 (10); Landrum & Landrum 8410 (7); Latorre & al. 206 (2); Latour 205b (7); Leuenberger 4060 (7); 4118 (10); Losert BCRU (5); BCRU (5); 11 (5); Lotti de Stange 133 (7); 139 (7); Luján 46 (3); 64 (3); Magens 918 (10); Marticorena & Matthei 629 (7); 761 (7); 937 (7); Marticorena & al. 1398 (4); Martinez Carretero 1122 (9); Méndez 9888 (7); Méndez & Willoud 31495 (1), 31516 (1); Mieres CONC 166141 (1); Mihoc & al. 4590 (7); 4600 (4); 6921 (7); Milner 22426 (7); Mintzer 60102 (9); Montaña 532 (2); Montenegro BCRU (5); Montero 7080 (7); 8082 (7); 11308 (7); Montiel LIL 246699 (4); Moreira & Muñoz 300 (9); 318 (9); Moreno & Tonini 371 (7); Morrison 16915 (7); Morrone 5702 (7); 6135 (6); Naranjo & al. 906 (7); Née CONC 29919 (7); F 68085 (7); MA 310354 (7); Nicora 3668 (7); Norman 3126 (9); Novara 6347 (8); 13400 (9); Novara & Charpin 10434 (8); Novara & Neumann 9775 (8); Novara & Osten 10078 (8); Nuñez & Amoedo 185 (6); Nuñez & Daniels 156 (4); Nuñez & Ezcurra 84 (7); Nuñez 47 (4); 751 (9); 763 (9); O'Donnell 3663 (5); 3936 (5); Onell 2049 (4); Pastore 68 (7); Patiño 7917 (1); Pedersen 14469 (7); Pedreros 50 (2); Perez Moreau 30/147 (9); 23311(7); 23314 (7); Pestalozzi 474 (8); Perrone 30254 (1); Pfister 946 (7); 7132 (7); 9374 (2); CONC 18487 (7); Philippi SGO 41613 (7), SGO 53446 (7); Plotrick 49 (7); Puntieri 57 (6); 257 (7); 336 (6); BCRU (7); BCRU (6); Puntieri & Chiapella 85 (6); Raffo 139 (5); Rahmer SGO

41607 (4); Ricardi 3164 (7); 3168 (7); Ricardi & Marticorena 5666 (4); Ricardi & Matthei 282 (5); Ricardi & al. 758 (7); Rodriguez 32 (9); 293 (8); 1338 (9); 3210 (2); 3232 (2); Roig 3029 (7); 3186 (3); 4855 (7); 5274 (9); 11117 (3); MERL 45581 (3); 11949 (9); Roig & Méndez 9887 (5); 15096 (6); Roig & Ruiz Leal 3319 (3); 20166 (3); 45571 (1); Rossi 317 (1); Rosso BCRU (6); Rossow & al. 1876 (4); 2374 (7); Rubulis 265a (4); Ruiz Leal 1855 (9); 1983 (1); 2034 (9); 3155 (1); 3169 (1); 3619 (1); 7183 (1); 7828 (1), 11682 (1); 14578 (1); 17563 (1), 21045 (9); 21439 (1); 21988 (7); 24225 (10); 25663 (7); 26423 (10); 26434 (10); 26451 (10); 27020 (10); 3184 (9); 7182 (9); Ruiz Leal & Roig 15654 (1); 18833 (9); 20719 (3); 23635 (9); Roig 5234 (9); Sage 1703210 (7); 1765128 (7); Salazar 15209 (8); Schickendantz 334 (8); Schlegel 2476 (7); 5124 (2); Schwabe & al. 1037 (9); Scott de Birabén 25 (7); 187 (7); 450 (7); 518 (7); Semper 10091 (3); 11855 (3); Sermolli & Bizzarri 7372 (7); sin col. LIL 64433 (9); LP 22537 (5); Sleumer 1178 (10); 1358 (10); 1460 (5); 3311 (9); 3365 (9); Soriano 231 (4); 1320 (6); 3072 (10); Sosa 11 (4); 27132 (1); Spegazzini SI 6911 (7); Stecconi BCRU (6); Stuessy & Ruiz 12775a (7); Stuessy & al. 6892 (10); 10129 (4); 10333 (1); 10162 (4); Suárez 821 (5); T.B.P.A 2610 (10); Tammone 27 (6); Teague LIL 191353 (6); Teillier 3028 (2); 4556 (1); Troiani & Steibel 15470 (6); 15490 (6); 15715 (6); Troncoso 9310 (7); Urtubey & Baztarrica 579 (7); 634 (7); Varela & Del Castillo 1362 (9); Villagrán 8757 (2); Villagrán & Arroyo CONC 55941 (7); CONC 55947 (7); Villagrán & al. 7912 (4); 8128 (1); Villamil & al. 2228 (10); 2795 (4); von Thüngen 14 (5); 97 (5); 103 (5); Weigend & al. 6864 (4); Werdermann 268 (7); 613 (1); 1009 (2); Zech & Contogiogakis 2 (7); 6 (7); 7 (7); 8 (7); 21 (5); 24 (10); Zuloaga 11928 (8).

**Apéndice 3.** Gráficos de caja para los caracteres cuantitativos utilizados en la clave dicotómica. **A.** Caracteres vegetativos. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1 del Capítulo 2. Se gráfica la mediana, los percentiles del 25% y 75%, y las barras de error con los percentiles del 10% y 90%. Los círculos sin relleno corresponden a valores atípicos u outliers.



**Apéndice 3 continuación. B.** Caracteres reproductivos. Los números de cada carácter se corresponden con los presentados en la Tabla 1 del Capítulo 2. Se gráfica la mediana, los percentiles del 25% y 75%, y las barras de error con los percentiles del 10% y 90%. Los círculos sin relleno corresponden a valores atípicos u outliers.



**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**CAPÍTULO 5: RECIRCUNSCRIPCIÓN DE LOS GÉNEROS *AZORELLA* Y *MULINUM* (INCLUYENDO *LARETIA*)**

---

**CAPÍTULO 5: RECIRCUNSCRIPCIÓN DE LOS GÉNEROS *AZORELLA* Y  
*MULINUM* (INCLUYENDO *LARETIA*)**

## INTRODUCCIÓN

En base a los estudios morfo-anatómicos realizados en *Mulinum*, *Azorella* y *Laretia* (Caps. 1-2, Martínez, 1995, Fernández & al., *en preparación*) y a la estimación de hipótesis filogenéticas robustas (Cap. 3), fue posible describir, ilustrar y delimitar las especies de cada género (*Mulinum*: Cap. 4; *Azorella*: Martínez, 1989, 1991, 2003; *Laretia*: Fernández & al. *en preparación*) y finalmente, en este capítulo, proponer una recircunscripción de los géneros para que reflejen linajes monofiléticos que será publicada formalmente a la brevedad.

Básicamente, se propone la recircunscripción de *Mulinum* (incluyendo *Laretia*) y *Azorella* para que se correspondan con los linajes descritos como *Mulinum s.l.* y *Azorella s.s.* del Capítulo 3. Esta nueva circunscripción eleva a 34 el número total de especies del género *Mulinum*, con la incorporación de 23 especies de *Azorella* y del género monotípico *Laretia*. Se aporta una clave para diferenciar los géneros *Azorella* y *Mulinum* según la actual definición de cada uno de ellos, que incluye también a los géneros afines *Huanaca* y *Schizeilema* (estos géneros en las filogenias moleculares aparecen en el clado que incluye a *Azorella s.s.*; Cap. 3). Se presenta una descripción morfológica actualizada de *Azorella* y *Mulinum*, se restablecen (abreviado como nom. rest.) tres nombres de *Mulinum* y se proponen 21 nuevas combinaciones.

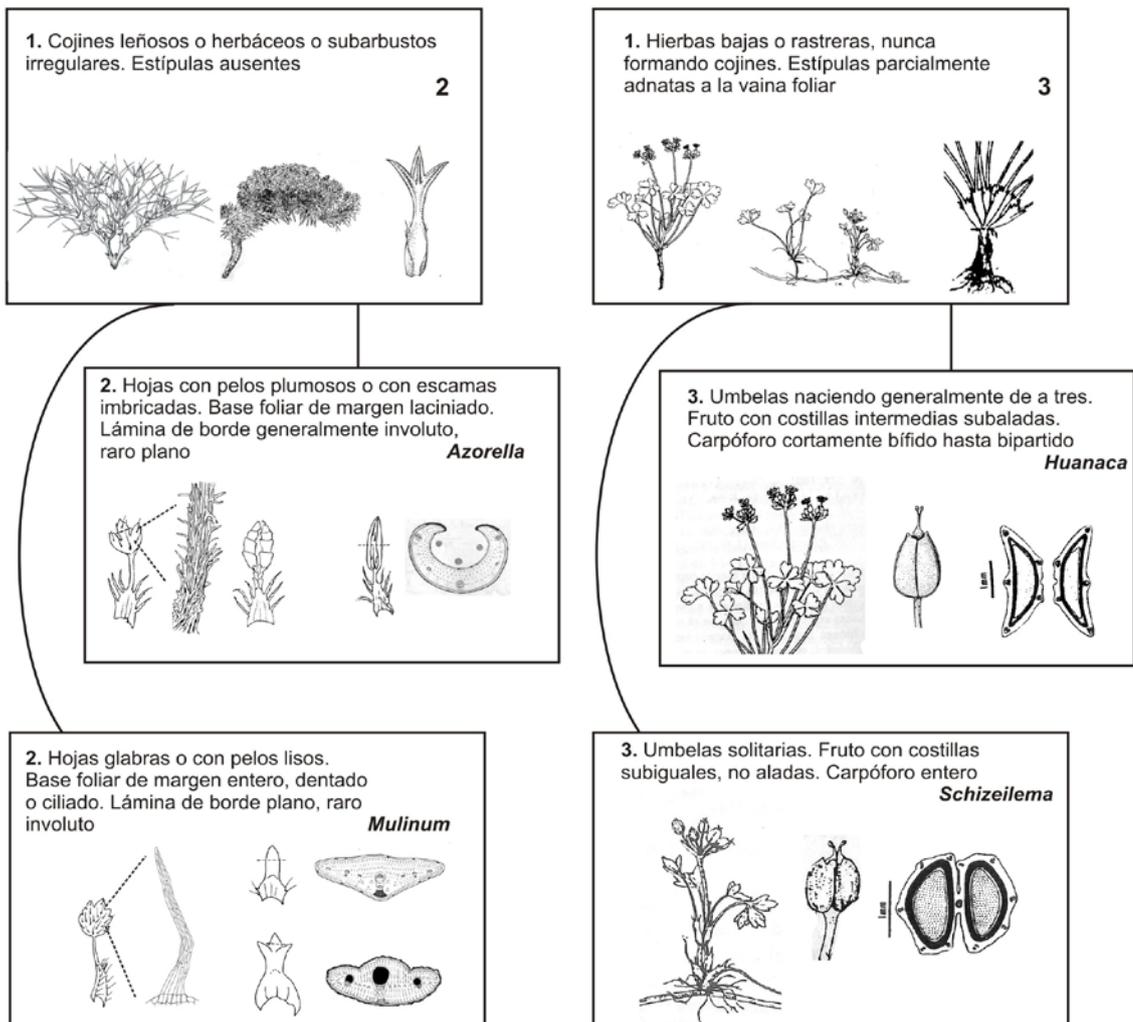
## CLAVE DE GÉNEROS (Fig. 1)

1. Cojines leñosos o herbáceos o subarbustos irregulares. Estípulas ausentes ..... **2**
1. Hierbas bajas o rastreras, nunca formando cojines. Estípulas parcialmente adnatas a la vaina foliar. .... **3**
2. Hojas con pelos plumosos o con escamas imbricadas. Base foliar de margen laciniado. Lámina de borde generalmente involuto, raro plano. .... **1. Azorella**
2. Hojas glabras o con pelos lisos. Base foliar de margen entero, dentado o ciliado. Lámina de borde plano, raro involuto. .... **2. Mulinum**

SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)

CAPÍTULO 5: RECIRCUNSCRIPCIÓN DE LOS GÉNEROS *AZORELLA* Y *MULINUM* (INCLUYENDO *LARETIA*)

3. Umbelas naciendo generalmente de a tres. Fruto con costillas intermedias subaladas.  
 Carpóforo cortamente bífido hasta bipartido. .... **Huanaca**
3. Umbelas solitarias. Fruto con costillas subiguales, no aladas. Carpóforo entero. ....  
 ..... **Schizeilema**



**Figura 1.** Clave ilustrada para diferenciar los géneros *Azorella*, *Mulinum*, *Huanaca* y *Schizeilema* según la actual definición de cada uno de ellos [Ilustraciones A. Santomé, M. Fernández y tomadas de Constance (1988) y Martínez (1995)].

**1. *Azorella*** Lam. *Encycl. Meth., Bot.* 1(1): 344. 1783. TIPO: *Azorella filamentosa* Lam. *Chamitis* Gaertn., *Fruct. Sem. Pl.* 1: 94-95. t. 22. 1788. TIPO: (aquí designado) *Chamitis integrifolia* Gaertn.

*Cojines* herbáceos. *Hojas* imbricadas, arrosetadas en el extremo de las ramas, cortamente pecioladas, coriáceas a cartilagosas o carnosas, pubescentes con pelos dendríticos (plumosos) o con escamas imbricadas de inserción lateral, enteras o 3-lobadas o 3-dentadas, segmentos planos, margen entero o escamoso, a menudo enrollado (involuta) formando una lámina cimbiforme; ápice agudo o mucronado, base foliar ensanchada, abierta, membranácea, margen laciniado. *Inflorescencia* en umbelas simples, terminales, 2-13 flores, solitarias o acompañadas en cada roseta por una o varias umbelas axilares 1-5 flores, involucradas, pedunculadas, brácteas involucrales adpresas, connadas en la base formando una cúpula, glabra o densamente tomentosa en el interior, margen ciliado o laciniado. *Corola* blanca, verdosa o amarillenta, flores pediceladas, pentámeras. Sépalos evidentes, a veces prolongados en una escama hialina entera o dentada, iguales o más largos que los pétalos, persistentes a la madurez; pétalos ovados u oblongos a anchamente ovados, reflexos, ápice plano o débilmente inflexo, caedizos a la madurez; estambres ausentes o reducidos a estaminodios hialinos en las flores pistiladas, o en las flores perfectas, más largos que los estilos aunque no sobresalen de la flor, con filamentos subulados, anteras globosas, amarillas; estilopodio deprimido. *Fruto* esquizocarpo, amarillo, de contorno ovado o anchamente circular, algo comprimido dorsalmente, áptero, glabro o escamoso, endocarpio leñoso; carpóforo ausente.

#### *Distribución geográfica y hábitat*

Género de 3 especies, característico de las cordilleras andinas y de la Patagonia andina y extrandina de Chile y Argentina, desde Neuquén hasta Tierra de Fuego e Islas Malvinas. Se extiende desde el nivel del mar hasta los 2500 m.

#### *Observaciones*

Cuando Gaertner (1788) describe por primera vez el género *Chamitis* describe dos especies: *Chamitis integrifolia* (= *Azorella filamentosa* Lam.) y *Chamitis trifurcata* (= *Mulinum trifurcatum* (Gaertn.) Fernández & Calviño, comb. nov) y no menciona una

especie tipo para el género. Martínez (1989), sinonimiza a *Chamitis* con *Azorella*, pero tampoco designa tipo, por lo que es necesario designar uno. Ambas especies coinciden con el protólogo, sin embargo, si se eligiera a *Chamitis trifurcata* como tipo, *Mulinum* pasaría a la sinonimia de *Chamitis* por tener este último prioridad, atentando contra la estabilidad nomenclatural. Por lo tanto, se designa a *Chamitis integrifolia* Gaertn. como especie tipo del género. De esta manera, *Chamitis* se mantiene como sinónimo del género *Azorella*, manteniendo la estabilidad nomenclatural.

#### LISTA DE ESPECIES ACEPTADAS EN *AZORELLA*

1. ***Azorella ameghinoi*** Speg. Anales Soc. Ci. Argent. 48: 54. 1899.
2. ***Azorella filamentosa*** Lam., Encycl. 1(1): 344., t. 189, f. 1. 1783.
3. ***Azorella fuegiana*** Speg. Anal. Mus. Buenos Aires 5: 58. 1896.

**2. *Mulinum*** Pers. Syn. Pl. 1: 309. 1805. **nom. cons. prop.** TIPO: (designado por Hiroe, 1979: 1728) *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers.

*Fragosa* Ruiz & Pav., Fl. Peruv. Prodr. 43, t. 34. 1794. TIPO: (aquí designado) *Fragosa multifida* Ruiz & Pav.

*Pectophytum* Kunth, en H.B.K. Nov. Gen. Sp. 5: 28-29. 1821. TIPO: *Pectophytum pedunculare* Kunth.

*Laretia* Gillies & Hook. Bot. Misc. 1: 329, t. 65. 1830. TIPO: *Laretia acaulis* (Cav.) Gillies & Hook.

*Apleura* Phil. Linnaea 33: 89. 1864. TIPO: *Apleura nucamentacea* Phil.

*Azorellopsis* Wolff, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 19: 312. 1924. TIPO: *Azorellopsis trisecta* Wolff.

*Cojines* leñosos o herbáceos o subarbustos irregulares. *Hojas* imbricadas, cortamente pecioladas o pecioladas, rígidas, membranáceas o coriáceas, glabras o pubescentes con pelos lisos o semiplumosos (vistos al microscopio), frecuentemente crasas, enteras o 3-(5-) partidas o 3-7 sectas o lobadas, segmentos planos o circulares, margen entero o ciliado, raramente surcado en la cara adaxial; ápice agudo a muy obtuso o redondeado, base foliar algo ensanchada hasta amplexicaule y envainadora, abierta o cerrada, membranácea, margen entero, ciliado o dentado. *Inflorescencia* en umbelas simples, muy por debajo o sobrepasando bien el nivel de las hojas, involucradas, sésiles o pedunculadas, 1-plurifloras, brácteas involucrales adpresas o reflexas, connadas formando una cúpula, glabra o densamente lanosa en el interior, margen entero o ciliado. *Corola* blanca, verdosa o amarillenta, flores sésiles o pediceladas, pentámeras. Sépalos evidentes a obsoletos y reducidos a pequeños dientes, triangulares, iguales o más cortos que los pétalos, persistentes a la madurez; pétalos elípticos a anchamente elípticos, oblongos, anchamente ovados a ovados, o espatulados, reflexos, ápice plano o débilmente inflexo, caedizos a la madurez; estambres más largos que los estilos, no sobresalen de la flor, filamentos subulados, anteras globosas, amarillas; estilopodio deprimido a cónico. *Fruto* esquizocarpo, amarillo, rojo y/o anaranjado, de contorno elíptico a transversal-anchamente elíptico, muy anchamente obovado a anchamente obovado u ovado a anchamente ovado, terete o comprimido dorsalmente, alado o áptero, glabro, endocarpio

leñoso; cuando alado, alas paralelas o divergentes; carpóforo ausente o presente, cuando presente persistente o caedizo, libre o adherido a los mericarpios, cuando libre entero ó bífido, los mericarpios se separan fácilmente o con dificultad.

#### *Distribución geográfica y hábitat*

Género de 34 especies, principalmente sudamericano, característico de la estepa patagónica y las cordilleras andinas, desde Costa Rica hasta Tierra del Fuego e Islas Malvinas y Subantárticas (Kerguelen, Crozet, Macquarias, Marion y Heard). Se extiende desde el nivel del mar hasta los 5200 m.

#### *Observaciones*

Cuando Ruiz y Pavón (1794) describen por primera vez el género *Fragosa* en la obra *Prodromus de la Flora de Perú y Chile* mencionan que el género tiene seis especies, pero no las nombran. Posteriormente, (1802) en la *Flora Peruviana et Chilensis* las describen; sin embargo, no mencionan una especie tipo para el género, por lo que es necesario designar una. En este trabajo se designa a *Fragosa multifida* como la especie tipo del género ya que si bien todas las especies coinciden con el protólogo, para *F. multifida* fue para la única que se encontró un sintipo que es un ejemplar (BC 872971) que concuerda perfectamente con la descripción original, presenta frutos, y tiene una etiqueta donde se menciona exactamente el lugar de colección descrito en el protólogo y otra con la determinación verificada por Pavón. Para las otras especies de *Fragosa*, por el contrario, no se encontraron sintipos con tales características, o bien no se ubicó ningún material tipo o bien, su holotipo corresponde a material del herbario de Berlín destruido y del cual sólo quedan las fotos del Field Museum (Martínez, 1991).

El nombre *Fragosa* tiene prioridad sobre el nombre *Mulinum*, por lo que *Mulinum* pasaría a la sinonimia de *Fragosa*. Sin embargo, siguiendo el artículo 14 (14.1 y 14.2) del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill & al., 2012), a efectos de evitar cambios nomenclaturales desventajosos impuestos por la aplicación estricta de las reglas, sobre todo por el principio de prioridad, es posible pedir la conservación de un nombre. El objetivo principal es la retención de aquellos nombres que mejor sirvan a la estabilidad de la nomenclatura, por lo tanto se presentará al Comité General una propuesta de conservación del nombre *Mulinum* frente al nombre *Fragosa*. Hasta tanto se

obtenga una respuesta acerca de la propuesta, siguiendo la Recomendación 14A, se continuará con el uso corriente del nombre, en este caso *Mulinum*.

En la historia taxonómica del grupo, el nombre *Fragosa* ha sido muy poco utilizado. El género fue creado por Ruiz y Pavón en 1794 y ya en 1805 Persoon en su sinopsis global de las umbelíferas reunió a las seis especies de *Fragosa* bajo el género *Azorella*. Posteriormente, solo se describieron dos especies más de *Fragosa* (Kunth, 1821; Schlechtendal, 1856), que pronto fueron transferidas o sinonimizadas con *Azorella* (De Candolle, 1830; Weddell, 1857). Desde entonces nunca se rehabilitó el género *Fragosa* y autores posteriores (Bentham, 1867; Drude, 1897-1898; Gay, 1848-1849; Mathias & Constance, 1962b; Martínez, 1989) lo siguieron tratando bajo *Azorella*. Por lo tanto, se puede observar que rápidamente se abandonó el uso del nombre *Fragosa* y que este nombre tuvo poco impacto en la comunidad científica.

Por el contrario, el nombre *Mulinum* ha sido utilizado ampliamente desde su creación por Persoon en 1805 (Gillies, 1830; Clos, 1848-1849; Weddell, 1857; Philippi, 1860, 1864, 1893-1894; Bentham, 1867; Grisebach, 1874; Baillon, 1880; Echegaray, 1881; Kuntze, 1891-1893; Drude, 1897-1898; Spegazzini, 1899; Reiche, 1902; Macloskie, 1905; Skottsberg, 1916; Wolff, 1921; Constance, 1988; Zech, 1992, Martínez, 1999, 2003, 2008). Es un género sudamericano que está muy difundido como principal componente de la estepa herbáceo-arbustiva de la Patagonia y Monte austral, ya que muchas de sus especies constituyen destacados componentes florísticos y fitogeográficos en sus áreas de distribución. Está muy reconocido por su uso en la medicina tradicional, y tiene usos domésticos (De Mösbach, 1992; Munizaga & Gunckel, 1958; Niemeyer, 1995; Villagrán & al., 1998a, 1998b; Muñoz & al., 1999; Estomba & al., 2005; Barboza & al., 2009). Adicionalmente, *Mulinum* es un género de gran interés desde el punto de vista químico ya que son una fuente exclusiva de diterpenoides de tipo *mulinano* los cuales presentan actividad antiinflamatoria, antiparasitaria, espermicida y analgésica (Loyola & al., 1996, 2004; Molina-Salinas & al., 2010). A diferencia de *Fragosa*, el nombre *Mulinum* ha sido tratado en varios estudios florísticos: Historia Física y Política de Chile (Gay, 1848-1849), Flora de Chile (Reiche, 1902), Flora de Buenos Aires (Pontioli, 1965), Flora Patagónica (Constance, 1988), Flora de San Juan (Martínez, 2003), y en los

catálogos de las Plantas Vasculares de la República Argentina y del Cono Sur (Martínez, 1999; 2008).

Una búsqueda de la palabra *Fragosa* en Google Scholar arrojó un total de 130 registros (algunos de los cuales incluso corresponden a apellidos) mientras que para *Mulinum* arrojó 4080 registros. Además, para la recircunscripción del género aquí propuesta, la sinonimización de *Mulinum* con *Fragosa*, implicaría realizar 28 combinaciones nuevas, mientras que conservando al nombre *Mulinum* deberían realizarse sólo 21. En resumen, la conservación del uso del nombre *Mulinum* frente al nombre *Fragosa* para el grupo recircunscripto en base a su monofilia y a su coherencia morfológica, presenta las siguientes ventajas: 1) mantiene un nombre que ya ha sido ampliamente utilizado; 2) evita el uso de un nombre genérico que ha sido poco utilizado; y 3) mantiene la estabilidad nomenclatural en mayor medida.

#### LISTA DE ESPECIES Y VARIEDADES ACEPTADAS EN *MULINUM*

1. ***Mulinum acaule*** (Cav.) Pers., Syn. Pl. 1: 309. 1805. **nom. rest.** *Selinum acaule* Cav., Icon. 5: 59-60, t. 487, f. 2. 1799. *Laretia acaulis* (Cav.) Gillies & Hook., Bot. Misc. 1: 329, t. 65. 1830.
2. ***Mulinum albovaginatum*** Gillies & Hook., Bot. Misc. 1: 328-329. 1830.
3. ***Mulinum aretioides*** (Kunth) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Fragosa aretioides* Kunth en H.B.K., Nov. Gen. Sp. 5: 27. t. 424. 1821.  
*Azorella aretioides* DC., Prodr. 4: 77. 1830.
4. ***Mulinum bilobum*** (Schltdl.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Fragosa biloba* Schltdl., Linnaea 28: 478. 1856. *Azorella biloba* (Schltdl.) Wedd., Chlor. And. 2: 195-196. 1857.
5. ***Mulinum compactum*** (Phil.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella compacta* Phil., Anales Mus. Nac., 8: 28. 1891.
6. ***Mulinum corymbosum*** (Ruiz & Pav.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Fragosa corymbosa* Ruiz & Pav., Fl. Peruv. 3: 27, t. 250a. 1802. *Azorella corymbosa* (Ruiz & Pav.) Pers., Syn. Pl. 1: 305. 1805.
7. ***Mulinum crassifolium*** Phil., Fl. Atacam. 24. 1860.

8. **Mulinum crassipes** (Phil.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella crassipes* Phil., Anales Univ. Chile 85: 702. 1894.
9. **Mulinum crenatum** (Ruiz & Pav.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Fragosa crenata* Ruiz & Pav., Fl. Peruv. 3: 27, t. 249c. 1802. *Azorella crenata* (Ruiz & Pav.) Pers., Syn. Pl. 1: 302. 1805.
10. **Mulinum cryptanthum** Clos in Gay, Fl. Chil. 3(1): 90-91. 1848-1849. **nom. rest.** *Azorella cryptantha* (Clos) Reiche, Bot. Jahrb. Syst. 28(1): 17. 1899.
11. **Mulinum cuatrecasasii** (Mathias & Constance) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella cuatrecasasii* Mathias & Constance, Bull. Torrey Bot. Club 89(6): 371, f. 1. 1962.
12. **Mulinum cuneatum** Hook. & Arn., Bot. Beechey Voy. 26. 1830. **nom. rest.** *Fragosa spinosa* Ruiz & Pav., Fl. Peruv. 3: 27. 1802. *Azorella spinosa* (Ruiz & Pav.) Pers., Syn. Pl. 1: 303. 1805, non *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. Syn. Pl. 1: 309. 1805.
- Observación:* Al transferir *Azorella spinosa* (Ruiz & Pav.) Pers. a *Mulinum* Pers., el nombre correcto de la especie es *Mulinum cuneatum* Hook. & Arn. El epíteto *spinosum* no puede utilizarse dado que ya existe el nombre *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., que tiene prioridad por ser más antiguo. Por lo tanto, se debe utilizar el siguiente nombre más antiguo (en el mismo rango) que en este caso es *Mulinum cuneatum* Hook. & Arn.
13. **Mulinum echegarayi** Hieron., Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba 4: 27-28. 1881.
14. **Mulinum diapensioides** (A. Gray) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella diapensioides* A. Gray, U.S. Expl. Exped., Phan. 1: 702. 1854.
15. **Mulinum diversifolium** (Clos ex Gay) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella diversifolia* Clos in Gay, Fl. Chil. 3(1): 86. 1848-1849.
16. **Mulinum julianii** (Mathias & Constance) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella julianii* Mathias & Constance, Fieldiana Bot. 28(2): 445, f. 94. 1952.
17. **Mulinum leptacanthum** Phil., Anales Univ. Chile 85: 709. 1894.
18. **Mulinum lycopodioides** (Gaud.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella lycopodioides* Gaud., Ann. Sci. Nat. Paris 5: 105, t. 3. f. 1. 1825.

19. **Mulinum madreporicum** (Clos) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella madreporica* Clos in Gay, Fl. Chil. 3(1): 79. 1848-1849.
20. **Mulinum microphyllum** (Cav.) Pers., Syn. Pl. (Persoon) 1: 309. 1805. *Selinum microphyllum* Cav., Icon. 5: 59, t. 486, f. 2. 1799.
21. **Mulinum monanthum** (Clos) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella monantha* Clos in Gay, Fl. Chil. 3(1): 79. 1848-1849.
22. **Mulinum monteroi** (Martínez & Constance) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella monteroi* Martínez & Constance, Gayana Bot. 48:115-118, f. 1. 1991.
23. **Mulinum morenonis** (Kuntze) Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 7: 295. 1902. *Huanaca morenonis* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 113. 1898. *Diplaspis morenonis* (Kuntze) K. Schum., Bot. Jahresber. (Just). 26 (1): 367. 1900. *Azorella morenonis* (Kuntze) Macloskie, Rep. Princeton Univ. Exped. Patagonia, Botany 8: 629. 1905.
24. **Mulinum multifidum** (Ruiz & Pav.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Fragosa multifida* Ruiz & Pav. Fl. Peruv. 3: 27, t. 249, f. 2. 1802. *Azorella multifida* (Ruiz & Pav.) Pers. Syn. Pl. 1: 303. 1805.
25. **Mulinum plantagineum** (Speg.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella plantaginea* Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires Ser. 2º, 4: 292. 1902. *Azorella patagonica* Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires Ser. 2º, 4: 293. 1902, non *Mulinum patagonicum* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 48: 56. 1899, nec *Mulinum patagonicum* Gand., Bull. Soc. Bot. France 59: 710. 1913.
- Observación:* Al transferir *Azorella patagonica* Speg. a *Mulinum* Pers., el nombre correcto de la especie es *Mulinum plantagineum* (Speg.) Fernández & Calviño, dado que como ya existe el nombre *Mulinum patagonicum* Speg., el epíteto no está disponible.
26. **Mulinum pedunculatum** (Spreng.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Bolax pedunculatus* Spreng., Umbell. 10. 1818. *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias & Constance, Mem. New York Bot. Gard. 9: 172. 1955.
27. **Mulinum pulvinatum** (Wedd.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella pulvinata* Wedd., Chlor. And. 2: 194, t. 66, A. 1861.
28. **Mulinum selago** (Hook.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella selago* Hook. f. Pl. Antarct. 2: 284, t. 99. 1847.

- 29a.** *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. **var. spinosum**, Syn. Pl. 1: 309. 1805. *Selinum spinosum* Cav., Icon. 5: 59, t. 487, f. 1. 1799, non *Selinum spinosum* E.H.L. Krause, 1904. nom. illeg.
- 29b.** *Mulinum spinosum* **var. atacamense** Zech ex Fernández & Calviño.
- 29c.** *Mulinum spinosum* **var. hirsutum** (Phil.) Fernández & Calviño. *Mulinum hirsutum* Phil. Anales Univ. Chile 85: 708. 1894.
- 30a.** *Mulinum triacanthum* Griseb. **var. triacanthum**, Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen 19: 154. 1874. *M. spinosum* var. *triacanthum* (Griseb.) Kuntze f. *triacanthum* Kuntze. Revis. Gen. Pl. 3(3): 114. 1898.
- 30b.** *Mulinum triacanthum* **var. famatinense** (Wolff) Fernández & Calviño. *Mulinum famatinense* Wolff, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 441. 1921.
- 31.** *Mulinum trifoliolatum* (Clos) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Azorella trifoliolata* Clos in Gay, Fl. Chil. 3(1): 85, t. 30. f. 2. 1848-1849.
- 32.** *Mulinum trifurcatum* (Gaertn.) Fernández & Calviño, **comb. nov.** *Chamitis trifurcata* Gaertn., Fruct. Sem. Pl. 1: 95. 1788. *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Pers. Syn. Pl. 1: 303. 1805.
- 33.** *Mulinum ulicinum* Gillies & Hook., Bot. Misc. 1: 328, t. 64. 1830.
- 34.** *Mulinum valentini* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 48: 57. 1899.

**CONCLUSIONES**

Este es el primer estudio que contribuye a la sistemática del grupo *Azorella-Mulinum*, considerando a los géneros *Azorella*, *Laretia* y *Mulinum* en conjunto. Estos tres géneros, a pesar de la gran similitud morfológica vegetativa que presentan, nunca fueron tratados juntos por la importancia que se le ha dado al fruto en los distintos sistemas de clasificación de la familia Apiaceae. Sin embargo, con la realización de este trabajo queda clara la importancia de tratar al grupo en su conjunto para comprender la biología y la evolución de estas plantas de distribución principalmente andina.

Previo a poder realizar esto, se debió completar información sobre las características morfológicas, anatómicas y de distribución geográfica para la totalidad de las especies de *Mulinum* (Cap. 1) de una manera comparable a los trabajos realizados en *Azorella* (Martínez, 1989, 1991, 1995). Además, mediante el uso de herramientas estadísticas, estudios en el campo, observación de numerosos ejemplares de herbario y análisis filogenéticos moleculares, este trabajo permitió delimitar claramente a todas las especies de *Mulinum*, incluyendo varias cuyos límites eran confusos (Caps. 2-3). La integración de todos estos resultados permitió realizar una revisión taxonómica del género *Mulinum* (Cap. 4), reduciendo a 10 (de las 13 reconocidas según Martínez, 2008) el número total de especies. *Mulinum echinus* se sinonimiza con *M. spinosum* var. *spinosum*, *M. axilliflorum* se sinonimiza con *M. triacanthum* var. *triacanthum*, y *M. famatinense* pasa a ser una variedad de *M. triacanthum*. Además, se reconocen otros cinco sinónimos nuevos, y se crean dos variedades en *M. spinosum* (*M. spinosum* var. *atacamense* y *M. spinosum* var. *hirsutum*). Por último, con un conocimiento amplio e integrado de la morfología, anatomía y de estudios en el campo para el grupo *Azorella-Mulinum* en su totalidad, y contando con una filogenia molecular robusta a partir de datos del genoma del cloroplasto y del núcleo, se propuso la recircunscripción de los géneros *Azorella* y *Mulinum* (incluyendo *Laretia*). Esta nueva circunscripción eleva a 34 el número total de especies del género *Mulinum*, incorporando 23 especies consideradas en *Azorella* y a *Laretia acaulis*. El nombre *Mulinum* deberá ser propuesto para su conservación frente a *Fragosa*, se restablecen tres nombres de *Mulinum* y se proponen 21 nuevas combinaciones. Por otra parte, se reduce a tres el número de especies de *Azorella* (Cap. 5). Así, la nueva circunscripción de los géneros refleja linajes monofiléticos importantes por su distribución y dominancia en los Andes y en la estepa patagónica.

*Mulinum* recircunscripto es un género monofilético que se originó a partir de un ancestro común en el que probablemente surgió el hábito en cojín como una novedad evolutiva. Dentro de este género se reconocen informalmente tres linajes importantes: *Diversifolia*, *Trifurcata* y *Spinosum*. Cada uno de estos linajes tienen una coherencia en cuanto a su morfo-anatomía foliar, siendo las especies del grupo *Diversifolia* las que presentan características más mesomorfas en comparación con las especies de los grupos *Trifurcata* y *Spinosum*. El grupo *Diversifolia* incluye plantas con hojas planas, de consistencia cartácea a coriácea, ápices obtusos a redondeados, no punzantes, y esclerénquima ausente. Las especies de los grupos *Trifurcata* y *Spinosum* presentan características más xeromorfas, aunque mucho más acentuadas en el grupo *Spinosum*. El grupo *Trifurcata* incluye a plantas con hojas planas, crasas, más o menos rígidas, con segmentos de ápice agudo, mucronados, y esclerénquima siempre presente, asociado a los haces vasculares, mientras que las especies del grupo *Spinosum*, tienen hojas generalmente aciculares, rígidas y punzantes, con características anatómicas que incluyen mesófilo dorsiventral a céntrico, esclerénquima en posición central muy desarrollado, y una reducción de la superficie foliar expuesta.

*Azorella* recircunscripto es monofilético y se encuentra más emparentado con *Huanaca* y *Schizeilema* que con *Mulinum*. Las tres especies que comprenden al género *Azorella* son fáciles de reconocer por la morfología de las hojas y el tipo de indumento, y comparten la presencia de emergencias cilíndricas plumosas o escamosas, el margen laciniado de la base foliar, y el margen foliar frecuentemente involuto. Presentan características relacionadas con adaptaciones a ambientes xéricos que surgieron independientemente a las de *Mulinum* a partir de ancestros con características mesomorfas. En este género hay un claro ejemplo de especiación por hibridación estimado por conflicto entre filogenias nucleares y de cloroplasto. Así, se propone que *A. ameghinoi* tiene un origen híbrido.

Ahora que se dispone de una filogenia molecular robusta para el grupo *Azorella-Mulinum* y de una minuciosa revisión morfológica y anatómica de todas sus especies (Caps. 1-5, Martínez, 1989, 1991, 1995) fue posible plantear hipótesis acerca de la evolución del xeromorfismo en el grupo. Luego de finalizado el doctorado, se prevé continuar y profundizar los estudios en el grupo *Azorella-Mulinum* y dentro de la subfamilia *Azorelloideae* para corroborar las hipótesis. Estos estudios incluirán la datación

de las filogenias, el análisis de la evolución de los caracteres morfológicos y anatómicos relacionados con el xeromorfismo en relación a cambios en el ambiente, el clima y características edáficas, y la adquisición de características claves en la diversificación de *Azorella* y *Mulinum*.

**SISTEMÁTICA DE *AZORELLA-MULINUM* (AZORELLOIDEAE, APIACEAE)**

**REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

---

**REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Abraham de Noir, F., Bravo, S. & Abdale, R. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9: 140-150.
- Afifi, A.A. & Clark, V. 1990. *Computer-aided multivariate analysis*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, USA.
- Ancibor, E. 1980. Estudio anatómico de la vegetación de la puna de Jujuy. II. Anatomía de las plantas en cojín. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 19(1-2): 157-202.
- Andersson, L., Kocsis, M. & Eriksson, R. 2006. Relationships of the genus *Azorella* (Apiaceae) and other hydrocotyls inferred from sequence variation in three plastid markers. *Taxon* 55: 270-280.
- Antonelli, A. & Sanmartín, I. 2011. Mass Extinction, Gradual Cooling, or Rapid Radiation? Reconstructing the Spatiotemporal Evolution of the Ancient Angiosperm Genus *Hedyosmum* (Chloranthaceae) Using Empirical and Simulated Approaches. *Systematic Biology* 60(5):596–615.
- Areche, C., Loyola, L.A., Bórquez, J., Rovirosa, J. & San-Martín, A. 2008. Microbial transformation of the diterpene mulin-11,13-dien-20-oic acid by *Mucor plumbeus*. *Magnetic Resonance and Chemistry* 46: 765-768.
- Areche, C., Cejas, P., Thomas, P. & San-Martín, A. 2009. Triterpenoids from *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Pers and their effect against the enzyme acetylcholinesterase. *Química Nova* 32(8): 2023-2025.
- Arroyo, M.T.K., Primack, R. & Armesto, J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69(1): 82-97.
- Aubert, S., Boucher, F., Lavergne, S., Renaud, J. & Choler, P. 2014. 1914-2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpine Botany* 124: 59-71.
- Bailey, C.D. & Doyle, J.J. 1999. Potential Phylogenetic Utility of the Low-Copy Nuclear Gene *pistillata* in Dicotyledonous Plants: Comparison to nrDNA ITS and *trnL* Intron in *Sphaerocardamum* and Other Brassicaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 13(1): 20-30.

- Bailey, C.D., Price, R.A. & Doyle, J.J. 2002. Systematics of the Halimolobine Brassicaceae: Evidence from three loci and morphology. *Systematic Botany* 27(2): 318-332.
- Baillon, H.E. 1880. Umbelliferae. In: Baillon, H.E. (ed.), *Histoire Naturelle des plantes* 7: 84-256. Hachette, Paris.
- Barboza, G.E., Cantero, J.J., Nuñez, C., Pacciaroni, A. & Ariza Espinar, L. 2009. Medicinal plants: A general review and a phytochemical and ethnopharmacological screening of the native Argentine Flora. *Kurtziana* 34(1-2): 7-365.
- Barrera, V. & Palazzesi, L. 2007. Patagonian Vegetation Turnovers during the Paleogene-Early Neogene: Origin of Arid-Adapted Floras. *The Botanical Review* 73(1): 31-50.
- Barthlott, W., Neinhuis, C., Cutler, D., Ditsch, F., Meusel, I., Theisen, I. & Wilhelmi, H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126: 237-260.
- Baum, D.A., Yoon, H-S. & Oldham, R.L. 2005. Molecular evolution of the transcription factor *LEAFY* in Brassicaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 1-14.
- Bell, C. R. & Constance, L. 1957. Chromosome Numbers in Umbelliferae. *American Journal of Botany* 44(7): 565-572.
- Bell, C.R. & Constance, L. 1960. Chromosome Numbers in Umbelliferae II. *American Journal of Botany* 47(1): 24-32.
- Bell, C.R. & Constance, L. 1966. Chromosome Numbers in Umbelliferae III. *American Journal of Botany* 53(5): 512-520.
- Bell, C.R. 1971. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae or evidence for specialization in unspecialized flowers. In: Heywood, V.H. (ed.), *Biology and Chemistry of the Umbelliferae* 93-107. London, New York.
- Bentham, G. 1867. Umbelliferae. In: Bentham, G. & Hooker, J.D. (eds.), *Genera Plantarum* 1: 859-931. Reeve, London.
- Böcher, T.W. 1979. Xeromorphic leaf types, evolutionary strategies and tentative semophyletic sequences. *Biologiske Skrifter* 22: 1-77.
- Bórquez, J., Loyola, L.A., Morales, G., San-Martín, A., Roldán, R., Marquéz, N. & Muñoz, E. 2007. Azorellane Diterpenoids from *Laretia acaulis* inhibit Nuclear Factor-kappa B Activity. *Phytotherapy Research* 21: 1082-1086.

- Bórquez, J., Molina-Salinas, G.M., Loyola, L.A., San-Martín, A., Peña-Rodríguez, L.M. & Said-Fernández, S. 2011. A new azorellane diterpenoid from *Azorella madreporica*. *Natural Product Research: Formerly Natural Product Letters* 25(6): 653-657.
- Brito, I., Bórquez, J., Loyola, L.A. & López-Rodríguez, M. 2007. 5-Hydroxy-7-methoxy-4*H*-chromen-4-one. *Acta Crystallographica* E64: 285.
- Brito, I., Bórquez, J., Loyola, L.A., Cárdenas, A. & López-Rodríguez, M. 2008a. Methyl 5a-acetoxymethyl-3-isopropyl-8-methyl 1,2,3,3a,4,5,5a,6,7,10,10a,10bdodecahydro-7,10-endo-epidioxycyclohepta[e]indene-3a-carboxylate. *Acta Crystallographica* E64: 1209.
- Brito, I., Bórquez, J., Loyola, L.A., Cárdenas, A. & López-Rodríguez, M. 2008b. (3*S*,3a*S*,5a*S*,7*S*,8*S*,10a*S*,10b*R*)-7,8-Dihydroxy-3-isopropyl-5a,8-dimethyl-2,3,4,5,5a,6,7,8,10a,10b-decahydrocyclohepta[e]indene-3a(1*H*)-carboxylic acid. *Acta Crystallographica* E64: 1348-1349.
- Brummit, R.K. & Powell, C.E. 1992. *Authors of Plant Names: a List of Authors of Scientific Names of Plants, with Recommended Standard Forms of their Names, Including Abbreviations*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14(1-2): 1-50.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina, 2<sup>nd</sup> revised edition*. Washington DC: Serie de Biología Monografía 13, General Secretariat of the Organization of American States.
- Cabrera, H.M. 2002. Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 625-637.
- Calviño, C.I., Tilney, P.M., van Wyk, B.E. & Downie, S.R. 2006. A molecular phylogenetic study of southern African Apiaceae. *American Journal of Botany* 93: 1828-1847.
- Calviño, C.I. & Downie, S.R. 2007. Circumscription and phylogeny of Apiaceae subfamily Saniculoideae based on chloroplast DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 175-191.

- Calviño, C.I., Martínez, S.G. & Downie, S.R. 2008a. Morphology and biogeography of Apiaceae subfamily Saniculoideae as inferred by phylogenetic analysis of molecular data. *American Journal of Botany* 95(2): 196-214.
- Calviño, C. I., Martínez, S.G. & Downie, S.R. 2008b. The evolutionary history of *Eryngium* (Apiaceae, Saniculoideae): Rapid radiations, long distance dispersals, and hybridizations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 1129-1150.
- Calviño, C.I., Martínez, S.G. & Downie, S.R. 2010. Unraveling the taxonomic complexity of *Eryngium* L. (Apiaceae, Saniculoideae): Phylogenetic analysis of 11 non-coding cpDNA loci corroborates rapid radiations. *Plant Diversity and Evolution* 128(1-2): 137-149.
- Cavanilles, A.J. 1799. *Icones et descriptions plantarum, qua aut spont in Hispania crescunt, aut in hortis hospitantur* 5: 59, t. 487, f. 1.
- Cerceau-Larrival, M. 1971. Morphologie pollinique et correlations phylogenetiques chez les Umbelliferae. In: Heywood, V.H. (ed.), *Biology and Chemistry of the Umbelliferae* 93-107. London, New York.
- Chandler, G.T. & Plunkett, G.M. 2004. Evolution in Apiales: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony. *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 123- 147.
- Clos, D. 1848-1849. Umbelíferas. In: Gay, C. (ed.), *Historia física y política de Chile, Botánica* 3: 61-145. Santiago, Chile.
- Constance, L. 1965. Some subtractions from the Umbelliferae of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 52(3): 274-280.
- Constance, L., Chuang, T.I. & Bell, C.R. 1971. Chromosome numbers in Umbelliferae IV. *American Journal of Botany* 58(6): 577-587.
- Constance, L., Chuang, T.I. & Bell, C.R. 1976. Chromosome numbers in Umbelliferae IV. *American Journal of Botany* 63(5): 608-625.
- Constance, L. 1988. Umbelliferae. In: Correa, M.N. (ed.), *Flora Patagónica*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), 8(5): 310-379. Buenos Aires, Argentina.
- Cosa, M.T. & Dottori, N. 2012. Adaptaciones anatómicas de las plantas vasculares a la diversidad de ambientes. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

- Covas, G. & Schnack, B. 1946. Estudios cariológicos en Antófitas. II. *Revista Argentina de Agronomía* 14: 224-231.
- Damascos, M.A., Barthélémy, D., Ezcurra, C., Martínez, P. & Brion, C. 2008. Plant phenology, shoot growth, and branching pattern in *Mulinum spinosum* (Apiaceae), a cushion shrub of the arid Patagonian steppe of Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 1977-1988.
- De Candolle, A.P. 1830. Umbelliferae. In: de Candolle, A.P. (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 4: 55-250. Treüttel & Würtz, Paris, Francia.
- De Mösbach, E.W. 1992. *Botánica indígena de Chile*. Museo Chileno de Arte Precolombino. Fundación Andes, Chile.
- Diers, L. 1961. Der Anteil an Polyploiden in den Vegetationsgürteln der Westkordillere Perus. *Zeitschrift für Botanik* 49: 437-488.
- Dizeo de Strittmatter, C.G. 1980. Coloración con Violeta de Cresyl. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 19: 277-288.
- Dolphin, K., Belshaw, R., Orme, C.D.L. & Quicke, D.L.J. 2000. Noise and incongruence: Interpreting results of the incongruence length difference test. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 401-406.
- Downie, S.R., Ramanath, S., Katz-Downie, D.S. & Llanas, E. 1998. Molecular systematics of Apiaceae subfamily Apioideae: phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer and plastid *rpoCl* intron sequences. *American Journal of Botany* 85: 563-591.
- Downie, S.R. & Katz-Downie, D.S. 1999. Phylogenetic analysis of chloroplast *rps16* intron sequences reveals relationships within the woody southern African Apiaceae subfamily Apioideae. *Canadian Journal of Botany* 77: 1120-1135.
- Downie, S.R., Watson, M.F., Spalik, K. & Katz-Downie, D.S. 2000. Molecular systematics of Old World Apioideae (Apiaceae): relationships among some members of tribe Peucedaneae sensu lato, the placement of several island-endemic species, and resolution within the apioid superclade. *Canadian Journal of Botany* 78: 506-528.
- Downie, S.R., Spalik, K., Katz-Downie, D.S. & Reduron, J-P. 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences. *Plant Diversity and Evolution* 128(1-2): 111-136.

- Drude, C.G.O. 1897-1898. Umbelliferae. In: Engler, A. & Prantl, K. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3(8): 63-250. Leipzig, Germany.
- Duputié, A., Salick, J. & McKey, D. 2011. Evolutionary biogeography of *Manihot* (Euphorbiaceae), a rapidly radiating Neotropical genus restricted to dry environments. *Journal of Biogeography* 38: 1033-1043.
- Echegaray, D.S. 1881. Umbelíferas. In Hieronymus, G. (ed.), *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*. 4: 26-29, Córdoba, Argentina.
- Estomba, D., Ladio, A. & Lozada, M. 2005. Plantas medicinales utilizadas por una comunidad mapuche en las cercanías de Junín de los Andes, Neuquén. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 4: 107-112.
- Evans, R.C., Alice, L.A., Campbell, C.S., Kellogg, E.A. & Dickinson, T.A. 2000. The Granule-Bound Starch Synthase (GBSSI) Gene in the Rosaceae: Multiple Loci and Phylogenetic Utility. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(3): 388-400.
- Fahn, A. 1985. Anatomía vegetal. Ediciones Pirámide S. A. Madrid, España.
- Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C.I. 2014. *Mulinum ulicinum* (Azorelloideae, Apiaceae), nueva cita para Chile. *Gayana Botánica* 71(2): 278-280.
- Farris, J.S., Källersjö, M., Kluge, A.G. & Bult, C. 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Ferreira, M., Ezcurra, C. & Clayton, S. 2006. *Flores de Alta Montaña de los Andes Patagónicos*. 1era ed., L.O.L.A. Buenos Aires.
- Forcone, A.E. & Ayestrán, M.G. 1996. Anatomía foliar de cinco especies patagónicas de *Mulinum* (Apiaceae). *Darwiniana* 34(1-4): 121-132.
- Gaertner, J. 1788. De Fructibus et Seminibus Plantarum: accedunt seminum centuriae quinque priores cum tabulis Aeneis, tomo I. Tübingen, Germany.
- Gay, C. 1848-1849. Botánica. Historia Física y Política de Chile. Umbelíferas. Vol. 3, pp. 61-145. Museo de Historia Natural de Santiago, Santiago, Chile.
- Gillies, J. 1830. Umbelliferae. In: Hooker, W.J. (ed.), *Botanical Miscellany* 1: 323-335. London.

- Grisebach, A.H.R. 1874. Umbelliferae. In: Grisebach, A.H.R (ed.), *Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen* 19: 153-156. Göttingen, Germany.
- Glodey, E.J. 1964. Breeding systems in New Zealand plants. Sex ratios in some natural populations. *New Zealand Journal of Botany* 2: 205-212.
- Hair, J.B. 1980. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora-21 Umbelliferae (miscellaneous genera). *New Zealand Journal of Botany* 18: 599-562.
- Hall, T. 1999. BioEdit. Biological sequence alignment editor for Win95/98/NT/2K/XP. Versión 6.0.7.
- Hegnauer, R. 1971. Chemical patterns and relationships of Umbelliferae. In: Heywood, V.H. (ed.), *Biology and Chemistry of the Umbelliferae* 93-107. London, New York.
- Henderson, A. 2006. Traditional morphometrics in plant systematics and its role in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 103-111.
- Heusser, C.J. 1971. Pollen and Spores of Chile. Modern types of the Pteridophyta, Gymnospermae, and Angiospermae. The University of Arizona Press. Tucson.
- Hijmans R.J., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrantes, I. & Rojas, E. 2009. DIVA-GIS 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribution data. [<http://www.diva-gis.org>].
- Hiroe, M. 1979. *Mulinum*. In: Hiroe, M. (ed.), *Umbelliferae of World*. 1728-1732. Japan.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H. & Barnett, L.C. 1990. Index herbariorum. New York Botanical Garden, New York, New York, USA. [<http://sweetgum.nybg.org/ih/>].
- Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. 2001. MrBayes: bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Johnston, I.M. 1928. The Botanical activities of Thomas Bridges. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 81: 98-106.
- Jury, S.L. 1996. Pollination and dispersal in Mediterranean umbellifers. *Bocconea* 5: 193-199.
- Katz-Downie, D.S., Valiejo-Roman, C.M., Terentieva, E.I., Troitsky, A.V., Pimenov, M.G., Lee, B. & Downie, S.R. 1999. Towards a molecular phylogeny of Apiaceae subfamily Apioideae: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 216: 167-195.

- Kunth, 1821. Umbelliferae. In: Bompland, A.J.A. & Humboldt, F.W.H.A. von (eds.), *Nova genera et species plantarum* 5: 12-35.
- Kuntze, C.E.O. 1891-1893. Umbelliferae. In: Kuntze, C.E.O. (ed.), *Revisio generum plantarum* 3(2): 110-115. New York, USA.
- Lamarck, J-B. 1783-1785. *Azorella*. In Lamarck, J-B. (ed.), *Encyclopédie Méthodique*. Botanique 1(1): 344. Liège, Paris.
- Legendre, L. & P. Legendre. 1983. Numerical ecology. Elsevier Scientific, Amsterdam.
- Loyola, L.A., Morales, G., de la Torre, M.C., Pedreros, S. & Rodríguez, B. 1990a. 17-acetoxymulinic acid, a rearranged diterpenoid from *Mulinum crassifolium*. *Phytochemistry* 29(12): 3950-3951.
- Loyola, L.A., Morales, G., Rodríguez, B., Jiménez-Barbero, J., de la Torre, M.C., Perales, A. & Torres, M.R. 1990b. Mulinic and isomulinic acids. Rearranged diterpenoids with new carbon skeleton from *Mulinum crassifolium*. *Tetrahedron* 46: 5413-5420.
- Loyola, L.A., Bórquez, J., Morales, G. & San Martín, A. 1996. Acid, a diterpenoid from *Mulinum crassifolium*. *Phytochemistry* 43(1): 165-168.
- Loyola, L.A., Bórquez, J., Morales, G. & San Martín, A. 1997a. Mulinol, a diterpenoid from *Azorella compacta*. *Phytochemistry* 45: 1465-1467.
- Loyola, L.A., Bórquez, J., Morales, G. & San Martín, A. 1997b. Diterpenoids from *Azorella compacta*. *Phytochemistry* 44: 649-651.
- Loyola, L.A., Bórquez, J., Morales, G. & San Martín, A. 2000. Mulinane-type diterpenoids from *Laretia acaulis*. *Phytochemistry* 53(8): 961-963.
- Loyola, L.A., Bórquez, J., Morales, G., Araya, J., González, J., Neira, I., Sagua, H. & San Martín, A. 2001. Diterpenoids from *Azorella yareta* and their trichomonocidal activities. *Phytochemistry* 56: 177-180.
- Loyola, L.A., Bórquez, J., Morales, G., San Martín, A., Manríquez, V., Boys, D. & Darias, J. 2002. Yaretol, a Norditerpenoid from *Azorella madreporica*. *Journal of Natural Products* 65(11): 1678-1680.
- Loyola, L.A., Bórquez, J., Morales, G., San Martín, A., Darias, J., Flores, N. & Giménez, A. 2004. Mulinane-type diterpenoids from *Azorella compacta* display antiplasmodial activity. *Phytochemistry* 65: 1931-1935.

- Macloskie, G. 1905. Umbelliferae. In: Scott, W.B. (ed.), *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1869-1899*, 8(2) Botany: 619-643. Stuttgart, Alemania.
- Magee, A.R., Calviño, C.I., Liu, M.R., Downie, S.R., Tilney, P.M. & van Wykl, B-E. 2010. New tribal delimitations for the early diverging lineages of Apiaceae subfamily Apioideae. *Taxon* 59(2): 567-580.
- Mares, M.A., 1985. Mammal faunas of xeric habitats and the Great American Interchange. In: Stheli, F., Webb, S.D. (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, pp. 489-520.
- Martínez, S. 1989. El género *Azorella* (Apiaceae-Hydrocotoideae) en la Argentina. *Darwiniana* 29(1-4): 139-178.
- Martínez, S. 1991. Revisión del género *Azorella* (Apiaceae). Tesis para optar al título de Doctora en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Martínez, S. 1995. Caracteres foliares xeromorfos en *Azorella* (Apiaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 30: 167-181.
- Martínez, S. 1999. Apiaceae. In: Zuloaga, F.O. Morrone, O. (eds.), *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 74: 1056-1090. St. Louis, USA.
- Martínez, S. 2003. Umbelliferae. In: Kiesling, R. (ed.), *Flora de San Juan*. 2: 214-234. Argentina.
- Martínez, S. 2008. Apiaceae. In: Zuloaga, F.O., Morrone, O. & Belgrano, M.J. (eds.), *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur*. Volumen 2. Dicotyledoneae: Acanthaceae-Fabaceae. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, USA.
- Mason-Gamer, R.J. & Kellogg, E.A. 1996. Testing for phylogenetic conflict among molecular data sets in the tribe Triticeae (Gramineae). *Systematic Biology* 45: 524-545.
- Mathias, M. & Constance, L. 1962a. A revision of *Asteriscium* and some related hydrocotyloid Umbelliferae. *University of California Publications in Botany* 33: 99-184.

- Mathias, M. & Constance, L. 1962b. Umbelliferae. In: Mathias, M. & Constance, L. (eds.), *Flora of Peru*. Botanical series, Field Museum of Natural History, 13(V-A, 1): 1-97. Chicago, USA.
- Mathias, M. & Constance, L. 1965. A revision of the genus *Bowlesia* Ruiz et Pav. (Umbelliferae-Hydrocotyleae) and its relatives. *University of California Publications in Botany* 38: 1-73.
- Mathias, M. & Constance, L. 1971. A first revision of *Huanaca* (Umbelliferae-Hydrocotyloideae). *Kurtziana* 6: 7-23.
- McNeill, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme van Reine, W.F., Smith, G.F., Wiersema, J.H. & Turland, N. (eds. & comps.) 2012. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code): Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011*. Regnum Vegetabile 154. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Medcalc Software 2005-2010. DIGIMIZER image analysis software package, version 3.7.0.
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons I*. Oxford, Clarendon Press.
- Miller, M.A., Schwartz, T. & Pfeiffer, W. 2012. The CIPRES Science Gateway V.3.1. [http://www.phylo.org/sub\\_sections/portal](http://www.phylo.org/sub_sections/portal).
- Molina-Salinas, G.M., Bórquez, J., Ardiles, A., Said-Fernández, S., Loyola, L.A., San-Martín, A., González-Collado, I. & Peña-Rodríguez, L.M. 2010. Antituberculosis activity of natural and semisynthetic azorellane and mulinane diterpenoids. *Fitoterapia* 81: 50-54.
- Montenegro, G., Segura, B., Saenger, R. & Mujica, A. M. 1981. Xeromorfismo en especies arbustivas del matorral chileno. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 14: 71-83.
- Moore, D.M. 1967. Chromosome numbers of Falkland islands angiosperms. *British Antarctic Survey Bulletin* 14:69-82.
- Moore, D.M. 1971. Chromosome studies in the Umbelliferae. In: Heywood, V.H. (ed.), *Biology and Chemistry of the Umbelliferae* 233-247. London, New York.

- Moreno, F.P. 1876-1877. Viaje a la Patagonia Austral. Ediciones Solar, Buenos Aires.
- Moreno, F.P. 1897. Apuntes preliminares sobre una excursión a los territorios del Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz. Talleres de publicaciones del Museo de La Plata. La Plata.
- Munizaga, C. & Gunckel, H. 1958. Notas etnobotánicas del pueblo atacameño de Socaire. Centro de estudios antropológicos, Universidad de Chile.
- Muñoz, O., Montes, M. & Wilkomirsky, T. 1999. *Plantas medicinales de uso en Chile. Química y Farmacología*, 2da ed., Editorial Universitaria, Chile.
- Nicola, M.V., Johnson, L.A. & Pozner, R. 2014. Geographic Variation among Closely Related, Highly Variable Species with a Wide Distribution Range: the South Andean-Patagonian *Nassauvia* subgenus *Strongyloma* (Asteraceae, Nassauvieae). *Systematic Botany* 39(1): 331-348.
- Nicolas, A.N. & Plunkett, G.M. 2009. The demise of subfamily Hydrocotyloideae (Apiaceae) and the re-alignment of its genera across the entire order Apiales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 134-151.
- Nicolas, A.N. & Plunkett, G.M. 2012. Untangling generic limits in *Azorella*, *Laretia*, and *Mulinum* (Apiaceae: Azorelloideae): Insights from phylogenetics and biogeography. *Taxon* 61(4): 826-840.
- Niemeyer, H.M. 1995. Biologically Active Compounds from Chilean Medicinal Plants. In: Arnason, J.T., Matta, R. & Romeo, J.T. (eds.), *Phytochemistry of Medicinal Plants*. 29: 137-159. New York.
- Nylander, J.A.A. 2004. MrModeltest v2. Program distributed by the author. Uppsala: Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Ochoa, J., Seoane, N. & Bidinost, F. 2003. El problema del neneo en Patagonia: una aproximación fitoquímica. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 38: 213.
- Olsen, K.M. & Schaal, B.A. 1999. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 5586-5591.
- Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.

- Padin, A.L. Calviño, C.I. & Ezcurra, C. 2013. Sistemática molecular y evolución del género *Chuquiraga* (Asteraceae). Trabajo Final de Licenciatura en Ciencias Biológicas.
- Padin, A.L., Calviño, C.I. & Ezcurra, C. 2014. Molecular Phylogeny of *Chuquiraga* (Asteraceae): Infrageneric Classification and Generic Affinities. *Systematic Botany*, in press.
- Pearson, K. 1896. Mathematical contributions to the theory of evolution: III. Regression, heredity, and panmixia. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 187: 253-318.
- Persoon, C.H. 1805. *Mulinum*. In: Persoon, C.H. (ed.), *Synopsis Plantarum*, seu enchiridium botanicum. 2: 309. Paris, Francia.
- Philippi, R.A. 1860. Umbelliferae. In: Philippi, R.A. (ed.), *Florura Atacamensis: Viaje al desierto de Atacama*. 198-200. Santiago. Chile.
- Philippi, R.A. 1864. *Mulinum*. In: Philippi, R.A. (ed.), *Linnaea: Ein Journal für die Botanik in ihrem ganzen Umfange*. 33: 90. Berlín, Alemania.
- Philippi, R.A. 1893-1894. Umbelliferae. In: Philippi, R.A. (ed.), *Plantas nuevas chilenas. Anales de la Universidad de Chile, Memorias Científicas y Literarias* 707-710. Santiago, Chile.
- Pimenov, M.G. & Leonov, M.V. 1993. The genero of the Umbelliferae: a nomenclator. Royal Botanical Gardens, Kew, United Kingdom.
- Plunkett, G.M., Soltis, D.E. & Soltis, P.S. 1996. Evolutionary patterns in Apiaceae: inferences based on *matK* sequence data. *Systematic Botany* 21: 477-495.
- Plunkett, G.M. & Downie, S.R. 1999. Major lineages within Apiaceae subfamily Apioideae: a comparison of chloroplast restriction site and DNA sequence data. *American Journal of Botany* 86(7): 1014-1026.
- Plunkett, G.M., Chandler, G.T., Lowry II, P.P., Pinney, S.M. & Sprenkle, T.S. 2004. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification. *South African Journal of Botany* 70: 371- 381.
- Pontiroli, A. 1965. Umbelíferas. In: Cabrera, A.L. (ed.), *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Tomo IV, parte 4a. Colección Científica del INTA, Buenos Aires, Argentina.

- Posada, D. & Buckley, T.R., 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: Advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology* 53: 793- 808.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici* 3: 453-622.
- Ragonese, A.M. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana* 30(1-4): 1-10.
- Rahn, A. 1960. Chromosome numbers in some South American angiosperms. *Botanisk Tidsskrift* 56(2): 117-127.
- Rambaut, A. & Drummond, A.J. 2007. Tracer, version 1.4. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Rauh, W. 1939. Über polsterformigen Wuchs. *Nova Acta Leopoldina* 7: 267-508.
- Reiche, K. 1899. Zur Kenntnis einiger chilenischer Umbelliferen-Gattungen. In: Engler, A. (ed.), *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 28:1-17. Leipzig, Alemania.
- Reiche, K. 1902. Flora de Chile. Umbelíferas, 3: 46-121. Santiago, Chile.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 14: 223-225.
- Richards, A.J. 1997. *Plant breeding systems*. 2<sup>nd</sup> ed. Chapman & Hall, London.
- Riederer, M. & Shreiber, L. 2001. Protecting against wáter loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal of Experimental Botany* 52(363): 2023-2032.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J. & Teslenko, M. 2011. Draft MrBayes version 3.2 Manual: Tutorials and Model Summaries. <http://mrbayes.net>.
- Rotondi, A., Rossi, F., Asunis, C. & Cesaraccio, C. 2003. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean Ecology* 4: 25-35.
- Ruiz, H. & Pavón, J. 1794. *Florae Peruvianaee, et Chilensis Prodromus, sive novorum generum plantarum peruvianarum, et chilensium descriptiones et icones*. Madrid, España.
- Ruiz, H. & Pavón, J. 1802. *Florae Peruvianaee, et Chilensis, sive descriptiones, et icones, plantarum peruvianarum, et chilensium, tomo III*, Madrid, España.
- Seelanan, T., Schnabel, A. & Wendel, J.F. 1997. Congruence and consensus in the cotton tribe (Malvaceae). *Systematic Botany* 22: 259-290.

- Seoane, N.F., Ochoa, J., Borrelli, L., Severino, M.E., Taddeo, H., Giraudo, C. & Andrade Gamboa, J. 2011. *Mulinum spinosum* y la carne de cordero: detección de su presencia en ovinos vivos. *Archivos de Zootecnia* 60(230): 283-292.
- Schlechtendal, D.F.L von. 1856. *Fragosa*. In: Schlechtendal, D.F.L von. (ed.), *Linnaea* 28: 478-479.
- Shapiro, S.S. & Wilk, M.B. 1965. Analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52: 591-611.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Beck, J.T., Farmer, S.B., Liu, W., Miller, J., Siripun, K.C., Winder, C.T., Schilling, E.E. & Small, R.L. 2005. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 92: 142-166.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E. & Small, R. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275-288.
- Shields, L.M. 1950. Leaf Xeromorphy as Related to Physiological and Structural Influences. *The Botanical Review* 16: 399-447.
- Shinozaki, K., Ohme, M., Tanaka, M., Wakasugi, T., Hayashida, N., Matsubayashi, T., Zaita, N., Chunwongse, J., Obokata, J., Yamaguchi-Shinozaki, K., Ohto, C., Torazawa, K., Meng, B.Y., Sugita, M., Deno, H., Kamogashira, T., Yamada, K., Kusuda, J., Takaiwa, F., Kato, A., Tohdoh, N., Shimada, H., & Sugiura, M. 1986. The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression. *EMBO Journal* 5: 2043-2049.
- Siegel, S. & Castellan, N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2° edition. McGraw Hill International, Singapore.
- Skottsberg, C.J.F. 1916. *Mulinum*. In: Skottsberg, C.J.F. (ed.), *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 56(5): 278-280. Estocolmo, Suecia.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. Biometry. 3° edition. Freeman, New York.
- Soltis, D.E. & Kuzoff, R.K. 1995. Discordance between Nuclear and Chloroplast Phylogenies in the Heuchera Group (Saxifragaceae). *Evolution* 49(4): 727-742.
- SPAD. 2002. Version 5.5. Decisia, Suresnes, France. <http://www.cisia.com>.

- Spalik, K., Wojewodzka, A. & Downie, S.R. 2001. The evolution of fruit in Scandiceae subtribe Scandicinae (Apiaceae). *Canadian Journal of Botany* 79: 1358-1374.
- Spegazzini, C.L. 1899. *Mulinum*. In: Spegazzini, C.L. (ed.), *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 48: 55-58. Buenos aires, Argentina.
- Stamatakis A. 2014. RAxML version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312-1313.
- Stat Soft. Inc. 2004. STATISTICA, data analysis software system, version 7.  
<http://www.statsoft.com>.
- Steinke, L.R., Premoli, A.C., Souto, C.P. & Hedrén, M. 2008. Adaptive and neutral variation of the resprouter *Nothofagus antarctica* growing in distinct habitats in north-western Patagonia. *Silva Fennica* 42(2): 177-188.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*: phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), Version 4.0 b10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Systematics Association Committee for the Descriptive Biological Terminology. 1962. II. Terminology of simple symmetrical plane shapes (Chart 1). *Taxon* 11: 145-156.
- Tabachnik, B.G. & Fidell, L.S. 2001. Using multivariate statistics. Ed. 4. Boston: Allyn and Bacon.
- Ting, W.S., Tseng, CH.C. & Mathias, M.E. 1964. A survey of pollen morphology of Hydrocotyloideae (Umbelliferar). *Pollen et Spores* 6: 479-514.
- Tseng, CH.C. 1967. Anatomical studies of flower and fruit in the Hydrocotyloideae (Umbelliferae). *University of California Publications in Botany* 42: 1-59.
- Van Wyk, B-E., Tilney, P.M., & Magee, A.R. 2013. African Apiaceae: a synopsis of the Apiaceae/Umbelliferar of Sub-Saharan Africa and Madagascar. Briza Academic Books. Pretoria, South Africa.
- Villagrán, C., Castro, V., Sanchez, G., Romo, M., Latorre, C. & Hinojosa, L.F. 1998a. La tradición surandina del desierto: Etnobotánica del área del Salar de Atacama (Provincia de El Loa, Región de Antofagasta, Chile). *Estudios atacameños* 16: 7-105.
- Villagrán, C., Castro, V. & Sanchez, G., 1998b. Etnobotánica y Percepción del Paisaje en Caspana (Provincia de El Loa, Región de Antofagasta, Chile): ¿Una cuña atacameña en el Loa Superior?. *Estudios atacameños* 16: 107-170.

- Webb, C.J. 1979. Breeding Systems and the Evolution of Dioecy in New Zealand Apioid Umbelliferae. *Evolution* 33(2): 662-672.
- Webb, C.J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. *New Zealand Journal of Botany* 19:335-338.
- Weddell, H.A. 1857. *Chloris Andina*. Umbelliferae. Vol. 2, pp. 186-206. Bertrand, Paris, Francia.
- Whitfield, J.B. & Lockhart, P.J. 2007. Deciphering ancient rapid radiations. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 258-265.
- Wilgenbusch, J.C., Warren D.L. & Swofford, D.L. 2004. AWTY: A system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetic inference. Website <http://ceb.csit.fsu.edu/awty>.
- Winer, B., Brown, D. & Michels, K. 1991. *Statistical Principles in Experimental Design*. 3<sup>o</sup> edition. McGraw Hill International, Singapore.
- Wolff, 1921. *Mulinum*. In: Fedde, F. (ed.), *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*. Centralblatt für Sammlung und Veröffentlichung von Einzeldiagnosen neuer Pflanzen 17: 441. Berlín, Alemania.
- Yokota, Y., Kawata, T., Iida, Y., Kato, A. & Tanifuji, S. 1989. Nucleotide sequences of 5.8S rRNA gene and internal transcribed spacer regions in carrot and broad bean ribosomal DNA. *Journal of Molecular Evolution* 29: 294-301.
- Zech, J.C. 1992. Systematics of the genus *Mulinum* Pers. (Apiaceae, Hydrocotyloideae, Mulineae). PhD dissertation, The Ohio State University, Ohio, USA.
- Zech, J.C. 1995. Nomenclatural novelties on *Mulinum* (Apiaceae). *Kurtziana* 24: 192.
- Zech, J.C. 1999. Flavonoid Distribution of *Mulinum* (Apiaceae, Hydrocotyloideae, Mulineae). *Brittonia* 51(4): 415-421.