



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Estudios evolutivos y sistemáticos en el género**  
***Tristagma* (Amaryllidaceae)**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el  
área de **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Lic. Agustina Belén Sassone**

Directora de Tesis: Dra. Liliana M. Giussani

Directora Asistente: Dra. Silvia Arroyo-Leuenberger

Consejera de Estudios: Dra. Sara Maldonado

Instituto de Botánica Darwinion (ANCEFN-CONICET)

Buenos Aires, Marzo 2017

Fecha de defensa: 13/03/2017

# Estudios evolutivos y sistemáticos en el género *Tristagma* (Amaryllidaceae)

## RESUMEN

La circunscripción del género *Tristagma* Poepp. ha sido controversial desde su descripción; así, sus especies fueron consideradas en diversos géneros de la subfamilia Allioideae y hasta el momento, el número de especies que incluye es incierto. El objetivo de esta tesis es presentar un estudio integral de *Tristagma* y géneros afines, con el fin de contribuir a un mejor conocimiento de la subfamilia.

A partir de estudios morfológicos, filogenéticos y una completa revisión bibliográfica se propone una nueva circunscripción para la tribu Leucocoryneae, incluyendo 6 géneros. Para caracterizar morfológicamente a las especies de *Tristagma* y diferenciarlas de géneros afines, se midieron 61 caracteres morfológicos en 190 individuos de *Tristagma* y se sumaron a una matriz previamente publicada de 141 especímenes de otros géneros de la tribu. Los análisis realizados logran diferenciar a *Tristagma* de sus géneros afines, y dentro del género se logran distinguir 3 asociaciones de especies, y caracteres diagnósticos para diferenciar las especies entre sí.

Mediante un análisis filogenético molecular, sobre la base de secuencias de ADN, se estudiaron las relaciones de parentesco dentro la tribu Leucocoryneae. Se corrobora por primera vez la monofilia de todas las especies de los géneros *Beuverdia* e *Ipheion* y de 6 especies de *Tristagma*. Al analizar de manera individual el marcador nuclear ITS, *Tristagma* resultó ser monofilético, aunque resulta parafilético en los análisis combinados (ITS+cpDNA), siendo necesaria la inclusión de *Ipheion* para lograr la monofilia del mismo. En base a estos resultados y los caracteres morfológicos asociados se decide mantener a los géneros *Ipheion* y *Tristagma* como entidades independientes.

Asimismo, como resultado de los distintos enfoques utilizados se concluye que *Tristagma* consta de 12 especies caracterizadas por una inflorescencia uni o pluriflora, las flores presentan tépalos fusionados formando un tubo y los filamentos estaminales se encuentran dispuestos en dos series. Se presenta la revisión del género *Tristagma* y las especies que lo componen con una completa descripción de cada especie, una discusión sobre su taxonomía y nomenclatura, ilustraciones, y distribución geográfica de cada una.

Palabras clave: análisis multivariados, distribución, filogenia, morfología, taxonomía.

# Evolutionary and systematic studies in genus *Tristagma* (Amaryllidaceae)

## ABSTRACT

The circumscription of genus *Tristagma* Poepp. has been controversial since its description, so *Tristagma* species have been considered under different genera of subfamily Allioideae. The aim of this thesis is to present a multidisciplinary study of *Tristagma*, in order to define the number of species, contributing to a better knowledge of the subfamily.

Based on morphological, phylogenetic and a complete bibliographic revision, a new circumscription of tribe Leucocoryneae is proposed, including 6 genera. In order to characterize morphologically *Tristagma* species and differentiate them from related genera, 61 morphological characters were analyzed in 190 specimens of *Tristagma* and they were also added to a previously published matrix of 141 individuals of other genus of the tribe. The multivariate analyses performed distinguish 3 complexes of species.

From a molecular phylogenetic analysis based on DNA sequences, the relationships within tribe Leucocoryneae were explored. For the first time monophyly of *Beuaverdia* and *Ipheion* species is corroborated. Exploring molecular marker ITS, *Tristagma* resolve as monophyletic and the combined analysis supports *Tristagma* as paraphyletic being necessary the inclusion of *Ipheion* to be considered as a monophyletic genus. Based on these results and the associated morphological characters, *Tristagma* and *Ipheion* are considered as independent entities.

Furthermore, as a result of the different studies performed it is concluded that *Tristagma* is composed of 12 species and characterized by uni or plurifloral inflorescences, flowers with fused tepals forming a tube, and staminal filaments disposed in two series. The revision of the genus is here presented with the circumscription of each species, description and illustrations and geographic distribution of each of them.

Key words: multivariate analysis, biogeography, phylogeny, morphology, taxonomy.

# Agradecimientos

La realización de esta tesis doctoral fue gracias al apoyo y confianza de muchas personas e instituciones, a las cuales agradezco y muy sintéticamente paso a detallar a continuación:

En primer lugar a mis directoras, por su constante apoyo, confianza y por transmitir su pasión por lo que hacen. Gracias por alentarme a crecer y ayudarme en todo lo que emprendí, a diario pienso que sin su compañía, sin sus valores, hubiera sido muy difícil el camino del doctorado. Lili, gracias por tu cariño maternal, por sostenerme cuando no era fácil mantenerse, por aconsejarme y sobre todo por ayudarme a crear mis alas para poder volar. Sil te agradezco por mostrarme otros mundos, apoyarme, cuidarme y por sobre todo por compartir todo tu conocimiento conmigo, el botánico pero en especial el que te fue dando la vida. No me van a alcanzar nunca las palabras de agradecimiento para ambas.

Al Dr. Fernando Zuloaga, Director del Instituto de Botánica Darwinion, por permitirme trabajar en el Instituto, apoyarme y abrirme puertas para crecer en el mundo académico.

A la Academia Nacional de Ciencias, por financiar la primer parte del Doctorado y alentarme a seguir mi vocación científica.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por financiar la beca de posgrado de finalización de Doctorado.

A la Agencia Nacional de Promoción científica por el subsidio otorgado a la Dra. Liliana Giussani, préstamo BID-PICT 2013 0298.

A “National Geographic” que a través de su programa “Young Explorer Grant” me permitió realizar 2 viajes de colección que fueron parte de esta tesis.

A “International Association for Plant Taxonomy” (IAPT) por financiar un viaje de colección en búsqueda de *Tristagma*.

Al programa de becas ALEARG (DAAD-Ministerio de Educación) que me dio la posibilidad de trabajar en el “Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem” junto a la Dra. Silvia Arroyo-Leuenberger, así como conocer otra sociedad y vivir experiencias laborales y personales muy redituables.

Al Dr. David Hunt y la Dra. Silvia Arroyo-Leuenberger quienes me ayudaron económicamente a cumplir el sueño de conocer los herbarios británicos. Asimismo, estoy en deuda con David por su lucha con el idioma para que nuestros manuscritos quedaran bien. Gracias!

A mi familia, por acompañarme y ayudarme siempre, por darme la posibilidad de estudiar, por motivarme a seguir y especialmente por cuidarme y por dejarme ser libre.

Al Dr. Roberto Kiesling por acompañarme y enseñarme tanto durante los viajes de campaña, y en especial por el buen humor y sonrisa que lo caracterizan.

Al grupo R, que sin ellos esta tesis no hubiera sido tan bella y por las ganas de seguir adelante siempre.

Muy especialmente a la Dra. Alicia López por todo, ayudarme, sostenerme, acompañarme y apoyarme en todo este proceso.

A mis compañeros de sala, que fueron muchos, por el aliento y el aguante, en especial a las compañeras durante la escritura: Marce, Caro y Juli.

A mis amigos biólogos, por seguir de cerca los pasos que fui dando y ayudarme en la lucha diaria, hicieron más liviano el camino cuando se hacía cuesta arriba: Marti, Agus, Juanjo, Lu y Flor.

A mis amigos y compañeros del Darwinion, por las palabras de aliento, todos los mimos recibidos y abrazos.

En especial a Juli por el apoyo cotidiano, por las catarsis conjuntas y por tantos momentos compartidos.

A Caro Godoy por ayudarme con el capítulo de distribución, alentarme y estar siempre para mí.

A todos los amables colegas que coleccionaron Alliaceas para que esta tesis pudiera llevarse a cabo, en especial a todos los viajes realizados para el Instituto de Botánica Darwinion.

A Horacio, Silvana, Marieta, Sabina por su apoyo y ayuda en los viajes de colección.

A Inelia, Maritza y Alicia de la Universidad de Concepción por su valiosa ayuda durante la tesis.

A Carlos D'Alfonso y Rosa Scaramuzzino de la Universidad de Azul, por su ayuda en las colecciones de *Ipheion*.

A Carlos Villamil y Daniel Testoni, por sus valiosas observaciones y ayuda en la colección de ejemplares.

A Lorena Flores y a John y Anita Watson por su ayuda en el conocimiento de las Alliaceas chilenas.

A Alberto Castillo por alentar este trabajo y compartir con nosotras su hermoso Jardín Botánico.

A todos los curadores de herbarios citados en esta tesis y a todo el personal que colaboró conmigo para resolver los conflictos taxonómicos y nomenclaturales que surgieron.

A mis amigos no biólogos, por el esfuerzo que ponen para entender lo que hago y los sentimientos que me producen.... gracias por estar siempre en cada etapa: Eri, Yani, Flori, Marian, Pau, Marus y Romi.

A todos aquellos que contribuyen al conocimiento construyendo manuales, blogs para la utilización de R y LatEX, en particular: <http://biologyr.com/> y <http://minisconlatex.blogspot.com/>, fueron de enorme ayuda para el desarrollo de esta tesis.



# Dedicatoria

*Dedicado a  
mi inspiradora: Prof. Rosa Guaglianone  
y a mi familia y amigos*

# Índice general

<b>Resumen</b>	<b>I</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>III</b>
<b>Lista de figuras</b>	<b>XV</b>
<b>Lista de tablas</b>	<b>XVI</b>
<b>Introducción General</b>	<b>1</b>
Objetivo general . . . . .	3
Objetivo específicos . . . . .	3
<b>I La tribu Leucocoryneae</b>	<b>5</b>
<b>1. Taxonomía de la tribu Leucocoryneae</b>	<b>6</b>
Introducción . . . . .	7
Clasificación de la subfamilia Allioideae . . . . .	7
Características generales de la subfamilia Allioideae . . . . .	9
La tribu Leucocoryneae . . . . .	10
Materiales y Métodos . . . . .	11

Resultados . . . . .	12
Descripción de los géneros de la tribu Leucocoryneae . . . . .	16
Discusión . . . . .	21
<b>II Circunscripción del género <i>Tristagma</i></b>	<b>23</b>
<b>2. Posición de <i>Tristagma</i> en el contexto filogenético de la tribu Leucocoryneae</b>	<b>24</b>
Introducción . . . . .	25
Materiales y Métodos . . . . .	34
Material analizado . . . . .	34
Aislamiento de DNA, amplificación y secuenciación . . . . .	38
Análisis filogenéticos . . . . .	40
Resultados . . . . .	42
Filogenia plastidial . . . . .	44
Filogenia nuclear ITS y análisis combinado . . . . .	47
Filogenia nuclear ITS . . . . .	47
Análisis combinado . . . . .	50
Red Filogenética . . . . .	52
Discusión . . . . .	54
Análisis de clados de Leucocoryneae a la luz de las diversas problemáticas de la tribu . . . . .	56
<b>3. Patrones de variación morfológica en <i>Tristagma</i></b>	<b>66</b>

Introducción . . . . .	67
Materiales y Métodos . . . . .	71
Matriz de datos . . . . .	71
Análisis multivariados . . . . .	74
Análisis de ordenamiento . . . . .	74
Análisis de conglomerados . . . . .	75
Análisis univariados . . . . .	75
Resultados . . . . .	77
Patrones morfométricos en la tribu Leucocoryneae . . . . .	77
Exploración morfológica entre las especies de <i>Tristagma</i> . . . . .	82
Discusión . . . . .	93
<i>Tristagma</i> en el contexto morfológico de la tribu Leucocoryneae . . . . .	93
Discriminación entre especies y complejos en <i>Tristagma</i> . . . . .	94
Grupo A . . . . .	97
Grupo B . . . . .	98
<b>4. Clasificación del género <i>Tristagma</i></b>	<b>100</b>
Introducción . . . . .	101
Historia Taxonómica y problemas de circunscripción . . . . .	101
Materiales y Métodos . . . . .	104
Resultados . . . . .	105
Concepto de especie utilizado . . . . .	105
Tratamiento Taxonómico . . . . .	105
Clave de las especies de <i>Tristagma</i> . . . . .	106

Descripción de las especies de <i>Tristagma</i> . . . . .	110
Especies dudosas . . . . .	138
Especies excluidas . . . . .	138
<b>5. Patrones de distribución geográfica de las especies de <i>Tristagma</i></b>	<b>142</b>
Introducción . . . . .	143
Regiones fitogeográficas . . . . .	145
Materiales y Métodos . . . . .	147
Resultados . . . . .	150
Distribución geográfica actual . . . . .	150
Modelado de la distribución potencial actual . . . . .	154
Discusión . . . . .	156
<b>Conclusiones generales</b>	<b>165</b>
<b>Perspectivas</b>	<b>167</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>168</b>

# Índice de figuras

1.1. Especies representantes de los géneros que componen la tribu Leucocoryneae	15
1.2. Distribución de los géneros de la tribu Leucocoryneae . . . . .	22
2.1. Marcadores genéticos utilizados para la amplificación de las secuencias analizadas. . . . .	38
2.2. Consenso de mayoría generado a partir de inferencia bayesiana usando las secuencias obtenidas con los marcadores plastidiales . . . . .	46
2.3. Consenso de mayoría generado a partir de inferencia bayesiana usando las secuencias obtenidas con el marcador ITS . . . . .	49
2.4. Consenso de mayoría generado a partir de inferencia bayesiana usando todos los marcadores analizados . . . . .	51
2.5. Gráficos de redes para análisis de matrices del marcador ITS . . . . .	53
2.6. Características morfológicas discutidas a la luz de los análisis filogenéticos . .	61
2.7. Características morfológicas discutidas entre el Clado II 1 compuesto por <i>Tristagma</i> + <i>Ipheion</i> . . . . .	63
3.1. Gráfico tridimensional representado por las tres primeras coordenadas utilizando 295 ejemplares pertenecientes a 5 géneros de la tribu Leucocoryneae .	79

3.2.	Análisis de conglomerados de los individuos estudiados de <i>Tristagma e Ipheion</i>	81
3.3.	(a) Gráfico tridimensional representado por las tres primeras coordenadas principales del análisis de ordenación utilizando 179 ejemplares pertenecientes a <i>Tristagma</i> sobre la base de 53 caracteres morfológicos; (b) Análisis de conglomerados de especímenes de <i>T. ameghinoi</i> y <i>T. nivale</i> , seleccionados a partir del PCoA	84
3.4.	Caracteres exomorfológicos de <i>Tristagma anemophilum</i>	86
3.5.	(a) Gráfico tridimensional representado por las tres primeras coordenadas principales del análisis de ordenación utilizando 115 ejemplares pertenecientes a <i>Tristagma</i> sobre la base de 36 caracteres morfológicos. (b) Análisis de conglomerados de los individuos contenidos en el Grupo A ( <i>Tristagma patagonicum</i> y <i>T. circinatum</i> ) y el Grupo B.	88
3.6.	Estadística descriptiva de los caracteres que mejor discriminan entre los especímenes de <i>Tristagma circinatum</i> y <i>T. patagonicum</i>	90
3.7.	Comparación de: Longitud del pedicelo y características del tubo perigonal en <i>Tristagma circinatum</i> y <i>T. patagonicum</i>	91
3.8.	Estadística descriptiva de los caracteres que mejor discriminan entre los especímenes analizados del Grupo B ( <i>T. bivalve</i> , <i>T. gracile</i> , <i>T. porrifolium</i> y <i>T. violaceum</i> )	92
4.1.	Imágenes de 8 de las 12 especies consideradas como parte del género <i>Tristagma</i>	109
4.2.	Iconografía de <i>Tristagma berteroi</i> (Kunth) S. Arroyo y Sassone	114
4.3.	Iconografía de <i>Tristagma bivalve</i> (Hook. ex Lindl.) Traub	118
4.4.	Iconografía de <i>Tristagma gracile</i> (Phil.) Traub	122

4.5. Iconografía de <i>Tristagma graminifolium</i> (Phil.) Ravenna . . . . .	125
4.6. Holotipos y lectotipos de <i>Tristagma nivale</i> y sinónimos . . . . .	128
4.7. Lectotipos de <i>Triteleia bivalvis</i> Hook. ex Lindl y de <i>Triteleia patagonica</i> . . . . .	133
4.8. <i>Tristagma violaceum</i> (Kunth) Traub . . . . .	137
4.9. Mapas de distribución de las especies de <i>Tristagma</i> . . . . .	141
5.1. Selección de regiones biogeográficas descritas por Cabrera y Willink (1973) y representadas para el area de distribución del género <i>Tristagma</i> . . . . .	147
5.2. Distribución de todas las especies del género <i>Tristagma</i> sobre las ecoregiones descritas por Olson <i>et al.</i> (2001) . . . . .	151
5.3. Imágenes de ambientes donde crecen especies de <i>Tristagma</i> . . . . .	153
5.4. Modelo predictivo de distribución geográfica para <i>Tristagma ameghinoi</i> . . . . .	157
5.5. Modelo predictivo de distribución geográfica para <i>Tristagma bivalve</i> . . . . .	158
5.6. Modelo predictivo de distribución geográfica para <i>Tristagma circinatum</i> . . . . .	159
5.7. Modelo predictivo de distribución geográfica para <i>Tristagma gracile</i> . . . . .	160
5.8. Modelo predictivo de distribución geográfica para <i>Tristagma patagonicum</i> . . . . .	161
5.9. Modelo predictivo de distribución geográfica para <i>Tristagma nivale</i> . . . . .	162
5.10. Modelo predictivo de distribución geográfica para <i>Tristagma violaceum</i> . . . . .	163



# Índice de tablas

1.1. Clasificación de <i>Ipheion uniflorum</i> . . . . .	9
2.1. Datos citogenéticos conocidos de las especies estudiadas, y las fuentes bibliográficas correspondientes . . . . .	28
2.2. Taxones incluidos en los análisis filogenéticos . . . . .	35
2.3. Taxones incluidos en los análisis filogenéticos para el marcador ITS . . . . .	37
2.4. Nombres y secuencias ADN de los cebadores utilizados en este estudio . . . . .	39
2.5. Resumen de los análisis realizados para los marcadores moleculares estudiados.	43
3.1. Caracteres morfológicos medidos en los materiales estudiados de <i>Tristagma</i> y géneros afines . . . . .	73
4.1. Clasificación de <i>Tristagma</i> . . . . .	103
5.1. Variables utilizadas para el modelo de la distribución de las especies de <i>Tristagma</i> . . . . .	149
5.2. Aporte de las variables climáticas a los modelos de distribución potencial . . . . .	154

# Introducción General

*“Nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución”.*

T. Dobzhansky

La estructura de la diversidad biológica, generada a través de procesos evolutivos, es el objeto de estudio de la sistemática ([Mayr, 1969](#)). Por lo tanto, sus tareas fundamentales son la delimitación y clasificación de las especies, así como la generación de herramientas para identificarlas. Asimismo, la sistemática hace posible la comprensión de las relaciones evolutivas entre los organismos de distintos niveles taxonómicos, tanto a niveles específicos como superiores ([Contreras-Ramos y Goyenechea, 2007](#)).

En la actualidad la sistemática cuenta con varios campos de acción:

- *Exploración biológica.* La información generada por el explorador de campo tiene un inmenso valor, ya que proporciona información de referencia generando bases de datos, colecciones y literatura básica, lo que posibilita otro tipo de investigación como estudios ecológicos, de comportamiento, biogeográficos y evolutivos ([Contreras-Ramos y Goyenechea, 2007](#)).
- *Estudios taxonómicos.* Comprenden las descripciones de los organismos, la detección de caracteres diagnósticos, determinación de nombres y autorías, a partir de diferentes fuentes de información y herramientas, entre ellas: distribución, análisis morfométricos, análisis anatómicos, etc.
- *Inferencia filogenética.* Las relaciones filogenéticas entre poblaciones y especies pueden ser recuperadas por medio de caracteres homólogos particulares, los cuales son evidencia de estas relaciones. Las hipótesis filogenéticas se expresan generalmente en árboles filogenéticos o redes.

- *Especiación, biogeografía y estudios evolutivos*. A partir de la producción de filogenias, la sistemática también ha aportado la posibilidad de reconstruir la historia evolutiva de los taxones, como de estudiar y comparar la evolución de caracteres. También, proporciona un marco de referencia para la elaboración de hipótesis relativas al modo de especiación en un contexto espacial o geográfico (Contreras-Ramos y Goyenechea, 2007).
- *Filosofía sistemática*. La biología ha sido un descubrimiento fructífero para los filósofos de la ciencia, en particular en el campo de la teoría evolutiva (Contreras-Ramos y Goyenechea, 2007).

Antes de proseguir, debemos considerar que “la especie” es la unidad básica en la clasificación biológica, pero su definición ha sido objeto de debate y se han propuesto más de 20 definiciones distintas. Sin embargo, muchas de estas definiciones en realidad no son más que formas de medir o determinar “cómo identificamos una especie” (De Queiroz, 2005; Newbold *et al.*, 2010). De Queiroz (2007) propone un concepto único en el que considera que una especie es “un linaje metapoblacional que evoluciona de forma independiente”. Este concepto unificado de especie ha sido ampliamente adoptado en recientes investigaciones (Cardoso *et al.*, 2014; Caviro, 2015; Escobar L. *et al.*, 2015) y permite delimitar las especies basándose en diferentes caracteres, fenotípicos, ecológicos, evolutivos y/o filogenéticos, donde cada una aporta evidencias para la separación de los linajes. Éste es el enfoque que también tendrá esta tesis, centrada en realizar un estudio sistemático integrado, sosteniendo que los tratamientos taxonómicos deben realizarse desde diferentes perspectivas, a partir de la mayor cantidad de información disponible.

La tribu Leucocoryneae, es una de las cuatro tribus que compone la subfamilia Allioideae (Amaryllidaceae) y se encuentra distribuida casi exclusivamente en el Hemisferio Sur, principalmente en Uruguay, Brasil, Argentina y Chile. Los géneros que la conforman son 6, siendo *Tristagma* Poepp. uno de ellos. Hasta el momento no se cuenta con una revisión completa de su sistemática, llevando en muchos casos, a confusiones en la circunscripción del género y al mal uso de los nombres. Este desconocimiento puede deberse a varios factores: 1) colecciones incompletas, como ha ocurrido en muchas plantas bulbosas, las colecciones suelen ser

problemáticas, dado que por su temprana floración, a finales del invierno o principios de la primavera, muchas especies no hayan sido colectadas lo suficiente, o que hayan sido mal colectada, donde no se encuentre el muestreo completo de la planta (por lo general es común que falten los bulbos) 2) su restringida distribución geográfica 3) dificultad para distinguir especies dentro de los géneros debido a la falta de caracteres morfológicos diagnósticos.

En la presente contribución se presenta un estudio sistemático integral del género de *Tristagma*, evaluado a partir de diferentes fuentes de información (estudios morfológicos, análisis filogenéticos moleculares, análisis de la distribución del grupo y revisión bibliográfica y de tipos nomenclaturales). Asimismo con el objetivo de circunscribir al género *Tristagma* Poepp. ha sido necesario realizar una revisión de la sistemática de la tribu Leucocoryneae.

## Objetivo general

El estudio multidisciplinario del género *Tristagma*, incluyendo estudios morfológicos, geográficos, taxonómicos y filogenéticos, contribuirá a un conocimiento integral de la tribu Leucocoryneae y su relación con su tribu hermana: Gilliesieae. Estos avances, permitirán esclarecer las relaciones filogenéticas dentro de la subfamilia Allioideae (Amaryllidaceae).

## Objetivos específicos

- Circunscribir la tribu Leucocoryneae, establecer caracteres diagnósticos y diferenciar a los géneros que la conforman, sobre la base de evidencia morfológica, citogenética y molecular.
- Corroborar si la tribu Leucocoryneae (= tribu “Ipheiae”) es una entidad natural mediante el estudio filogenético.
- Resolver las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Tristagma* y su relación con los géneros afines.
- Explorar los patrones de similitud morfológica entre las especies de *Tristagma*.

- Definir el número de especies que componen al género *Tristagma* reconociendo los caracteres exomorfológicos que permiten la discriminación entre las especies.
- Describir patrones de distribución geográfica de las especies y reconocer las variables climáticas que modelan la distribución de las mismas.

## Hipótesis

- Existen caracteres morfológicos, moleculares y citogenéticos que permiten reconocer a los 6 géneros que componen la tribu Leucocoryneae.
- La tribu Leucocoryneae constituye un grupo monofilético, siendo su grupo hermano la tribu Gilliesieae.
- El género *Tristagma* es monofilético, siendo *Ipheion* Raf. su grupo hermano.
- *Ipheion* es el género más afín morfológicamente a *Tristagma*
- Existe un número menor de especies pertenecientes al género *Tristagma* que las descritas hasta el momento, habiendo sido sobrestimado por el reconocimiento de diferencias ocasionales entre los individuos.
- Existen suficientes caracteres diagnósticos (morfológicos y moleculares) para la identificación de las especies de *Tristagma* y de taxones infragenéricos.
- Las especies de *Tristagma* son encontradas en todo el rango de su distribución potencial.
- Las variables climáticas que modelan la distribución de las especies de *Tristagma* están relacionadas a la disponibilidad de agua en la estación fría.

# Parte I

## La tribu Leucocoryneae

# Capítulo 1

## Taxonomía de la tribu Leucocoryneae

*“¿Sabemos acaso lo que es la verdad?”.*

E. Sabato

# Introducción

## Clasificación de la subfamilia Allioideae

La Taxonomía (palabra de origen griego que significa “ley o norma de ordenación”), es una de las partes principales de la sistemática e incluye cuatro componentes: Descripción, Clasificación, Nomenclatura e Identificación (Simpson y Simpson, 2010). Por un tiempo los naturalistas construyeron diferentes clasificaciones con el objetivo de ordenar la información disponible sobre los organismos. Pero sin duda alguna fue en el siglo XVIII en que la taxonomía recibió un empujón definitivo, gracias al naturalista sueco Carlos Linneo, que generó el sistema de clasificación binomial que hoy utilizamos.

La clasificación de las Liliaceas, dentro de las cuales se incluían los representantes de la actual subfamilia Allioideae Herb. (Amaryllidaceae) ha sido problemática (Escobar *et al.*, 2012). La subfamilia se distribuye en numerosos lugares del mundo, a excepción de los trópicos, Nueva Zelanda y Australia. A través de la historia, la actual subfamilia Allioideae ha sido considerada como parte de la gran familia Liliaceae Juss. (Bentham y Hooker, 1862; Engler, 1887; Reiche, 1893; Krause, 1930; Cronquist, 1981), una familia en sí misma: Alliaceae Borkh. (Traub, 1972; Traub y Moldenke, Harold N. Whitaker, 1976; Dahlgren *et al.*, 1985; Takhtajan, 1997) o una subfamilia de la familia Amaryllidaceae J. St.-Hil. (Hutchinson, 1939, 1959). El APG (“Angiosperm Phylogeny Group”) es un grupo de botánicos sistemáticos que se reúnen con el objetivo de establecer un sistema de clasificación estable y moderno para las Angiospermas, basado especialmente en relaciones filogenéticas obtenidas a partir de estudios moleculares- ha ido modificando la circunscripción de esta subfamilia. En el Angiosperm Phylogeny Group (1998) se reconoce la familia Alliaceae en sentido estricto, es decir una entidad independiente de la familia Amaryllidaceae. Luego, en el Angiosperm Phylogeny Group II (2003) se reconoce Alliaceae *s.l.* (incluyendo también a Amaryllidaceae dentro de la misma). Sin embargo Meerow *et al.* (2007) proponen considerar a Amaryllidaceae *s.l.* en lugar de Alliaceae *s.l.*, basado en la prioridad nomenclatural del Art. 13 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica [ICBN, por sus siglas en inglés, (McNeill *et al.*, 2012)], señalando que la conservación del nombre Amaryllidaceae reduce la confusión nomenclatural, y facilita su uso para los usuarios de esta clasificación (especialmente porque



se trata de una familia muy utilizada como ornamental). Finalmente la propuesta realizada por Meerow *et al.* (2007) fue adoptado en el APG III (Chase *et al.*, 2009) y se incluye allí a la subfamilia Allioideae dentro de la familia Amaryllidaceae, posición adoptada también en este trabajo.

Actualmente la subfamilia Allioideae se divide en cuatro tribus, sobre la base de caracteres morfológicos, moleculares, cariológicos y la distribución geográfica.

- Allieae Dumort. (1827:139), con un sólo género, *Allium* que está compuesto por 750 especies (Stearn, 1992) y distribuido en zonas templadas del Hemisferio Norte (principalmente en Asia, Norte América, Europa y África). Se caracteriza por el estilo ginobásico, y la presencia de 2 óvulos colaterales por lóculo. El número cromosómico básico es  $x = 8$  (Ohri *et al.*, 1998).
- Tulbaghieae Endl. ex Meisn. (1842: 399) comprende dos géneros: *Prototulbaghia* Vosa y *Tulbaghia* L., y aproximadamente 21 especies (Vosa, 2000), distribuidos en África. Se caracterizan por la presencia de corona, pseudocorona o anillo carnoso en el perigonio. El número cromosómico básico es  $x = 6$  (Vosa, 2000).
- Gilliesieae Baker (1875:509), compuesta por 8 géneros: *Ancrumia* Harv. ex Baker, *Gethyum* Phil., *Gilliesia* Lindl., *Miersia* Lindl., *Schickendantziella* Speg., *Solaria* Phil., *Speea* Loes. y *Trichlora* Baker, y 17 especies (Escobar, 2012) distribuidas exclusivamente en el Hemisferio Sur: Argentina, Bolivia, Chile y Perú, siendo Chile central su zona de mayor diversidad (Escobar, 2012). Las especies de esta tribu están caracterizadas por la simetría floral zigomorfa y la ausencia de nectarios septales. Su número cromosómico básico y la fórmula cariotípica son variables [ $2n = 12(10m + 2t), 14(4m + 4sm + 6t), 20(2m + 18t)$ ] pero la mayoría de las especies presentan el mismo número fundamental [ $NF = 11$ , (Escobar *et al.*, 2012)].
- Leucocoryneae Ravenna (2001: 43) enmendada por Sassone *et al.* (2014a), compuesta por 6 géneros: *Beauverdia* Herter, *Ipheion*, *Leucocoryne* Lindl., *Nothoscordum* Kunth y *Latace* Phil. y *Tristagma* aproximadamente 70 especies. Su número cromosómico básico es variable presentando  $x = 4, 5, 6, 7$  y  $12$ . La descripción de la tribu se encuentra en la sección Resultados de este capítulo y en la Fig. 1.2.

La circunscripción de los taxones ha ido variando dependiendo de los autores y de las distintas épocas en que fueron estudiados. Se presenta a modo de ejemplo las transferencias que se han realizado del nombre “*Ipheion uniflorum*” a diversos géneros y con los problemas nomenclaturales asociados (Tabla 1.1).

Nombre	Cita original	Autores que lo utilizaron
<i>Triteleia uniflora</i> Lindl.	Lindley (1829)	
<i>Milla uniflora</i> Graham	Graham (1833)	Baker (1871) y Grisebach (1879)
<i>Brodiaea uniflora</i> (Lindl.) Engler	Engler (1887)	Baker (1896)
<i>Leucocoryne uniflora</i> (Lindl.) Greene	Greene (1890)	
<i>Hookera uniflora</i> (Lindl.) Kuntze	Kuntze (1891)	
<i>Beauverdia uniflora</i> (Lindl.)Herter	Herter (1943)	
<i>Tristagma uniflorum</i> (Lindl.)Traub	Traub (1963)	Ravenna (1967), Ravenna (1968), Ravenna (1978) y Ravenna (2001a)
<b><i>Ipheion uniflorum</i> (Graham)Raf.</b>	Rafinesque (1836)	Stearn (1943), Moore (1953), Meric y Dane (2005), Sassone <i>et al.</i> (2013), etc.
<i>Ipheion uniflorum</i> (Lindl.)Raf.	Sigla mal utilizada	Traub y Moldenke (1955), Guaglianone (1972); Fay <i>et al.</i> (2006), etc.
<i>Ipheion uniflorum</i> (Raf.)Traub	Sigla mal utilizada	Souza <i>et al.</i> (2010)

Tabla 1.1: Clasificación de *Ipheion uniflorum*

## Características generales de la subfamilia Alliioideae

La subfamilia Alliioideae incluye plantas geófitas, perenne, bulbosas, a veces presentan también rizomas y rara vez presentan cormo (Tulbaghieae); usualmente reconocida por el olor aliáceo característico en los bulbos. Hojas filiformes, con lámina generalmente angosta y vaina hialina. Se distingue por presentar una espata formada por brácteas membranaceas (generalmente 2), pedicelos no articulados, inflorescencia 1-pluri-flora, umbeliforme, con flores hermafroditas, actinomorfas o zigomorfas. El perigonio está formado por 6(-8) tépalos (3+3

o 4+4), filamentos estaminales soldados al perigonio, libres o connados, a veces presentan apéndices. El gineceo se caracteriza por poseer un ovario súpero, 3(4)-locular, usualmente presenta nectarios septales y óvulos anátropos; el estilo es sólido y el estigma puede ser capitado a trífido. El fruto es una cápsula loculicida con pocas a numerosas semillas. Las semillas son planas, poliédricas, de color oscuro. La polinización es entomofila (Rahn, 1998; Rudall *et al.*, 2002; Dutilh, 2009).

## La tribu Leucocoryneae

De acuerdo con la clasificación del APG III (Chase *et al.*, 2009) los géneros americanos de la subfamilia Allioideae (Amaryllidaceae), *Ancrumia*, *Gethyum*, *Gilliesia*, *Ipheion s. l.*, *Leucocoryne*, *Miersia*, *Nothoscordum*, *Schickendantziella*, *Solaria*, *Speea*, *Trichlora* y *Tristagma*, se incluyen en la tribu Gilliesieae. Estos géneros se distribuyen principalmente en América del Sur y sólo *Nothoscordum* se extiende hasta el sur de América del Norte. Especies de *Ipheion* y *Leucocoryne* son cultivados en el Hemisferio Norte como ornamentales, mientras que *Nothoscordum gracile* se ha naturalizado en regiones templadas de otros continentes (Souza *et al.*, 2012), en muchos casos deviniendo en invasora o maleza difícil de erradicar. Estos autores también reconocen otras dos tribus para la subfamilia: Allieae con *Allium*, género originario del Viejo Mundo y Tulbaghieae con dos géneros *Tulbaghia* L. y *Prototulbaghia* Vosa del Sur de África.

Ravenna (2001b) acepta la familia Alliaceae, y dentro, establece a la tribu Leucocoryneae, incluyendo a los géneros *Leucocoryne* y *Tulbaghia*, endémicos de Chile y del Sur de África respectivamente, sobre la base de la presencia de apéndices florales. Sin embargo, esta tribu no ha sido citada en estudios posteriores.

Rudall *et al.* (2002) y Fay *et al.* (2006) agruparon en la tribu Gilliesieae sólo a los géneros: *Gethyum*, *Gilliesia*, *Miersia*, *Schickendantziella*, *Speea*, *Solaria* y *Trichlora*, reuniendo informalmente bajo la “tribu Ipheieae” *nom.nud.* a los géneros: *Ipheion s.l.*, *Leucocoryne s.l.*, *Nothoscordum* y *Tristagma*. Souza *et al.* (2010), Escobar (2012) y Escobar *et al.* (2012) también incorporaron a este grupo el género *Zoellnerallium* Crosa [=Latace] (Sassone *et al.*, 2015). Recientemente, sobre la base de tres sinapomorfías morfológicas (pedicelo corto, inflorescencias unifloras y frutos humifusos), las especies de *Ipheion* secc. *Hirtellum* fueron

transferidas al género *Beauverdia* Herter (Sassone *et al.*, 2014b). La “tribu Ipheieae” se diferencia de la tribu Gilliesieae *s.s.* por tratarse de especies con simetría floral actinomorfa y nectarios septales (Rudall *et al.*, 2002).

Hasta el momento, se han realizado filogenias moleculares y morfológicas parciales para la subfamilia Alliioideae (Amaryllidaceae) las cuales recuperan con buen soporte la monofilia de la “tribu Ipheieae”, con la inclusión de especies de los géneros *Beauverdia*, *Ipheion s.s.*, *Leucocoryne s.l.*, *Nothoscordum*, *Tristagma*, y *Latace* (Fay y Chase, 1996; Fay *et al.*, 2006; Escobar, 2012; Sassone *et al.*, 2014b).

El objetivo del presente capítulo es evaluar la circunscripción de la tribu tribu informalmente denominada como “Ipheieae”, analizando los nombres disponibles, las reglas nomenclaturales asociadas, y describir las características exomorfológicas de los géneros que la componen. Asimismo, se evalúan y definen los caracteres que permiten distinguir a los distintos géneros de la tribu, y se propone un tratamiento taxonómico para la misma.

## Materiales y Métodos

Se realizaron observaciones en 800 ejemplares de herbario de los géneros: *Beauverdia*, *Ipheion s.s.*, *Leucocoryne s.l.*, *Nothoscordum*, *Tristagma*, *Tulbaghia* y *Latace*. Los ejemplares examinados provienen de los siguientes herbarios: AGUCH, B, BA, BAA, BAB, BAF, BCRU, BM, CGE, CONC, G, GOET, ICN, K, LIL, LP, MERL, MVFA, MVM, P, SGO y SI, abreviaturas según Thiers (2016). Asimismo, se ha realizado una revisión bibliográfica de los tratamientos taxonómicos y las revisiones sistemáticas de las tribus Gilliesieae, “Ipheieae” y Leucocoryneae. Se recopilaron datos bibliográficos sobre los taxones, consultando diversas instituciones botánicas, nacionales e internacionales. Se estudiaron los protólogos, se ubicaron los tipos nomenclaturales y datos sobre la distribución geográfica e ilustraciones existentes de los géneros y tribus estudiadas. También se consultaron bases de datos con el fin de actualizar la nomenclatura, la bibliografía relacionada y la distribución geográfica de las especies, tales como IPNI, Tropicos y Flora Australis (Base de datos del Instituto de Botánica Darwinion).

# Resultados

Del estudio morfológico de los géneros surgen dos caracteres constantes entre los individuos, lo que posibilita, la circunscripción de la tribu *Leucocoryneae* (= tribu “*Ipheieae*”) para diferenciarla del criterio propuesto por Ravenna (2001), y se la reconoce por la simetría floral actinomorfa y la presencia de nectarios septales. En esta tribu se incluyen los siguientes géneros: *Beauverdia* (4 sp.), *Ipheion* s.s. [3 especies, (Sassone *et al.*, 2014b)], *Latace* [2 especies, (Sassone *et al.*, 2015)], *Leucocoryne* s.l. [15 especies, (Souza *et al.*, 2015)], *Nothoscordum* [ca. 20 especies, (Guaglianone, 1972)], *Tristagma* [12 especies, ver Capítulo 4 de esta tesis].

## Clave de las tribus de la subfamilia *Allioideae*

1. Cormo o bulbo macizo. Vainas de las hojas generalmente muy cortas. Presencia de corona, pseudocorona o anillo carnoso en el centro de las flores . . . . . **Tulbaghieae**
1. Bulbo tunicado, simple o prolífico, a veces con rizomas laterales. Vainas de las hojas generalmente largas. Ausencia de corona, pseudocorona o anillo carnoso en el centro de las flores
  2. Espata formada por 2 a 5 brácteas. Tépalos libres. Estilo más o menos ginobásico. Usualmente 2 óvulos colaterales por lóculo . . . . . **Allieae**
  2. Espata formada por 1 a 2 brácteas. Tépalos más o menos soldados. Estilo apical. Con 2-4 a numerosos óvulos por lóculo dispuestos en 2 hileras longitudinales
    3. Flores zigomorfas. Ausencia de nectarios septales. . . . . **Gilliesieae**
    3. Flores actinomorfas. Presencia de nectarios septales. . . . . **Leucocoryneae**

Tribu **Leucocoryneae** Ravenna. Onira 5(11): 43: 2001, emendada por Sassone, A.; S.C. Arroyo y Giussani. *Darwiniana Nueva Serie* 2(2):197-206: 2014. TIPO: *Leucocoryne* Lindl.

Hierbas perennes terrestres. Bulbo tunicado, simple o prolífico (con bulbillos laterales), raro con rizomas laterales; con o sin olor aliáceo. Hojas largas con vainas membranáceas, usualmente formando un cuello subterráneo; láminas planas, verdes o glaucas, glabras o papilosas, a veces liguladas. Inflorescencia 1-flora (*Ipheion*, *Beauverdia*, *Tristagma*), o pluri-

flora (-30). Espata formada por una bráctea membranácea bífida (*Ipheion*) o dos brácteas papiráceas parcialmente fusionadas en su base. Pedicelos no articulados con las flores. Flores bisexuales, actinomorfas. Perigonio corolino 6 (-8, *Beauverdia*), tépalos fusionados en sus bases o formando un tubo alrededor del ovario. Estambres fértiles 6 (-8, *Beauverdia*), ó 3 fértiles y 3 o raramente 6 estaminodios (*Leucocoryne*), dispuestos en 2 series (*Tristagma*, *Ipheion*) o no, adnatos a los tépalos, concrecentes en sus bases; anteras dorsifijas, oblongas, amarillas, marrones o verdosas. Ovario súpero, sésil, 3-(4, *Beauverdia*) carpelar, 3-(4, *Beauverdia*) locular; presencia de nectarios septales; óvulos (2-) 4-30 por lóculo, dispuestos en dos hileras; estilo apical, persistente; estigma 3-(4- *Beauverdia*) lobado o trífido, papiloso, persistente. Cápsula pluriseminada, humifusa (*Ipheion*, *Beauverdia*) o aerocárpica; semillas irregulares, poliédricas, tegumento negro.

La tribu Leucocoryneae se encuentra distribuida desde el sur de América del Norte hasta el sur de Brasil, Uruguay, Argentina y Chile. Esta tribu posee seis géneros (Fig. 1.1) y un total de aproximadamente 65 especies, dependiendo de la inclusión o no de las especies descritas por Ravenna, en particular para *Nothoscordum*, podría alcanzar un total aproximado de 150 especies.

### Clave de los géneros de la tribu Leucocoryneae

1. Estambres fértiles 3(-6), 3(-6) estaminodios . . . . . ***Leucocoryne***
1. Estambres fértiles 6(-8), sin estaminodios
  2. Perigonio blanco, celeste, rosado, negruzco, verdoso o violáceo. Tépalos soldados formando un tubo que cubre al ovario. Estambres generalmente inclusos y en dos series, soldados independientemente al perigonio nunca concrecentes entre sí; filamentos generalmente lineares
  3. Inflorescencia 1-flora, flores blancas, celestes, rosadas o violáceas. Espata formada por 1 bráctea bífida. Frutos humifusos . . . . . ***Ipheion***
  3. Inflorescencia (1) 2-pluriflora, flores blancas, negruzcas o verdosas. Espata formada por 2 brácteas soldadas en la base o más, nunca sobrepasando  $\frac{1}{3}$  de la long. de las mismas. Frutos aerocárpicos . . . . . ***Tristagma***
  2. Perigonio amarillo o blanco. Tépalos soldados brevemente en la base. Estambres exer-

tos, dispuestos en una serie, nunca en dos, soldados independientemente al perigonio o concrecentes entre sí en la base; filamentos estaminales lineares o subulados

- 4. Umbela 1-flora, pedicelo breve de 0,15-1,3 cm long. Flores trímeras o tetrámeras. Frutos humifusos . . . . . ***Beauverdia***
- 4. Umbela (1-) 2-pluriflora (-30), pedicelos breves o largos de (0,4)-0,7-7 cm long. Flores trímeras. Frutos aerocárpicos
- 5. Catáfilos internos del bulbo sin coloración. Ápice de los tépalos erguido, nunca involuto luego de la antesis, raramente tépalos cuculados . . . . . ***Nothoscordum***
- 5. Catáfilos internos del bulbo rojizo-violáceos. Ápice de los tépalos ligeramente involuto luego de la antesis, o tépalos cuculados . . . . . ***Latace***



(a) *Beauverdia dialystemon*



(b) *Ipheion uniflorum*



(c) *Latace andina*



(d) *Leucocoryne ixioides*



(e) *Nothoscordum andicolum*



(f) *Tristagma bivalve*

Figura 1.1: Especies representantes de los géneros que componen la tribu Leucocoryneae



## Descripción de los géneros de la tribu Leucocoryneae

**Beauverdia** Herter, *Boissiera* 7: 507. 1943. *Ipheion* secc. *Hirtellum* Guagl., *Darwiniana* 17: 178. 1972. ESPECIE TIPO: *Beauverdia hirtella* (Kunth) Herter (LECTOTIPO designado por Sassone *et al.*: *Systematic Botany* 39(3): 767-775. 2014) [= *Triteleia hirtella* Kunth].

=*Nothoscordum* secc. *Uniflorum* Beauverd, Bull. Herb. Boissier. ser. 2, 8: 1007. 1908. (ESPECIE TIPO no designada)

Bulbos con catáfilos internos sin coloración, a veces presentan unos pocos cristales. Lámina foliar ligeramente carnosa, generalmente plana, verde, glabra o papilosa. Inflorescencia lateral uniflora, rara vez biflora. Espata formada por 2 brácteas papiráceas, parcialmente soldadas en la base. Pedicelo glabro o papiloso, breve de 0,15-1,3 cm long. Escapos erguidos durante la floración, comienzan a recurvarse luego de la antesis. Perigonio corolino, amarillo o blanco (*B. vittata*), tépalos 6-8-(7-11), soldados en la base, ápice de los tépalos erguidos. Estambres en igual número que los tépalos, dispuestos en una serie, nunca dos, filamentos subulados soldados a los tépalos, libres entre sí (*B. dialystemon*) o concrecentes en la base; anteras amarillas. Ovario 3-4-carpelar, 3-4-locular; óvulos 8-24 por lóculo. Estilo apical, persistente; estigma suavemente 3-4 lobado, papiloso. Fruto humifuso, cápsula globosa, pluriseminada. Embrión recto. Fig. 1.1 (a).

**Distribución y hábitat.** Las especies de *Beauverdia* habitan en el sur de Brasil, Uruguay y en Argentina desde la provincia de Buenos Aires hasta Misiones. Fig. 1.2 (b).

**Observaciones.** *Beauverdia* comprende cuatro especies: *Beauverdia dialystemon* (Guagl.) Sassone & Guagl., *Beauverdia hirtella*, *Beauverdia sellowiana* (Kunth) Herter y *Beauverdia vittata* (Griseb.) Herter.

**Fenología:** Las especies de *Beauverdia* florecen entre abril y octubre.

**Ipheion** Raf., Fl. Tellur. 2: 12.1836. *Ipheion* secc. *Ipheion*; *Darwiniana* 17:178. 1972. *Tristagma* secc. *Ipheion* (Raf) Ravenna, *Onira* 6(3): 31. 2001. ESPECIE TIPO: *Ipheion uniflorum* (Graham) Raf. [= *Milla uniflora* Graham].

Bulbos con catáfilos internos sin coloración, sin presencia de cristales. Lámina foliar ligeramente carnosa, generalmente plana, glauca o verde, glabra o de margen papiloso. Inflorescencia lateral uniflora. Espata formada por 1 bráctea membranácea bífida. Pedicelo glabro, de 0.1-4.5 cm long. Escapos erguidos durante la floración, comienzan a recurvarse luego de la antesis. Perigonio blanco, rosado, celeste o violáceo, tépalos 6(-7), soldados formando un tubo que supera la mitad de la longitud del tépalo, ápice de los tépalos erguidos a patentes. Estambres 6, inclusos, soldados independientemente al tubo del perigonio, dispuestos en dos series, filamentos lineares; anteras amarillas. Ovario 3-carpelar, 3-locular; óvulos 6-21 por lóculo. Estilo apical, persistente, incluso al tubo del perigonio; estigma suavemente 3-lobado, papiloso. Fruto humifuso, cápsula globosa, pluriseminada Embrión recto. Fig. 1.1 (b).

**Distribución y hábitat.** Las especies de *Ipheion* habitan en el sur de Brasil y Uruguay y en Argentina, en las provincias de Buenos Aires, Corrientes y Entre Ríos. *Ipheion sessile* también se encuentra en Chile. Fig. 1.2 (c).

**Observaciones.** Género con tres especies: *Ipheion sessile* (Phil.) Traub, *I. tweedieanum* (Baker) Traub e *I. uniflorum*.

*Ipheion uniflorum* (Graham) Raf. ha sido introducida en África, Australia y Europa, por su importancia ornamental (Guaglianone, 1972; Castillo, 1986; Sassone et al., 2013).

**Fenología:** Estas especies florecen entre abril y noviembre.

**Latace** Philippi *Gartenflora*. 38: 369.1889. emendada por Guaglianone y Sassone, *Phytotaxa* 239(3): 253-263. 2015. *Leucocoryne* Lindl. sect. *Latace* (Phil.) Engler *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 2(2-4): 10. 1900. *Leucocoryne* Lindl. sect. *Latace* (Phil.) Krause *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 2 (15a): 325.1930 *comb. superfl.* *Leucocoryne* Lindl. subgen. *Latace* (Phil.) Traub *The genera of Amaryllidaceae*:35. 1963. ESPECIE TIPO: *Latace andina* (Poepp.) Sassone [= *Latace volkmanni* Phil.].

= *Zoellnerallium* Crosa *Darwiniana* 19:331. 1975. ESPECIE TIPO: *Zoellnerallium andinum* (Poepp.) Crosa [= *Ornithogalum andinum* Poepp.].

= *Nothoscordum* Kunth subgen. *Enoscordum* Ravenna (1978: 142). ESPECIE TIPO: *Nothoscordum serenense* Ravenna.

Bulbo con catáfilos exteriores escariosos, purpúreos o violáceos, con abundantes cristales. Lámina foliar algo carnosa, plana, margen liso. Inflorescencia pluriflora (2-10 flores), en cima umbeliforme. Espata formada por 2 brácteas papiráceas, parcialmente soldadas. Pedicelos glabros, desiguales a subiguales, de 0.5-0.45 (0.85) cm long. Escapos erguidos. Perigonio corolino, blanco, blanco-amarillento, tépalos 6, soldados en la base, ápice de los tépalos ligeramente involuto o cuculado. Estambres 6, dispuestos en una serie, filamentos libres, insertos en los tépalos; anteras amarillas. Ovario 3-carpelar, 3-locular, numerosos óvulos por lóculo. Estilo apical, persistente, exerto; estigma trífidio o suavemente 3-lobado, papiloso. Fruto aerocárpico, cápsula globosa, pluriseminada. Embrión ligeramente curvo, tan largo como el endosperma. Fig. 1.1 (c).

**Distribución y hábitat.** Las especies de este género habitan en zonas andinas del centro-sur de Argentina y zonas costeras de Chile. Fig. 1.2 (b).

**Observaciones:** *Latace* comprende dos especies, *Latace andina* y *Latace serenense* (Ravenna) Sassone.

**Fenología:** Las especies de este género florecen en primavera y verano.

***Leucocoryne*** Lindl., Bot. Reg. 15: 1293.1829. ESPECIE TIPO: *Leucocoryne odorata* Lindl. = *Stemmatium* Phil. Anales Univ. Chile 43: 551. 1873. ESPECIE TIPO: *Stemmatium narcissoides* Phil.

= *Pabellonia* Quezada & Martic. Bol. Soc. Biol. Concepción 50.219: 1976. ESPECIE TIPO: *Pabellonia oxypetala* (Phil.) Quezada & Martic. [= *Leucocoryne oxypetala* Phil.]

Bulbos con catáfilos internos sin coloración, sin presencia de cristales. Lámina foliar ligeramente carnosa, generalmente plana, verde, glabra. Inflorescencia en cima umbeliforme pluriflora (2-12 flores). Espata formada por 2 brácteas papiráceas, soldadas sólo en la base. Pedicelos glabros, desiguales o subiguales, de 1-10 cm long. Escapos erguidos. Perigonio corolino, blanco, liláceo, rosado, verde-amarillento, a veces compuesto por varios colores, tépalos 6, soldados formando un tubo, ápice de los tépalos erguidos a patentes. Estambres fértiles 3 o rara vez 6, inclusos, insertos al tubo del perigonio y con 3 estaminodios exertos, o raro 6 (*Leucocoryne narcissoides* Phil.), anteras amarillas. Ovario 3-carpelar, 3-locular, numerosos óvulos por lóculo. Estilo corto, estigma capitado. Fruto aerocárpico, cápsula prismática,

pluriseminada, de ápice truncado y estilo persistente. Embrión recto. Fig. 1.1 d).

**Distribución y hábitat.** Género endémico de Chile, comprende 15 especies (Jara-Arancio *et al.*, 2014).

**Observaciones.** *Erinna* Phil. fue propuesto como sinónimo de *Leucocoryne* por Ravenna (2000), sin embargo hasta el momento no contamos con información suficiente para confirmar su ubicación taxonómica. Fig. 1.2 (a). Algunas especies de *Leucocoryne* han sido cultivadas en Jardines europeos, y actualmente son también cultivadas en Japón (Muñoz-Schick y Moreira-Muñoz, 2000).

**Fenología:** Las especies de este género florecen entre setiembre y octubre.

**Nothoscordum** Kunth, Enum. Pl. 4: 457. 1843, *nom. cons.* ESPECIE TIPO: *Nothoscordum bivalve* (L.) Britton.

=*Pseudoscordum* Herb. *nom. rej.*, Amaryllidaceae 11. 1837. (ESPECIE TIPO no designada).

=*Hesperocles* Salisb., Gen. Pl. 85. 1866. ESPECIE TIPO: *Hesperocles fragrans* (Vent.) Salisb. [=Allium fragrans Vent. ]

=*Oligosma* Salisb., Gen. Pl. 85. 1866. ESPECIE TIPO: *Oligosma bivalve* (L.) Salisb. [=Ornithogalum bivalve L.]

=*Allium* secc. *Ornithogalodeum.*, Don., Mem. Wern. Nat. Hist. Soc. 1832. (ESPECIE TIPO no designada)

Bulbos con catáfilos internos sin coloración. Lámina foliar algo carnososa, plana, margen liso o papiloso. Inflorescencia pluriflora (2-30 flores) en cima contraída umbeliforme. Espata formada por 2 brácteas papiráceas, parcialmente soldadas en la base. Pedicelos glabros, (0,4)0,7-7 cm. Escapos erguidos. Perigonio corolino, amarillo o blanco, tépalos 6, apenas soldados en la base; ápice de los tépalos erguidos. Estambres 6, dispuestos en una series, nunca dos, filamentos soldados entre sí en la base, o libres, subulados o linear-acuminados, insertos en los tépalos; anteras amarillas, castañas o verdosas. Ovario 3-carpelar, 3-locular, óvulos, (2-)3-18 por lóculo. Estilo apical, trígono, persistente; estigma 3-lobado, papiloso. Fruto aerocárpico, cápsula loculicida, globosa, pluriseminada. Embrión recto. Fig. 1.1 (e).

**Distribución y hábitat.** Las especies de *Nothoscordum* se distribuyen desde el sur de América del Norte hasta América Austral, la mayor diversidad de especies se encuentra en

las provincias de Corrientes y Entre Ríos (Argentina), sur de Brasil y Uruguay. *Nothoscordum gracile* (Aiton) Stearn es una especie cosmopolita considerada como una maleza tanto en América como en regiones templadas de otros continentes (Souza *et al.*, 2009, 2012). Fig. 1.2 (d)

**Observaciones.** Género con aproximadamente 20 especies (Guaglianone, 1972). Hasta el momento, no existe una revisión taxonómica del género *Nothoscordum* y según Ravenna (WCSP, acceso 2014) el número de especies ascendería a ca. 80.

**Fenología:** Las especies de este género florecen entre septiembre y octubre. La mayoría de las especies florecen durante la primavera, aunque otras especies sólo lo hacen en otoño o en ambas estaciones.

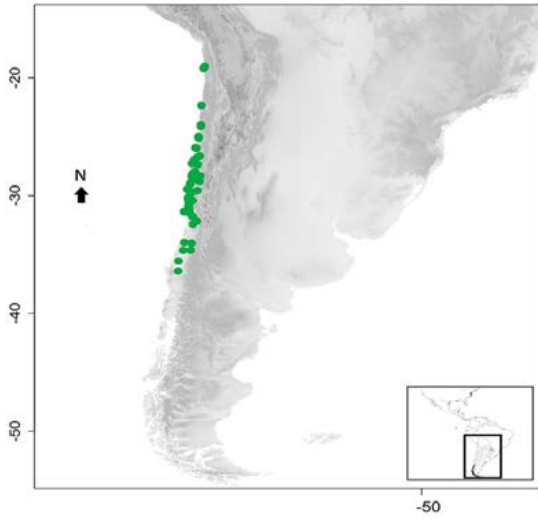
***Tristagma*** Poepp., Fragm. Syn. Pl.: 8. 1833. ESPECIE TIPO: *Tristagma nivale* Poepp. & Endl.

=*Steinmannia* Phil., Anales Univ. Chile 65: 64. 1884. Garaventa Looser, Revista Chilena Hist. Nat. 48: 79.1945. ESPECIE TIPO: *Steinmannia graminifolia* Phil.

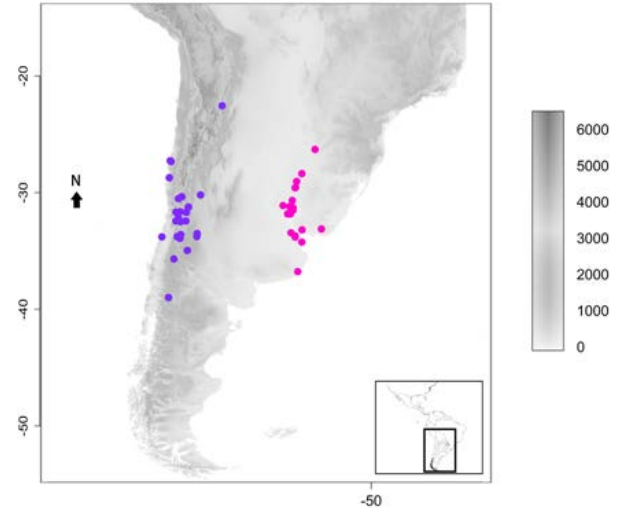
La descripción del género se encuentra en el Capítulo 4 de la presente tesis.

## Discusión

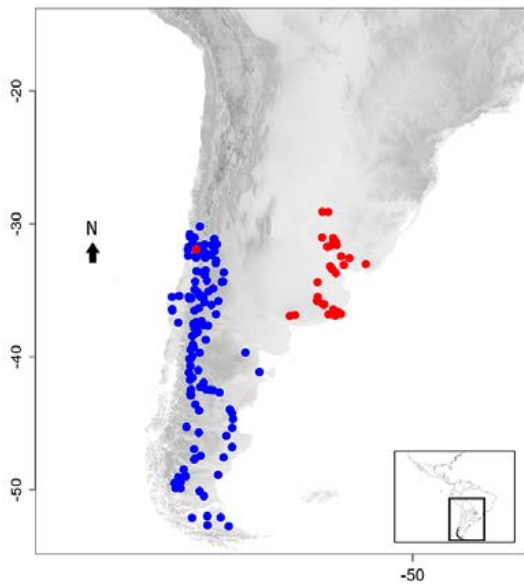
La clasificación más reciente de la familia Amaryllidaceae reconoce tres tribus para la subfamilia Allioideae: Allieae, Gilliesieae y Tulbaghieae (Chase y Reveal, 2009). Sin embargo, algunos géneros de la tribu Gilliesieae (*Ipheion s.l.*, *Latace*, *Leucocoryne s.l.*, *Nothoscordum* y *Tristagma*) han sido agrupados informalmente en “tribu Ipheieae” (Rudall *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2010; Escobar *et al.*, 2012; Escobar, 2012) sobre la base de caracteres morfológicos, anatómicos (Rudall *et al.*, 2002) y moleculares (Fay y Chase, 1996; Fay *et al.*, 2006; Escobar *et al.*, 2012). Estos trabajos no incluyeron la decisión de Ravenna (2001), quien asumiendo que los estaminodios en *Leucocoryne*, son del mismo origen que la corona en *Tulbaghia*, agrupa a ambos géneros en una tribu independiente, Leucocoryneae, con *Leucocoryne* como tipo nomenclatural. Sin embargo, la tribu Leucocoryneae *sensu* Ravenna no tiene fundamento filogenético y posee escasos criterios morfológicos y anatómicos que la justifiquen. En tanto, los estudios filogenéticos sustentan la monofilia del grupo “Ipheieae” (Fay *et al.*, 1996; Fay *et al.*, 2006; Escobar, 2012) y la formación de una entidad taxonómica reconocible con la inclusión de *Leucocoryne*. En estos trabajos *Tulbaghia* (Tulbaghieae) y *Allium* (Allieae) surgen claramente como grupos hermanos de las tribus Gilliesieae, y Leucocoryneae. De acuerdo a estos resultados, los apéndices florales en *Leucocoryne* y en *Tulbaghia* no serían homólogos, siendo necesario un estudio del desarrollo de estas estructuras para establecer claramente las homologías de los apéndices en estos géneros y en los encontrados para *Gethyum*, *Gilliesia* y *Miersia* (Rudall *et al.*, 2002). Por tanto los caracteres que circunscriben la tribu Leucocoryneae son la presencia de simetría floral actinomorfa y de nectarios septales, los que constituyen sinapomorfías para el grupo.



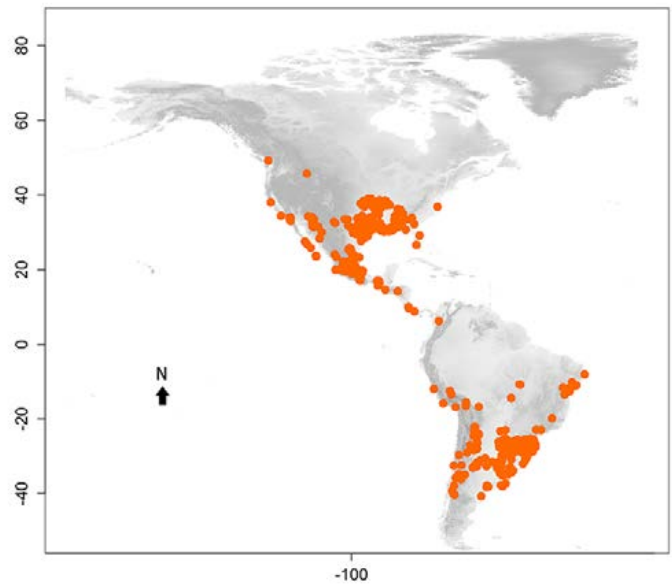
(a) *Leucocoryne*



(b) *Beauverdia* (círculos rosas) y *Latace* (círculos violetas)



(c) *Tristagma* (círculos azules) e *Ipheion* (círculos rojos)



(d) *Nothoscordum*

Figura 1.2: Distribución de los géneros de la tribu Leucocoryneae

## Parte II

### Circunscripción del género *Tristagma*



## Capítulo 2

# Posición de *Tristagma* en el contexto filogenético de la tribu Leucocoryneae

*Si buscas resultados distintos, no hagas siempre lo mismo.*

Albert Einstein

## Introducción

Como hemos visto en el Cap. 1 las relaciones entre las especies, géneros y tribus de la subfamilia Allioideae han ido cambiando a lo largo de la historia, debido al desarrollo de nuevas técnicas, o simplemente debido a los diferentes criterios adoptados por los autores que estudiaron estos taxones. Las relaciones filogenéticas dentro de la familia Amaryllidaceae se estudian desde hace dos décadas (Fay y Chase, 1996), y a medida que se han ampliado los muestreos, la circunscripción de los distintos taxones analizados ha cambiado, y en consecuencia, se han redefinido familias, tribus y géneros (Angiosperm Phylogeny Group, 1998; Angiosperm Phylogeny Group II, 2003; Chase *et al.*, 2009). En particular, el APG III (Chase *et al.*, 2009) basado en las inferencias filogenéticas generadas a partir de diversos marcadores moleculares, sugiere la inclusión de la familia “Alliaceae” dentro de la familia Amaryllidaceae, teniendo esta última prioridad nomenclatural debido a la propuesta de conservación de Meerow *et al.* (2007).

De acuerdo a Fay *et al.* (2006) y Chase *et al.* (2009) dentro de la subfamilia Allioideae podemos reconocer tres tribus [cuatro con la división de Gilliesieae en dos tribus: Gilliesieae y Leucocoryneae, (Sassone *et al.*, 2014a)]: Allieae (con un sólo género), Gilliesieae (14 géneros) y Tulbaghieae (con dos géneros). Del estudio de estos trabajos y otros parciales: Nguyen *et al.* (2008); Jara-Arancio *et al.* (2014); Souza *et al.* (2015); Escobar (2012); Stafford y Rønsted (2015), se infiere que las relaciones entre las tribus de la subfamilia Allioideae son las siguientes:[Allieae [Tulbaghieae + Gilliesieae], o si se consideran 4 [Allieae [Tulbaghieae + [Gilliesieae + Leucocoryneae]].

Los estudios filogenéticos fueron realizados dentro de las tribus con distintos objetivos: Nguyen *et al.* (2008) presentan una filogenia de *Allium* (= la tribu Allieae), donde resulta monofilético, pudiéndose observar la formación de tres clados principales dentro del género. Por otra parte, las relaciones dentro de la tribu Tulbaghieae fueron estudiadas recientemente con un amplio muestreo de los dos géneros que la componen, siendo la monofilia de la tribu corroborada (Stafford y Rønsted, 2015), y sugiriendo que el género *Prototulbalghia* (Vosa, 2007) en su circunscripción actual sería parte de *Tulbaghia*. Las relaciones dentro de la tribu Gilliesieae han sido exploradas por Escobar (2012), habiéndose también corroborado la monofilia de la misma y resultando la tribu Leucocoryneae [(*sensu* Sassone *et al.* (2015))]

como su grupo hermano. Asimismo Escobar (2012) señala las sinapomorfias morfológicas de Gilliesieae en relación a Leucocoryneae: 1) simetría floral bilateral, 2) perigonio abierto a campanulado 3) la disposición de los tépalos libres o basalmente connados 4) el grado de fusión de los filamentos 5) la presencia de osmóforos, y por último 6) la carencia de nectarios. Dentro de la tribu se distinguen 2 clados principales: Clado I compuesto por: *Gethyum*, *Gilliesia* y *Trichlora*; Clado II formado por los géneros: *Miersia*, *Speea* y *Schickendantziella*. Como ya nos hemos referido en el Cap. 1, la tribu Leucocoryneae cuenta con 6 géneros, entre los cuales se incluye *Tristagma* y la circunscripción de los mismos ha sido muy conflictiva. Fay *et al.* (2006) han explorado las relaciones entre los géneros de manera preliminar, donde se recupera la monofilia de la misma, y los géneros *Ipheion* y *Tristagma* resuelven como hermanos, mientras que *Nothoscordum* se divide en dos clados, en uno de los cuales se anidan especies de *Beauverdia*. Con el objetivo de recircunscribir al género *Beauverdia* se ha realizado una filogenia morfológica incluyendo algunos géneros de la tribu; en este trabajo *Beauverdia* resulta monofilético (Sassone *et al.*, 2014b).

También se han explorado las relaciones de parentesco de *Leucocoryne* (Jara-Arancio *et al.*, 2014; Souza *et al.*, 2015), donde se infiere que el género es monofilético con la inclusión de *L. incrassata* Phil. y *L. narcissioides* Phil., especies tratadas también bajo los géneros *Pabellonia* y *Stemmatium* respectivamente (Cap. 1), y se corrobora que *Latace* (= *Zoellnerallium*) es el grupo hermano de este género. En ambos trabajos se analiza la región ITS y se observa la división de *Leucocoryne* en 4 clados: 1) *L. alliacea* y *L. conferta*; 2) *L. dimorphopetala* y *L. narcisoides*; 3) *L. coquimbensis*, *L. macropetala*, *L. appendiculata*, *L. talinensis*, *L. angustipetala*, *L. purpurea* y *L. violacescens*; y por último 4) *L. vittata*, *L. ixiioides*, *L. foetida*, y *L. pauciflora*. Morfológicamente el clado formado por las especies de *Leucocoryne* se puede caracterizar por la presencia de estaminodios y número básico  $x = 5$  (3M+2A), con  $2n = 10, 18$  ó  $19$ . Asimismo, Souza *et al.* (2015) corroboran la monofilia del género *Latace* (= *Zoellnerallium*) poniendo a prueba la identidad del mismo, y distinguiéndolo de *Nothoscordum* [género muy afín morfológicamente (Sassone *et al.*, 2013)]. *Latace* resulta distinguible por la presencia de catáfilos internos del bulbo de color rojizo, acompañado de abundantes cristales (Sassone *et al.*, 2015).

Recientemente Souza *et al.* (2016a) estudiaron las relaciones de Leucocoryneae de manera más exhaustiva utilizando los marcadores *trnG* e ITS. El trabajo tiene especial énfasis en la

evolución cariológica de la tribu y en el análisis de la circunscripción de *Latace* (= *Zoellnerallium*). Concluyen que todos los géneros son monofiléticos, a excepción de *Beauverdia* que se anida en *Nothoscordum*, y que el número básico ancestral de la tribu es  $x = 5$  (3M+2A). Obtienen que el clado [*Leucocoryne* + *Latace*] es el grupo hermano de [*Tristagma* + *Ipheion*]. Asimismo se estima que el número básico de *Latace* es  $x = 12$  (4M+8A)[por primera vez, dado que previamente se consideraba  $x = 4$  ó  $6$  (Crosa, 2004)] y se propone una hipótesis de origen del mismo a partir del número básico de la tribu, generado a través de traslocaciones robertsonianas y duplicaciones.

Como ya hemos mencionado, los estudios citogenéticos realizados en géneros y especies de Leucocoryneae, muestran diferencias tanto en el nivel de plodía (diploide a hexaploide), en el número básico cromosómico ( $x = 4, 5, 6, 7$  y  $12$ ) y en la fórmula cariotípica [presencia de cromosomas acrocéntricos (A) y/o metacéntricos (M)], variación en el número fundamental (NF, 14, 16, 24, 32, etc.) y en el tamaño de los cromosomas [ $4.3\mu\text{m} - 18\mu\text{m}$ , (Crosa, 2004), Tabla 2.1]. Por otra parte *Ipheion*, *Beauverdia* y *Nothoscordum* presentan cariotipos bimodales, probablemente originados por traslocaciones robertsonianas<sup>1</sup> (Crosa, 1972, 1975; Tamura, 1995; Souza *et al.*, 2010). Con el principal objetivo de estudiar la evolución cariotípica del género *Nothoscordum* secc. *Nothoscordum*, Souza *et al.* (2012) concluyen que citológicamente es un género muy diverso, con 2 números básicos ( $x = 4$  y  $x = 5$ ) y con presencia de poliploidía inter e intraespecífica, sugiriendo un origen reciente del género y en particular de la secc. *Nothoscordum*.

---

<sup>1</sup>fusión centrica de cromosomas acrocéntricos

Especie	$x$	$2n$	Formula	FN	Publicado en
<i>Beauverdia dialystemon</i>	desconocido				
<i>Beauverdia hirtella</i> subsp. <i>hirtella</i>	5	10	6M+4A	16	Crosa (1972); Souza <i>et al.</i> (2010)
<i>Beauverdia hirtella</i> subsp. <i>lorentzii</i>	desconocido				
<i>Beauverdia sellowiana</i>	5	10	6M+4A	16	Crosa (1975); Souza <i>et al.</i> (2010)
<i>Beauverdia vittata</i>	5	10	6M+4A	16	Crosa (1972)
<i>Ipheion sessile</i>	5	20	4SM+16A	24	Crosa (1975); Souza <i>et al.</i> (2010)
<i>Ipheion tweedieanum</i>	7	14	14A	14	Crosa (1975, 2002); Souza <i>et al.</i> (2010)
<i>Ipheion uniflorum</i>	6	12	2SM+10A	14	Crosa (1975); Souza <i>et al.</i> (2010)
<i>Latace andina</i>	12	24	8M+16A	32	Souza <i>et al.</i> (2016b)
<i>Nothoscordum andicolum</i>	5	18	14M+4A	16	Crosa (1972)
<i>Nothoscordum arenarium</i>	5	10 (20)	6M+4A	16	Souza <i>et al.</i> (2009)
<i>Nothoscordum bivalve</i>	5	18	14M+4A	16	Crosa (1972); Souza <i>et al.</i> (2016b)
<i>Nothoscordum bonariense</i>	?	26	22M+4A	48	Souza (2012)
<i>Nothoscordum gracile</i>	-	18,19			Crosa (1972); Nuñez (1990); Souza <i>et al.</i> (2012)
<i>Nothoscordum montevidense</i> var. <i>minarum</i>	(4) 5	10 (16)	6M+4A	32	Montes y Nuciari (1987); Souza (2012)
<i>Nothoscordum montevidense</i> var. <i>montevidense</i>	4	8	8M	16	Montes y Nuciari (1987); Souza (2012)
<i>Nothoscordum nudicaule</i>	5	10,18,19	6M+4A	16	Crosa (1975); Nuñez <i>et al.</i> (1974); Souza <i>et al.</i> (2016b)
<i>Nothoscordum montevidense</i> var. <i>latipetalum</i>	4	16, 24, 32	12M+4A	28	Montes y Nuciari (1987)
<i>Tristagma ameghinoi</i>	desconocido				
<i>Tristagma circinatum</i>	desconocido				
<i>Tristagma gramiifolium</i>	4	8	6M+2A	14	Crosa (1981)
<i>Tristagma nivale</i>	4	16	12M+4A	28	Crosa (1981)
<i>Tristagma patagonicum</i>	4	8	6M+2A	14	Crosa (1981)
<i>Trsitagma bivalve</i>	4	8	6M + 2A	14	Crosa (1981)
<i>Tristagma gracile</i>	desconocido				
<i>Tristagma violaceum</i>	desconocido				

Tabla 2.1: Datos citogenéticos conocidos de las especies estudiadas, y las fuentes bibliográficas correspondientes. Referencias:  $x$ : número básico cromosómico,  $2n$ : complemento cromosómico del esporofito, M: metacéntrico, A: acrocéntrico, FN: número fundamental

En cuanto a la distribución geográfica de la subfamilia Allioideae resulta interesante su análisis a la luz del contexto filogenético. Esta subfamilia se distribuye en numerosos lugares del mundo, a excepción de los trópicos, Nueva Zelanda y Australia. La tribu Allieae se encuentra distribuida principalmente en el Hemisferio Norte: Norteamérica, Europa y China, existe una especie africana y en el Hemisferio Sur solo se encuentran especies naturalizadas o escapadas de cultivo. Por otra parte, la tribu Tulbaghiaea se encuentra distribuida únicamente en el continente Africano, mientras que Gilliesieae es endémica de la región más Austral, encontrándose distribuida principalmente en Chile, aunque también hay especies en Argentina, Bolivia y Perú (Escobar, 2012). Leucocoryneae por su parte, habita principalmente en el Hemisferio Sur, mientras que una especie de *Nothoscordum*: [*N. bivalve* (L.) Britton] alcanza el Hemisferio Norte (Méjico y sur de E.E.U.U., ver Cap. 1, Fig. 1.2 y ver Cáp. 5). Dentro de la tribu, el género *Leucocoryne* crece exclusivamente en Chile, ocupando diversas áreas geográficas (Jara-Arancio *et al.*, 2014). Por su parte *Latace* se distribuye en Chile y en la cordillera de los Andes, también en Argentina (Jujuy, Mendoza y Neuquén). *Nothoscordum* habita en Argentina, Uruguay, Chile, sur de Brasil, Mejico y USA, mientras que *Beauverdia* e *Ipheion* se encuentran distribuidos principalmente en la región pampeana de Argentina y Uruguay, alcanzando el sur de Brasil, sólo una especie de *Ipheion* se encuentra en la cordillera de la costa en Chile (*Ipheion sessile*), ver Cap. 1, Fig. 1.2. El género *Tristagma* se distribuye en Argentina, desde Mendoza hacia el sur, ocupando áreas de estepa, la costa patagónica, y en regiones andinas de la cordillera; en Chile crece desde el centro (donde se encuentra su zona de mayor diversidad), alcanzando Tierra del Fuego (ver Cap. 1, Fig. 1.2).

Hasta el momento se han evidenciado diversas fuentes de conflicto entre y dentro de los géneros de la tribu Leucocoryneae. A continuación se detallan algunas de las problemáticas no resueltas dentro de la tribu Leucocoryeae:

- Problemática en *Beauverdia*

La circunscripción de las especies de *Beauverdia* ha sido controversial desde sus inicios (Herter, 1943), diversos autores incluyeron sus especies en *Nothoscordum* (Crosa, 1975; Ravenna, 2000), mientras que otros la consideraron como parte de otros géneros, entre ellos: *Ipheion* (Stearn, 1943; Traub y Moldenke, 1955; Guaglianone, 1972) y *Tristagma* (Traub, 1963). Recientemente Sassone *et al.* (2014b) basados en caracteres morfológicos

resucita el género descrito por [Herter \(1943\)](#) con una nueva circunscripción incluyendo 4 especies: *B. dialystemon*, *B. hirtella*, *B. sellowiana* y *B. vittata*.

- Problemática en *Ipheion*.

Como hemos venido relatando, la circunscripción de este género tampoco fue sencilla, y la cantidad de especies que lo componen ha variado de acuerdo a los diversos autores que los estudiaron ([Sassone et al., 2013](#)), incluyendo desde 3 hasta 26 especies. La circunscripción aceptada actualmente incluye tres especies: *I. sessile*, *I. tweedieanum* e *I. uniflorum*. La relación con *Tristagma* también es objeto de discusión, dado que [Ravenna \(2000\)](#) lo considera una sección dentro de este género. Se diferencia morfológicamente de *Tristagma* por la presencia de una bráctea bífida (*vs.* dos brácteas fusionadas sólo en la base) y el fruto humifuso (*vs.* fruto erecto). También se han reportado diferencias tanto en la morfología de los cromosomas, el número básico ( $x$ ), como en la fórmula cariotípica [ $x = 5 (4A+1M)$ ,  $x = 6(4A+2A)$  y  $x = 7 (7A)$  *vs*  $x = 4 (3M+1A)$ ] [Crosa \(1975, 1981\)](#); [Souza et al. \(2010\)](#), Tabla 2.1.

- Problemática en *Latace*.

Este género cuenta con 2 especies caracterizadas por la presencia de catáfilos rojizos, y abundantes cristales en el mismo. El aspecto general de la inflorescencia siempre ha sido considerado morfológicamente muy similar a las especies del género *Nothoscordum*, y de hecho [Ravenna \(2000\)](#) lo ha considerado un subgénero dentro del mismo.

- Problemática en *Nothoscordum*.

La morfología floral dentro de las especies de *Nothoscordum* es muy uniforme y su distribución amplia lo ha llevado a una difícil discriminación de las especies que lo componen, como a una controversial circunscripción del mismo. Hasta el momento no se cuenta con una revisión completa del género, permaneciendo la cantidad de especies que lo componen incierta. De acuerdo a [Guaglianone \(1972\)](#) las especies que lo componen son aprox. 20, sin embargo el número de especies podría ascender a ca. de 80 si se consideran los nombres propuestos por [Ravenna \(WCSP, acceso 2016\)](#). [Guaglianone \(1972\)](#) realizó un estudio del género con énfasis en las especies ubicadas en la provincia de Entre Ríos (Argentina), donde propone la división del género en

dos secciones, por un lado, la sección tipo, y por otro *N. secc. Inodorum*. Ésta división ha sido luego apoyada por datos citogenéticos dado que se corresponden con distintos números básicos  $x = 4$  (4M) y  $x = 5(3M+2A)$ , para la secc. *Nothoscordum* y la secc. *Inodorum* respectivamente. La sección *Nothoscordum secc. Inodorum* está compuesta por especies de flores blancas con estambres concrecentes en su base, mientras que la secc. *Nothoscordum* está compuesta por especies de flores blancas y amarillas, con los estambres libres entre sí, y la presencia o no de lígula en las hojas. Para ambas secciones hay casos comprobados de hibridación. Para la sección tipo existe el reporte de un híbrido natural entre *N. montevidense* y *N. bonariense* en Uruguay. Asimismo, Nuñez (1990) propone que *N. bonariense* es un alohexaploide derivado directamente de *N. bivalve* o de sus mismos progenitores. Se ha reportado también el origen híbrido de especies de *N. secc. Inodorum*: Souza *et al.* (2012) concluye que el cariotipo  $2n = 19$  de *N. gracile* se formó por un evento de fusión céntrica que ocurrió en *N. nudicaule* y luego fue transmitido a los citotipos tetraploides de *N. macrostemon*.

En resumen, la circunscripción de las especies que conforman a este género, y los eventos de hibridación conocidos hasta el momento sugieren fuertemente que existe flujo génico interespecífico dentro de cada sección, mientras que no habría hibridación entre especies de diferentes secciones (Nuñez, 1990).

- Problemática en *Tristagma*

Hasta el momento, no existe una revisión para el género; diferentes conflictos tanto a nivel específico como con sus géneros cercanos han dificultado la delimitación de sus especies. No se conoce de manera precisa el número de especies que componen a este género, ni es clara la circunscripción de las mismas, como tampoco las características morfológicas y cariológicas que lo distinguen. Muchas de las especies fueron consideradas como parte de otros géneros de la tribu Leucocoryneae (para más detalles ver Cap. 4). Asimismo, muchos autores han dudado de la inclusión de *T. graminifolium* (Phil.) Ravenna como parte de este género. Esta especie se ha descrito en el género *Steinmannia* Phil. dadas sus marcadas diferencias morfológicas con el resto de las especies.

Como vimos en la Introducción General la construcción de filogenias, y en particular las



construidas a partir de datos moleculares ha resultado ser una técnica de utilidad para la resolución de conflictos sistemáticos. La forma más común de visualizar los resultados obtenidos a partir de inferencias filogenéticas suele ser a través de árboles dicotómicos, dado que este modelo ha permitido la discusión y la puesta a prueba de hipótesis de manera sencilla. Los métodos más utilizados para la obtención de árboles son:

- **Máxima parsimonia:** Este método utiliza un mínimo de asunciones *a priori* sobre los caracteres utilizados como fuente de información, se asume que cualquier carácter heredable es una homología potencial, entonces, todos los caracteres son tratados de igual manera, con la misma influencia, al momento de inferir los árboles filogenéticos debido a que no se identifican homoplasias *a priori* (Hennig, 1968). En este método, la hipótesis filogenética que se prefiere es la que implica la mínima cantidad de cambios evolutivos (pasos) que se requieren para explicar una determinada matriz de caracteres (Peña, 2011).
- **Inferencia Bayesiana:** Este método estadístico se basa en la interrelación cuantitativa entre la función de verosimilitud y las distribuciones anteriores y posteriores de probabilidad. Esta interrelación está dada por el teorema de Bayes, el cual permite calcular la probabilidad posterior a partir de la verosimilitud y probabilidad anterior de los datos; está basada en la definición de probabilidades conjuntas: Para dos eventos, A (datos) y B (hipótesis filogenéticas), la probabilidad conjunta de A y B es igual a la probabilidad condicional de uno de los eventos dado el otro, multiplicado por la probabilidad de la condición (Huelsenbeck *et al.*, 2001).

Las incongruencias y las politomías resultan difíciles de explicar en términos de árboles filogenéticos. El uso de otras técnicas permitieron discutir la influencia de otros procesos que ocurrieron durante la historia evolutiva de los taxones, eventos tales como: hibridación, transferencia horizontal de genes, recombinación y/o duplicación o pérdida de genes, etc. (Hudson y Bryant, 2006).

La construcción de redes filogenéticas sin raíz es uno de los métodos alternativos para reconciliar los “set” de datos conflictivos que presentan una historia evolutiva distinta a la que puede ser representada en forma de árbol dicotómico. De hecho, las redes son un tipo de gráfico filogenético que puede representar una colección de particiones (en inglés: split,

conjuntos o divisiones que pueden ser compatibles o no). Las particiones compatibles, se representan cada una como una rama, y por ende el gráfico resultante es un árbol. Sin embargo, en algunos casos las particiones no son compatibles y se observan como ramas paralelas (indicando evolución reticulada). La mayoría de los métodos de construcción de redes se basan en métodos de distancia (tales como “Neighbor Joining”) con la idea de minimizar al máximo la distancia entre los terminales.

A partir de los análisis hechos hasta el momento en Asparagales (Ito *et al.*, 1999; Seberg *et al.*, 2012) se exploraron tres marcadores plastidiales: *trnL-F*, *matK* y *ndhF*; y también ITS, región proveniente de ADN ribosomal nuclear, que usualmente suele ser más variable que las regiones no codificantes plastidiales. Este marcador ha sido ampliamente utilizado en análisis de monocotiledóneas y ha resultado ser muy informativo (Meerow *et al.*, 2000; Kwembeya *et al.*, 2007; Zarrei *et al.*, 2009; Escobar, 2012; Souza *et al.*, 2015), en particular para *Allium* [dentro de la tribu Allieae, (Nguyen *et al.*, 2008; Choi *et al.*, 2012; Mashayekhi y Travis Columbus, 2014)]. Si bien se han reportado diversas críticas sobre el uso de ITS (ej. posibilidad de estar analizando distintos alelos o pseudogenes, posible incorporación de ITS por hibridación), en los análisis filogenéticos realizados en plantas ha resultado ser resolutivo a nivel específico, Nieto Feliner y Rosselló (2007) han recomendado su uso dadas sus numerosas ventajas (fácil amplificación, evolución concertada de las diversas copias, universalidad de los cebadores, alto nivel de variación, etc.).

En el presente capítulo se propone:

- Corroborar la monofilia de la tribu Leucocoryneae y estudiar las relaciones filogenéticas entre los distintos géneros que la componen.
- Corroborar la monofilia del género *Tristagma* y estudiar las relaciones entre sus especies.
- Evaluar los diferentes clados que se forman a la luz de evidencias existentes hasta el momento y con el fin de esclarecer las diversas problemáticas que presentan estos géneros.

# Materiales y Métodos

## Material analizado

Se examinaron un total de 64 individuos, de los cuales 59 corresponden a 28 especies pertenecientes a todos los géneros de la tribu Leucocoryneae, los otros cinco individuos representan a los grupos externos pertenecientes a las tribus de la subfamilia Allioidea: *Allium cepa* (tribu Allieae), *Gilliesia graminea*, *Solaria miersioides* y *Miersia chilensis* (tribu Gilliesiae) y *Tulbaghia capensis* (tribu Tulbaghiae), Tabla [2.2](#).

Taxon	Voucher	Lugar de colección	matK	ndhF
<i>Allium cepa</i>	Steele et al.(2012)	Chile	JQ276391	JQ276779
<i>Beauverdia hirtella</i> subsp. <i>lorentzii</i>	Giussani, L. 424	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Complejo Termas de Concepción.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia hirtella</i> subsp. <i>hirtella</i>	Giussani, L. 482	Uruguay. Lavalleja. Cerro Arequita	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia dialystemon</i>	Castillo, A. s.n.	Cultivada. Procedencia desconocida	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia dialystemon</i>	Giussani, L. 501	Argentina. Pcia. Buenos Aires. Gonnet	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia sellowiana</i>	Castillo, A. GMC2007	Cultivada. Procedencia: Uruguay.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia sellowiana</i>	Giussani, L. 462	Uruguay. Minas. Cerro Verdún.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia sellowiana</i>	Giussani, L. 465	Uruguay. Minas. Cerro Verdún.(8 tepalos)	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia vittata</i>	Giussani, L. 429	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Uruguay. Colonia Elia	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia vittata</i>	Giussani, L. 431	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Uruguay. Camino de Colonia Elia a Puerto Campichue	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Beauverdia vittata</i>	Giussani, L. 481	Uruguay. Lavalleja. Cerro Arequita	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Gilliesia graminea</i>	Steele et al.(2012)	Chile	JQ276392	AY225027
<i>Ipheion sessile</i>	Castillo, A. s.n.	Cultivada. Uruguay.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Ipheion sessile</i>	Giussani, L. 469	Uruguay. Minas. Cerro Verdún.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Ipheion tweedeanum</i>	Giussani, L. 420	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Ruta Nac. 14. Arroyo Gualeján	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Ipheion tweedeanum</i>	Giussani, L. 488	Uruguay. San José. Ruta 24, de Fray Bentos a Paysandú.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Ipheion uniflorum</i>	Múlgura, M. E. 4587	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Saladillo4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Ipheion uniflorum</i>	Morrone, O. 6339	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Tandil4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Latace andina</i>	Zuloaga, F. 12378	Argentina. Pcia. Mendoza. Hotel Termas del Sosneado	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Leucocoryne coquimbensis</i>	Seberg,O. et. al. (2012)	Chile	JQ435523	AF508407
<i>Leucocoryne izioides</i>	Chase 16467	Chile	HQ392952	HQ392931
<i>Leucocoryne izioides</i>	Johnson, L. 10-131	Chile. Santiago. Camino a Farellones	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Leucocoryne narcisoides</i>	Chase 19070	Chile	HQ392953	HQ392932
<i>Leucocoryne pauciflora</i>	Chase 16462	Chile	HQ392954	HQ392933
<i>Leucocoryne purpurea</i>	Chase 2604	Chile	HQ392955	HQ392934
<i>Miersia chilensis</i>	Sassone, A. 42	Chile. Valparaíso. PN La Campana.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum sp.1</i>	Deginani, N. 2180	Argentina. Pcia. Mendoza. Tunuyán. Manzano Histórico.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum andicolum</i>	Zuloaga, F. 13116	Argentina. Jujuy. Santa Catalina.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum arenarium</i>	Morrone, O. 6301	Uruguay. Colonia. Pque. Forestal Ferrando.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bivalve</i>	Noriega 16	Méjico. Durango. El Carmen	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Morrone, O. 6247	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Tandil. Cerro de las Animas.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Giussani, L. 650	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Magdalena. Arroyo Juan Blanco	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Giussani, L. 504	Uruguay. San José. Ruta 24, de Fray Bentos a Paysandú.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Giussani, L. 426	Ruta Nac. 14. Complejo Termas Concepción, frente a la cabaña 4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum gracile</i>	Morrone, O. 6221	Argentina. Pcia. Buenos Aires: General Pueyrredón. Sierra de los Padres	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum montevidense var montevidense</i>	Morrone, O. 6317	Uruguay. Lavalleja. Minas. Cerro Verdún.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum montevidense var minarum</i>	Giussani, L. 648	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Magdalena. Arroyo Juan Blanco	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum nudicaule</i>	Giussani, L.	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Ruta Nac. 14. Arroyo Gualeján	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum striatellum</i>	Giussani, L. 643	Chile. Biobío. Concepción	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Nothoscordum striatellum</i>	Giussani, L. 648	Chile. Biobío. Nuble	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Solaria miersioides</i>	Zuloaga, F. 12510	Argentina. Pcia. Neuquén. Minas. Lagunas de Epu-Lauquen	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma sp.</i>	Sassone, A. 41	Argentina. Pcia. Mendoza. Las Leñas a Valle Hermoso.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma ameghinoi</i>	Zuloaga, F. 15321	Argentina. Pcia. Mendoza. Luján de Cuyo. Vallecitos4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma aff. bivalve</i>	Pfanzelt 166 (CONC 164252)	Chile	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma bivalve</i>	Moreira 1087 (SGO)	Chile. Maule. Vilches, Reserva Nacional Lircay	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma bivalve</i>	Giussani, L. 624	Chile. Santiago. Desde Santiago a Farellones. Curva n° 33.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma bivalve</i>	Giussani, L. 647	Chile. Biobío. Ñuble. Valle Las Trancas	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma bivalve</i>	Giussani, L. 631	Chile. Maipo. Ruta G 25. Cajón del Maipo.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma bivalve</i>	Giussani, L. 645	Chile. Biobío. Ñuble. Valle Las Trancas	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma circinatum</i>	Zuloaga, F. 12356	Argentina. Pcia. Mendoza. Las Leñas4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma circinatum</i>	Sassone, A. 34	Argentina. Pcia. Mendoza. Las Leñas a Valle Hermoso.4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma gracile</i>	Giussani, L. 650	Chile. Biobío. Camino a Reserva del Ñuble. Valle del Río Digullin.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma graminifolium</i>	Giussani, L. 637	Chile. Santiago. Cerro Renca.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Zavala-Gallo, L. 102	Argentina. Pcia. Río Negro. Bariloche. Cima del C° Challhuaco	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Zuloaga, F. 15014	Argentina. Pcia. Neuquén. Loncopué. Copahue.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Zuloaga, F. 15138	Argentina. Pcia. Neuquén. Minas. De Laguna Varvarco a Campos a Pichi Neuquén	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Sassone, A. 21	Argentina. Pcia. Neuquén. Zapala	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Zuloaga, F. s.n.	Argentina. Pcia. Mendoza. Sa. del Nevado4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Rafael, M. 48	Argentina. Pcia. Chubut. Futaleufú. Esquel4	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Sassone, A. 30	Argentina. Pcia. Mendoza. Camino a Hotel y Termas el Sosneado	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Rafael, M. 49	Argentina. Pcia. Chubut. Futaleufú. Esquel	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Zuloaga, F. 12534	Argentina. Pcia. Neuquén. Minas. Desvío de la Ruta Provincial 43, hacia El Tacho	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tristagma violaceum</i>	Giussani, L. 652	Chile. Biobío. Ñuble. Valle del Río Digullin.	xxxxxxx	xxxxxxx
<i>Tulbaghia violacea</i>	Steele et al.(2012)	Sudáfrica	JQ276393	JQ276781

Tabla 2.2: Taxones incluidos en los análisis filogenéticos, voucher o referencia bibliográfica, lugar de colección y accesión de Genbank para secuencias de las regiones *matK* y *ndhF*

Para todas las especies durante el muestreo se consideró la variación morfológica dentro de las mismas y se incluyeron individuos de diversas localidades, con el fin de abarcar la totalidad de la distribución geográfica.

Para evaluar la variación genética intraespecífica y la delimitación de especies, varios estudios señalan la importancia de incluir múltiples muestras como una estrategia para proveer mayor soporte al estatus monofilético de cada especie y evitar interpretaciones erróneas en grupos de origen reciente (Maddison y Knowles, 2006). Es por eso que para la región ITS se realizó un muestreo diferencial de 96 taxones correspondientes a 29 especies del grupo interno (tribu Leucocoryneae), este muestreo amplio sólo se utilizó para la región ITS. Se consideró como grupo externo a las especies del género *Lycoris* obtenidas de Genbank (Tabla 2.3).

Tabla 2.3: Taxones incluidos en los análisis filogenéticos con el marcador ITS, voucher o referencia bibliográfica, lugar de colección y acceso de Genbank para secuencias de las región ITS

Taxon	Voucher	Lugar de colección	acceso GenBank
<i>Allium cepa</i>	BF-ALL-047	Hirschegger et al. (2009)	FJ664287
<i>Allium sativum</i>	BF-ALL-037	Hirschegger et al. (2009)	EU626375
<i>Allium triquetrum</i>	Morrone, O. 6252	Argentina. Pcia. Bs. As. Tandil	xxxxxxx
<i>Brauerdia dialystemon</i>	Chase, M. 744	Argentina	HQ393008
<i>Brauerdia dialystemon</i>	Castillo, A. s.n.	Cultivada. Proendencia desconocida	xxxxxxx
<i>Brauerdia dialystemon</i>	Giussani, L. 501	Argentina. Pcia. Buenos Aires. Gonnet	xxxxxxx
<i>Brauerdia dialystemon</i>	Giussani, L. 500	Argentina. Pcia. Buenos Aires. La Plata. Cdad. De los Niños	xxxxxxx
<i>Brauerdia hirtella</i>	Chase 1073	Uruguay	HQ393009
<i>Brauerdia hirtella</i>	Giussani, L. 424	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Complejo Termas de Concepción.	xxxxxxx
<i>Brauerdia hirtella</i>	Giussani, L. 482	Uruguay. Lavalleja. Cerro Arequita	xxxxxxx
<i>Brauerdia hirtella</i>	Giussani, L. 468	Uruguay. Lavalleja. Cerro Arequita	xxxxxxx
<i>Brauerdia sellowiana</i>	Castillo, A. GMC2007	Cultivada. Proendencia: Uruguay.	xxxxxxx
<i>Brauerdia sellowiana</i>	Giussani, L. 462	Uruguay. Minas. Cerro Verdín.	xxxxxxx
<i>Brauerdia sellowiana</i>	Giussani, L. 465	Uruguay. Minas. Cerro Verdín. (8 tepales)	xxxxxxx
<i>Brauerdia vittata</i>	Giussani, L. 429	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Uruguay. Colonia Elia	xxxxxxx
<i>Brauerdia vittata</i>	Giussani, L. 431	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Uruguay. Camino de Colonia Elia a Puerto Campichino	xxxxxxx
<i>Brauerdia vittata</i>	Giussani, L. 481	Uruguay. Lavalleja. Cerro Arequita	xxxxxxx
<i>Gilliesia graminea</i>	Chase, M. 450	Chile	HQ393006
<i>Iphicium sessile</i>	Chase, M. 1596	Uruguay	HQ393010
<i>Iphicium sessile</i>	Castillo, A. s.n.	Cultivada. Uruguay.	xxxxxxx
<i>Iphicium sessile</i>	Giussani, L. 469	Uruguay. Minas. Cerro Verdín.	xxxxxxx
<i>Iphicium sessile</i>	Giussani, L. 487	Uruguay. San José.	xxxxxxx
<i>Iphicium sessile</i>	Giussani, L. 469	Uruguay. Lavalleja	xxxxxxx
<i>Iphicium tuordecaum</i>	Giussani, L. 420	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Ruta Nac. 14. Arroyo Gualayán	xxxxxxx
<i>Iphicium tuordecaum</i>	Giussani, L. 488	Uruguay. San José. Ruta 24, de Fray Bentos a Paysandú.	xxxxxxx
<i>Iphicium uniflorum</i>	Chase, M. 1497	Uruguay	HQ393011
<i>Iphicium uniflorum</i>	Giussani, L. 496	Argentina. Pcia. Buenos Aires: San Isidro.	xxxxxxx
<i>Iphicium uniflorum</i>	Múlgura, M. E. 4587	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Saladillo	xxxxxxx
<i>Iphicium uniflorum</i>	Morrone, O. 6339	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Tandil	xxxxxxx
<i>Iphicium uniflorum</i> 'Rolf Fidler'	Chase, M. 449	Uruguay	HQ393012
<i>Latace andina</i>	Jara-Arancio 38	Chile	KF171082
<i>Latace andina</i>	Giussani 625	Chile. Santiago. Desde Santiago a Farellones.	xxxxxxx
<i>Latace andina</i>	Sassone 41	Argentina. Pcia. Mendoza. Las Leñas a Valle Hermoso.	xxxxxxx
<i>Latace andina</i>	Zuloaga, F. 12378	Argentina. Pcia. Mendoza. Hotel Termas del Sosneado	xxxxxxx
<i>Leucocoryne coquimbensis</i>	Jara-Arancio 6291	Chile	KF171090
<i>Leucocoryne trinoides</i>	Johnson, L. 10-131	Chile. Santiago. Camino a Farellones	xxxxxxx
<i>Leucocoryne narcissioides</i>	Jara-Arancio 6297	Chile	KF171102
<i>Leucocoryne vittata</i>	Jara-Arancio 6275	Chile	KF171101
<i>Lycoris radiata</i>	De bibliografía	See, J.H. no publicado	JX975647
<i>Lycoris sprengeri</i>	De bibliografía	Shi et al. (2006)	AY942716
<i>Miersia chilensis</i>	Sassone, A. 42	Chile. Valparaíso. PN La Campana.	xxxxxxx
<i>Nothoscordum sp1</i>	Degmani, N. 2180	Argentina. Pcia. Mendoza. Tunuyán. Manzano Histórico.	xxxxxxx
<i>Nothoscordum sp2</i>	Sassone, A. 24	Argentina. Pcia. Mendoza. Luján de Cuyo	xxxxxxx
<i>Nothoscordum andicolaum</i>	Zuloaga, F. 13116	Argentina. Jujuy. Santa Catalina.	xxxxxxx
<i>Nothoscordum arcanarium</i>	Morrone, O. 6301	Uruguay. Colonia. Pque. Forestal Ferrando.	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bisulve</i>	Noriega 16	México. Durango. El Carmen	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Morrone, O. 6247	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Tandil. Cerro de las Animas.	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Giussani, L. 650	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Magdalena. Arroyo Juan Blanco	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Giussani, L. 504	Uruguay. San José. Ruta 24, de Fray Bentos a Paysandú.	xxxxxxx
<i>Nothoscordum bonariense</i>	Giussani, L. 426	Ruta Nac. 14. Complejo Termas Concepción, frente a la cabaña 4	xxxxxxx
<i>Nothoscordum gracile</i>	Morrone, O. 6221	Argentina. Pcia. Buenos Aires: General Pueyrredón. Sierra de los Padres	xxxxxxx
<i>Nothoscordum montevidense var latipetalum</i>	Villamil, C. 11687	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Bahía Blanca	xxxxxxx
<i>Nothoscordum montevidense var minarum</i>	Giussani, L. 648	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Magdalena. Arroyo Juan Blanco	xxxxxxx
<i>Nothoscordum montevidense var montevidense</i>	Morrone, O. 6317	Uruguay. Lavalleja. Minas. Cerro Verdín.	xxxxxxx
<i>Nothoscordum nudicaule</i>	Giussani, L.	Argentina. Pcia. Entre Ríos. Ruta Nac. 14. Arroyo Gualayán	xxxxxxx
<i>Nothoscordum nudicaule</i>	Peralta s.n.	Argentina. Pcia. Mendoza. Luján de Cuyo	xxxxxxx
<i>Nothoscordum nudicaule</i>	Giussani, L. 506	Argentina. Pcia. Buenos Aires: Gonnet	xxxxxxx
<i>Nothoscordum sp</i>	Giorgetti, M.	Argentina. Pcia. Salta. Angastaco	xxxxxxx
<i>Solaria atropurpurea</i>	Chase, M. 693	Chile	HQ393007
<i>Solaria miersioides</i>	Zuloaga, F. 12510	Argentina. Pcia. Neuquén. Minas. Lagunas de Epu-Lauquen	xxxxxxx
<i>Tristagma sp2</i>	Jara-Arancio 15729	Chile.	KF171083
<i>Tristagma sp-3</i>	Chase 692	Chile	HQ393023
<i>Tristagma aneghinoides</i>	Zuloaga, F. 15321	Argentina. Pcia. Mendoza. Luján de Cuyo. Vallecitos	xxxxxxx
<i>Tristagma aff. bisulve</i>	Pflanzelt 166 (CONC 164252)	Chile	xxxxxxx
<i>Tristagma aff. bisulve</i>	Marticoirena 591 (CONC 165627)	Chile. Maipo. Cerro Cantillana.	xxxxxxx
<i>Tristagma bisulve</i>	Giussani, L. 624	Chile. Santiago. Desde Santiago a Farellones. Curva n°33.	xxxxxxx
<i>Tristagma bisulve</i>	Giussani, L. 629	Chile. Santiafo	xxxxxxx
<i>Tristagma bisulve</i>	Giussani, L. 631	Chile. Maipo. Ruta G25. Cajón del Maipo.	xxxxxxx
<i>Tristagma bisulve</i>	Giussani, L. 645	Chile. Biobío. Nuble. Valle Las Trancas	xxxxxxx
<i>Tristagma bisulve</i>	Giussani, L. 647	Chile. Biobío. Nuble. Valle Las Trancas	xxxxxxx
<i>Tristagma bisulve</i>	Jara-Arancio 2883	Chile	KF171081
<i>Tristagma bisulve</i>	Muñoz, M. 4744 (SGO)	Chile 13a. Región	xxxxxxx
<i>Tristagma bisulve</i>	Morveira 1087 (SGO)	Chile. Maule. Vilches. Reserva Nacional Liray	xxxxxxx
<i>Tristagma circinatum</i>	Zuloaga, F. 15199	Argentina. Pcia. Mendoza.	xxxxxxx
<i>Tristagma circinatum</i>	Zuloaga, F. 12356	Argentina. Pcia. Mendoza. Las Leñas	xxxxxxx
<i>Tristagma circinatum</i>	Sassone, A. 34	Argentina. Pcia. Mendoza. Las Leñas a Valle Hermoso.	xxxxxxx
<i>Tristagma gracile</i>	Giussani, L. 650	Chile. Biobío. Camino a Reserva del Nuble. Valle del Río Digullin.	xxxxxxx
<i>Tristagma gracile</i>	Muñoz 4122 (SGO 146571)	Chile. Santiago. Bahía Catalina a Piatué.	xxxxxxx
<i>Tristagma graminifolium</i>	Montero 2440 (CONC 130289)	Chile. Cerro Renca.	xxxxxxx
<i>Tristagma graminifolium</i>	Giussani, L. 637	Chile. Santiago. Cerro Renca.	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Zavala-Gallo, L. 102	Argentina. Pcia. Río Negro. Bariloche. Cima del C° Challhuaco	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Humano, s.n.	Argentina. Pcia. Santa Cruz	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Covieres 3704 (CONC 160213)	Chile	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Zuloaga, F. 15014	Argentina. Pcia. Neuquén. Minas. Loucopué. Copahue	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Zuloaga, F. 15138	Argentina. Pcia. Neuquén. Minas. De Laguna Varvaros a Campos a Pichi Neuquén	xxxxxxx
<i>Tristagma nivale</i>	Humano, s.n.	Argentina. Pcia. Santa Cruz	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Zuloaga, F.	Argentina. Pcia. Mendoza. Sa. del Nevado	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Rafael, M. 48	Argentina. Pcia. Chubut. Futaleufú. Esquel	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Sassone, A. 25	Argentina. Pcia. Mendoza. Vallecitos.	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Sassone, A. 30	Argentina. Pcia. Mendoza. Camino a Hotel y Termas el Sosneado.	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Zuloaga, F. 12534	Argentina. Pcia. Neuquén. Minas. Desvío de la Ruta Provincial 43, hacia El Tacho	xxxxxxx
<i>Tristagma patagonicum</i>	Rafael, M. 49	Argentina. Pcia. Chubut. Futaleufú. Esquel	xxxxxxx
<i>Tristagma violaceum</i>	Giussani, L. 652	Chile. Biobío. Nuble. Valle del Río Digullin.	xxxxxxx
<i>Tulbaghia capensis</i>	H.J. Choi s.n. (KH)	Choi et al. (2012)	GQ412258
<i>Tulbaghia similis</i>	GAT:Tax 2165	Mashayekhi y Columbus (2014)	KF419389
<i>Tulbaghia violacea</i>	Li Q-Q et al. 091110	Li et al. (2014)	KT373964

## Aislamiento de ADN, amplificación y secuenciación

Se extrajo ADN a partir de hojas de los ejemplares colectados en el campo y conservadas en sílica gel, siguiendo el protocolo de extracción “total CTAB” (Doyle y Doyle, 1987). La reacción de PCR se realizó con fragmentos solapados utilizando los siguientes marcadores: ITS (ITS4–ITS1; ITS2–ITS5) y los plastidiales: *trnL–F* (*TRNL–C–TRNL–D*; *TRNL–E–TRNL–F*), *matK* (*matK AF–matK 8R*), siguiendo a Ito *et al.* (1999) y *ndhF* que fue amplificado en 3 regiones (Fig. 2.1). Se utilizaron los siguientes cebadores: 5F-972R, 972-1666R, 1318F-3R, siguiendo a Olmstead y Sweere (1994) y Aliscioni *et al.* (2003), Tabla 2.4.

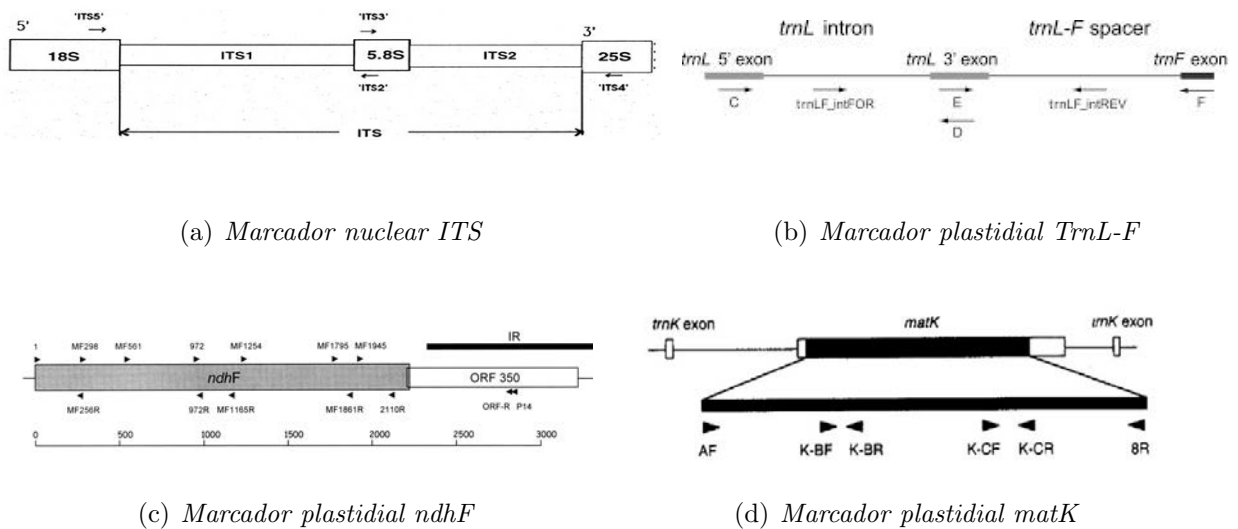


Figura 2.1: Marcadores genéticos utilizados para la amplificación de las secuencias analizadas.

Región	Cebador	Secuencia (5' a 3')
ITS	ITS-2	GCTGCGTTCTTCATCGATGC
ITS	ITS-3	GCATCGATGAAGAACGCAGC
ITS	ITS-4	TCCTCCGCTTATTGATATGC
ITS	ITS-5	GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG
<i>matK</i>	AF	CTATATCCACTTATCTTTCAGGAGT
<i>matK</i>	8R	AAAGTTCTAGCACAAGAAAGTCGA
<i>ndhF</i>	5F	ATGGAACAKACATATSAATAT
<i>ndhF</i>	972R	CATCATATAACCCAATTGAGAC
<i>ndhF</i>	972F	GTCTCAATTGGGTTATATGATG
<i>ndhF</i>	1666R	ATCCAATGAACAAAGTAAAAAG
<i>ndhF</i>	1318F	GGATTAACYGCATTTTATATGT
<i>ndhF</i>	3R	CCCCCTAYATATTTGATACCTT
<i>trnL-F</i>	<i>TRNL-C</i>	CGAAATCGGTAGACGCTACG
<i>trnL-F</i>	<i>TRNL-E</i>	GTTCAAGTCCCTCTATCCCC
<i>trnL-F</i>	<i>TRNL-D</i>	GGGGATAGAGGGACTTGAAC

Tabla 2.4: Nombres y secuencias ADN de los cebadores utilizados en este estudio

La reacción de amplificación se realizó en 25  $\mu$ l de volumen de reacción, conteniendo entre 20–40 ng de ADN con una concentración final de 1x de buffer PCR sin Mg, 5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.025 mM de cada nucleótido (dNTP), 0.2  $\mu$ M de cada cebador, entre 1.25 y 3 unidades de Taq Polymerasa (Invitrogen Life Technologies, São Paulo, Brazil) y en algunos casos se agregó 0.2% de albúmina bovina (BSA) y/o 0.5  $\mu$ M de DMSO 10% como aditivos para mejorar la reacción. Esta reacción fue realizada en un termociclador (Eppendorf Mastercycler personal) usando los siguientes parámetros:

ITS: 1 ciclo de 94°C por 5 min, 34 ciclos de 94°C por 30 seg, 53°C por 1 min, y 72°C por 1 min 30 seg, y una extensión final de 72°C por 7 min.

*trnL-F*: 1 ciclo de 94 °C por 5 min, 34 ciclos de 94°C por 30 seg, 48 °C por 1 min, y 72°C por 1 min 30 seg, y una extensión final de 72 °C por 7 min.



*ndhF*: 1 ciclo de 94 °C por 4 min, 34 ciclos de 94°C por 30 seg, 48 °C for 1 min, y una extensión de 72 °C por 2 min.

*matK*: 1 ciclo de 94°C por 5 min, 34 ciclos 94°C por 30 seg, 53°C por 1 min, y 72°C por 1 min 30 seg, y una extensión final de 72°C por 7 min.

Los productos obtenidos por PCR fueron cuantificados por comparación cualitativa con un marcador (20–30 ng/ $\mu$ l) en electroforesis de agarosa 1%, usando 1x buffer TBE y tiñendo con Sybr Safe <sup>®</sup>. Los productos de PCR fueron procesados por Macrogen, Inc. <sup>®</sup>(Seoul, Korea), dónde se realizaron las reacciones de secuenciación utilizando “ABI PRISM BigDye Terminator Cycle Sequencing Kits” con AmpliTaq DNA polymerasa (Applied Biosystems, Seoul, Korea), siguiendo también el protocolo sugerido por los fabricantes ([Giussani et al., 2009](#)). La edición y ensamblaje de las secuencias se realizó mediante los programas Chromas Pro 1.15 (Technelysium Pty, Ltd, Tewantin, Australia) y Bioedit 7.0.5.3. ([Hall, 1999](#)); se realizó un alineamiento iterativo mediante el programa Muscle integrado en Mega 5 ([Tamura et al., 2011](#)), utilizando los siguientes parámetros: penalización de la apertura de “gaps” (GAP = -400), la extensión de “gaps” no fue penalizada (GEP = 0).

## Análisis filogenéticos

Los datos fueron evaluados mediante inferencia bayesiana (IB) con el programa MrBayes v.3.1.2 ([Huelsenbeck y Ronquist, 2001](#)) y mediante el principio de máxima parsimonia (MP) utilizando el programa TNT ([Goloboff et al., 2008](#)). Las matrices de datos fueron analizadas en forma independiente y de manera combinada, las mismas pueden ser solicitadas a la autora de esta tesis.

- **Inferencia bayesiana(IB)**: La reconstrucción filogenética mediante inferencia bayesiana fue realizada empleando la cadena de Markov de Monte Carlo (MCMC), y los modelos de sustitución nucleotídica. Para la búsqueda de modelo de evolución molecular se utilizó el programa jModelTest v.0.0.187 ([Posada, 2008](#)), utilizando el test jerárquico de máxima verosimilitud y bajo el criterio de Akaike (AIC) se determinó el modelo que mejor ajustaba a cada set de datos. La matriz combinada fue particionada usando el respectivo modelo de substitución para cada marcador. Se corrieron dos

cadenas independientes, cada una con cuatro cadenas (tres calientes y una fría) y se calcularon 100 millones de generaciones, muestreando cada 1000 generaciones, éste alto número de generaciones fue posible lograrlo utilizando el portal CIPRES, disponible “on-line” que permite realizar corridas en diferentes computadoras (Miller *et al.*, 2010). Todos los árboles generados fueron evaluados con el programa Tracer v.1.6.0 (Rambaut y Drummond, 2013), con lo cual se determinó el tamaño efectivo de muestra (ESS), convergencia de ambas corridas (fría y caliente), velocidad con que las cadenas convergen, y la eliminación del 25 % de los árboles encontrados previo a la fase estacionaria (“Burn-in”). Con los restantes árboles se reconstruyó un árbol de consenso con regla de la mayoría y se calcularon las probabilidades posteriores.

- **Máxima Parsimonia (MP):** Los caracteres no informativos fueron eliminados a priori del análisis y los informativos fueron tratados bajo pesos iguales mientras que los “gaps” fueron tratados como dato faltante. En este análisis se empleó la estrategia de búsquedas heurísticas bajo la opción análisis de islas (Ratchet), con 10 réplicas y 1000 repeticiones por réplica, reteniendo 10 árboles por réplica y muestreando el 10 % de los caracteres. Las ramas no soportadas fueron colapsadas y búsquedas múltiples fueron realizadas hasta encontrar los árboles con menor número de pasos. Conjuntamente, fueron calculados los índices de retención (IR) y de consistencia (IC) para evaluar la cantidad de homoplasia en los datos. Con la totalidad de los árboles más parsimoniosos obtenidos se generó un árbol de consenso estricto y/o consenso de mayoría. El soporte de los clados se midió utilizando el índice de Bootstrap, realizando 10000 réplicas y utilizando métodos de búsqueda heurísticas.
- **Neighbor-Net(NN):** Un método de reconstrucción de redes filogenéticas basados en distancia fue utilizado para detectar, mediante representación gráfica, posibles incompatibilidades o conflictos en las señales filogenéticas (Bryant y Moulton, 2004; Bryant *et al.*, 2007; Levy y Pachter, 2011) utilizando las matrices concatenadas de datos y sólo la matriz ITS, basado en la opción de distancia UncorrectedP, implementada en el programa SplitsTree4 v 4.11.3 (Huson *et al.*, 2006; Huson y Bryant, 2014). Se calcularon los valores de soporte por Bootstrap para cada split usando 1000 réplicas.

## Resultados

En todos los análisis individuales y en el combinado, se exploraron tanto el método de máxima parsimonia como el de inferencia bayesiana, ambos resultaron en topologías muy similares, es por eso que se ha decido mostrar los árboles generados por inferencia bayesiana. En la Tabla 2.5 se muestran las características de los alineamientos, los modelos seleccionados y algunos resultados principales considerando la totalidad de las muestras, para todos los marcadores analizados, para los métodos de MP e IB utilizados, Fig. 2.2, 2.3, 2.4.

Set de Datos	ITS	<i>matK</i>	<i>ndhF</i>	cpDNA	ITS+cpDNA
No. de Taxa	96	64	64	64	57
No. total de caracteres	582	1189	1988	3177	3759
No. de caracteres informativos para parsimonia	203 (34,9%)	166 (14%)	165 (8,5%)	331 (10, 5%)	601 (16%)
Secuencia del grupo interno más corta	<i>Leucocoryne irioides</i> (543 pb)	<i>Nothoscordum andicolum</i> (1166 pb)	<i>Tristagma patagonicum</i> (1973 pb)	–	–
Secuencia del grupo interno más larga	<i>Nothoscordum andicolum</i> (561 pb)	<i>Tristagma bivale</i> (1174 pb)	<i>Ipheion sessile</i> (1980 pb)	–	–
Modelo seleccionado por el criterio AIC	GTR+I+G	TVM+I+G	TPM1uf+G	-	-
No. de árboles más parsimoniosos	108	100	139	446	36
Longitud del árbol	1375	348	293	665	1590
Índice de Consistencia (CI)	0.52	0.61	0.71	0.63	0.57
Índice de Retención (RI)	0.87	0.83	0.91	0,85	0.84
Número de nodos con BS > 90	34	5	12	25	25
Número de nodos con PP > 0,95	51	5	25	27	42
“Indels” informativos en el grupo interno	delección 6 bp = género <i>Leucocoryne</i> (436-443)	inserción 3 pb = ATG <i>Nothoscordum</i> secc. <i>Inodorum</i> (126-129)	inserción 6 pb = TAATAA <i>Ipheion</i> <i>tweedieanum</i> e <i>I. sessile</i> (1402-1405)		
	delección 1 bp = <i>Ipheion uniflorum</i> (439)				
	inserción 3 bp = AAA <i>Ipheion</i> <i>tweedieanum</i> (468-470)				
	inserción 2 bp = AT <i>Ipheion uniflorum</i> (546-547)				
	inserción 2 bp = TG <i>Nothoscordum</i> secc. <i>Inodorum</i> (110)				
	inserción 2 bp = TA/AA/AG (528-529) y TG/TA (558-9) género <i>Beuaverdia</i>				
	inserción 1 bp = T <i>Nothoscordum</i> secc. <i>Inodorum</i> (91)				

Tabla 2.5: Resumen de los análisis realizados para los marcadores moleculares estudiados.

## Filogenia plastidial

La región *trnL-F* fue utilizada de manera preliminar con especies representadas de los diversos géneros analizados (15 especies provenientes de secuencias propias y disponibles en [Genbank](#)), para esta región se obtuvo muy baja variabilidad entre las secuencias estudiadas, menor al 5 % de variación, razón por la cual no se completó la matriz de datos, a pesar de haber sido utilizado ampliamente para la familia Amaryllidaceae.

Las características de los alineamientos obtenidos con secuencias correspondientes a los genes *matK* y *ndhF* son presentadas en la Tabla 2.5. El gen *ndhF* resultó ser la región más informativa, y la región que presentó el mayor número de inserciones (“indels”, Tabla 2.5). Las topologías obtenidas en los análisis individuales resultaron altamente congruentes por lo cual se continuaron los análisis de manera conjunta.

El análisis combinado de los dos marcadores resuelve con alto soporte las relaciones basales de las especies estudiadas. Como observamos en la figura 2.2, se recupera la monofilia de la tribu Leucocoryneae (PP:1).

Dentro de la tribu de interés se obtienen con alta probabilidad posterior dos clados principales. A continuación se detalla el anidamiento de los clados dentro del grupo interno:

- Clado I (PP:0.9/BS< 50) formado por las especies de los *Leucocoryne* y *Latace*.
- Clado II (PP:0.99/BS:100) formado por las especies de los géneros: *Tristagma*, *Ipheion*, *Nothoscordum* y *Beauverdia*. Dentro de este clado se pueden distinguir otros dos agrupamientos principales (Fig. 2.2).
  - Clado II 1 (PP:1/BS:100): compuesto por los géneros *Tristagma* e *Ipheion*
    - el Clado II 1.1 (PP: 1/BS:100) formado por las especies de *Ipheion* y algunas de las especies de *Tristagma*: *T. ameghinoi*, *T. bivalve* (Hook. ex Lindl.) Traub y *T. circinatum* (Sandw.) Traub.
    - el Clado II 1.2 (PP:1/BS:100): está compuesto por ejemplares de *T. gracile* (Phil.) Traub, *T. graminifolium*, *T. patagonicum* (Baker) Traub, *T. nivale* Poepp. y *T. violaceum* (Kunth) Traub.
  - Clado II 2 (PP:1/BS:100): Compuesto por *Beauverdia* y *Nothoscordum*.

- el Clado II 2.1 (PP:1/BS:100) compuesto por *Nothoscordum* secc. *Nothoscordum* y las especies de *Beauverdia*.
- el Clado II 2.2 (PP:1/BS:100) compuesto por especies de *Nothoscordum* secc. *Inodorum*.

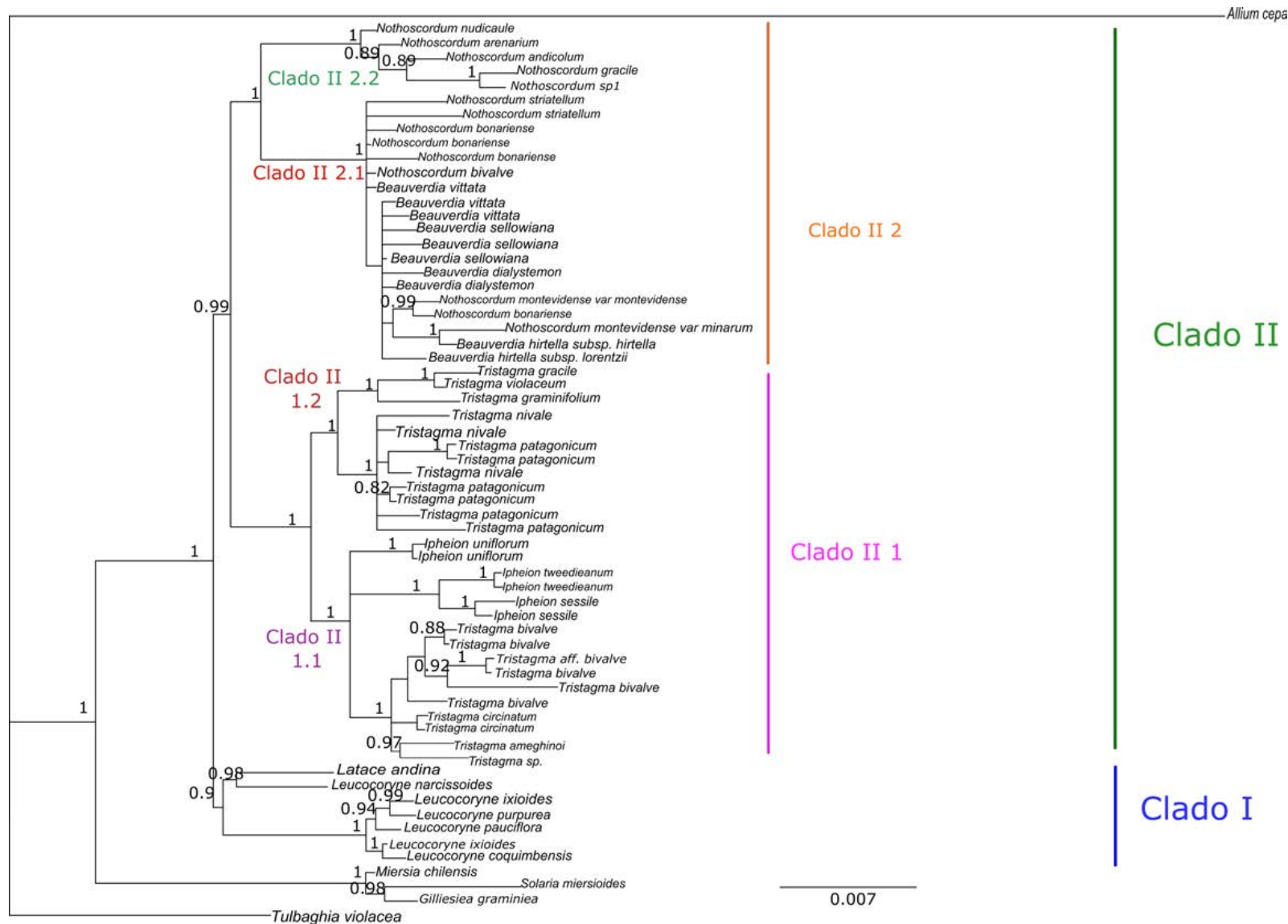


Figura 2.2: Consenso de mayoría generado a partir de inferencia bayesiana usando las secuencias obtenidas con los marcadores plastidiales. Sobre las ramas se observa la probabilidad posterior de cada clado.

## Filogenia nuclear ITS y análisis combinado

### Filogenia nuclear ITS

Este marcador fue utilizado previamente para el orden Asparagales, resultando altamente informativo y efectivo para resolver relaciones a nivel específico, al igual que observamos en nuestros análisis (Tabla 2.5).

Se recupera la monofilia de la tribu Leucocoryneae (Fig. 2.3) y se observa la relación esperada con las otras tribus de la subfamilia (Tribus: Allieae, Tulbaghieae y Gilliesieae). Dentro de la tribu se recuperan con alto soporte los clados descritos para los marcadores plastidiales. La principal diferencia para el marcador ITS, es la falta de resolución para recuperar el clado I, aunque se recupera la monofilia tanto del género *Leucocoryne* como del género *Latace*. Los Clados I y II, y los clados internos II 1 y II 2.1 y 2.2 también se recuperan con alto soporte (Fig. 2.3). Asimismo, a diferencia de lo obtenido por los marcadores plastidiales, los resultados del marcador ITS muestran a *Ipheion* como grupo hermano del género *Tristagma* (en la filogenia plastidial este clado no resulta resuelto internamente, Clado II 1.1). En *Ipheion* se recupera la monofilia de sus 3 especies, resultando *Ipheion sessile* relacionada a *I. tweedianaum* y por fuera se agrupan los individuos de *Ipheion uniflorum*.

Dentro del género *Tristagma* se corrobora la monofilia de las siguientes especies:

- *T. gracile*
- *T. nivale*
- *T. circinatum*
- *T. graminifolium*
- *T. patagonicum* (incluyendo especímenes con características descritas para otras especies, que en esta tesis consideramos como sinónimos, e.j. *T. malalhuense* Ravenna)

Por otra parte *T. bivalve* no resuelve como entidad monofilética, ya que *T. violaceum* resulta incluido en el mismo clado. La posición de *T. violaceum* difiere con la obtenida en los marcadores plastidiales, siendo la mayor incongruencia entre ambos tipos de marcadores. Con respecto al clado II 2 (PP:1/BS:100), se observan los mismos dos clados que los obtenidos para el análisis de cpDNA (clado II 2.1 y 2.2). Sin embargo, se observa dentro del clado II 2.1 mayor resolución que con los marcadores plastidiales. *Nothoscordum* secc. *Nothoscordum* y las especies de *Beauverdia* se agrupan formando dos clados: uno que contiene a *Beauverdia*



*sellowiana* y *Nothoscordum bivalve* con individuos de *N. montevidense* y *N. bonariense*, y otro con el resto de las especies de *Beauverdia*: *B. dialystemon*, *B. hirtella* y *B. vittata* con otros individuos de *N. montevidense* y *N. bonariense*. Dentro del género *Beauverdia*, se recupera la monofilia de las especies: *B. hirtella*, *B. dialystemon* y *B. vittata*. En cambio, las especies *N. bonariense* y *N. montevidense* no serían monofiléticas. Este último resultado se observa con la aparición de varios individuos de estas especies de *Nothoscordum* en clados distintos.

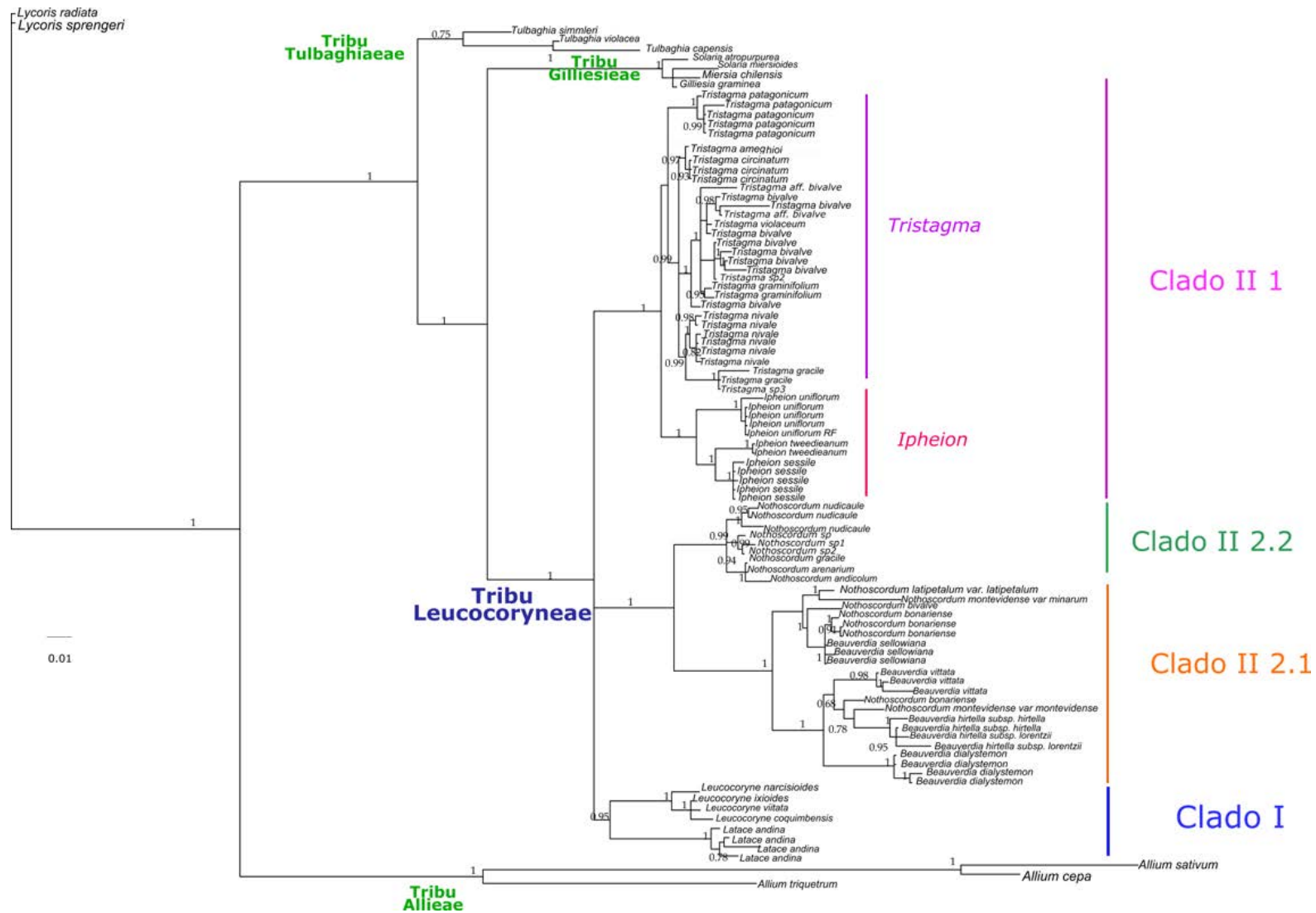


Figura 2.3: Consenso de mayoría generado a partir de inferencia bayesiana usando las secuencias obtenidas con el marcador ITS. Sobre las ramas se observa la probabilidad posterior de cada clado.

## Análisis combinado

En particular en el análisis combinado (Fig. 2.4), al igual que con el marcador ITS y los marcadores plastidiales, se recuperan los clados basales con alto soporte, el único que no tiene alto soporte, sino moderado (PP:0,79/BS:70) es el Clado I que incluye los representantes de los géneros *Leucocoryne* + *Latace*.

Las principales diferencias observadas en el análisis combinado con respecto al análisis del marcador ITS son:

- *Ipheion* está anidado en *Tristagma*, ubicado en un clado compuesto por *T. bivalve* y *T. circinatum*.
- Dentro de *Tristagma* se puede observar que: *T. patagonicum* y *T. nivale* resultan hermanas, mientras que por fuera se agrupan: *T. graminifolium*, *T. gracile* y *T. violaceum*.
- *T. violaceum* se relaciona con *T. gracile* apoyando la posición obtenida por los marcadores plastidiales.

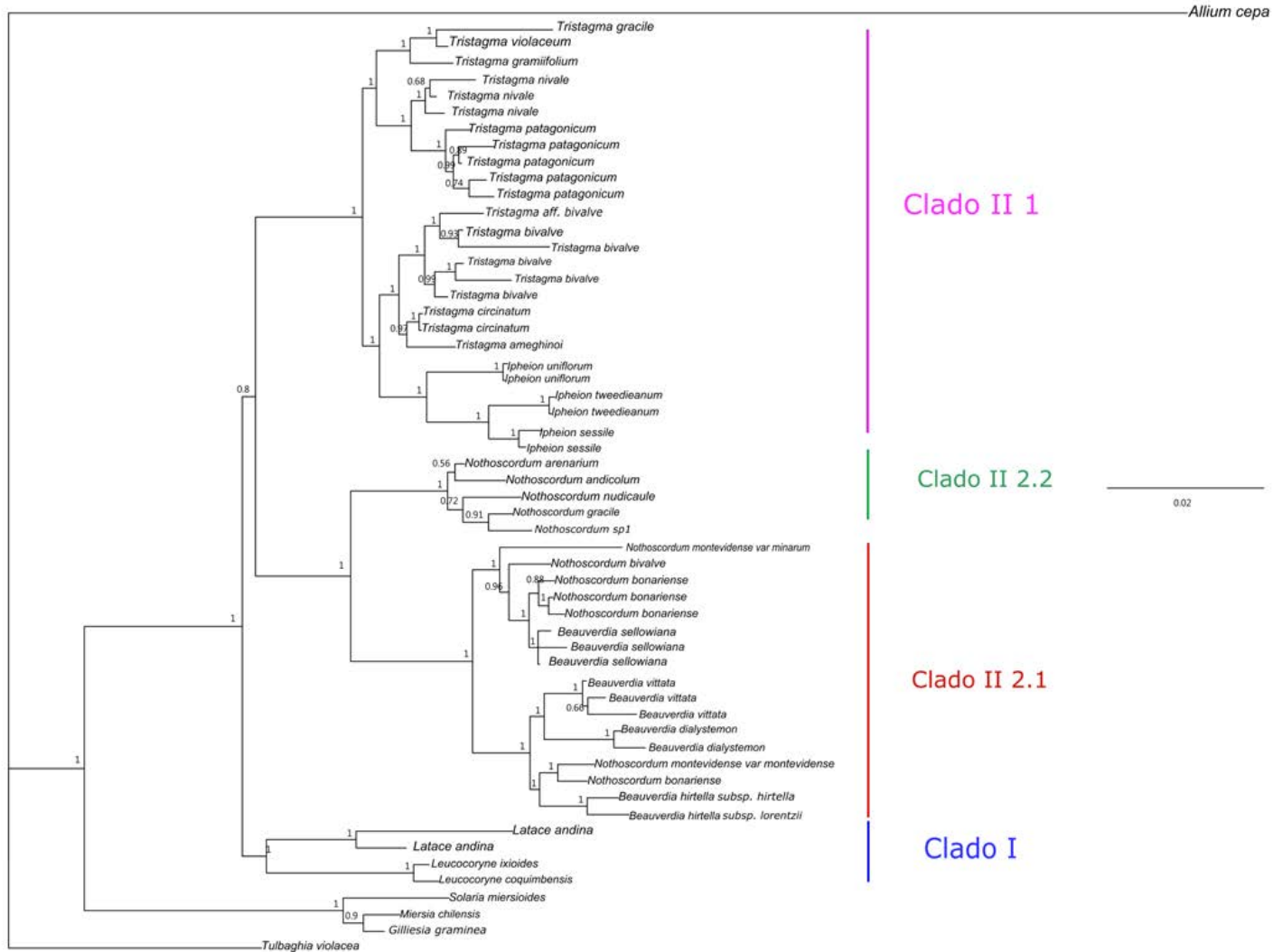
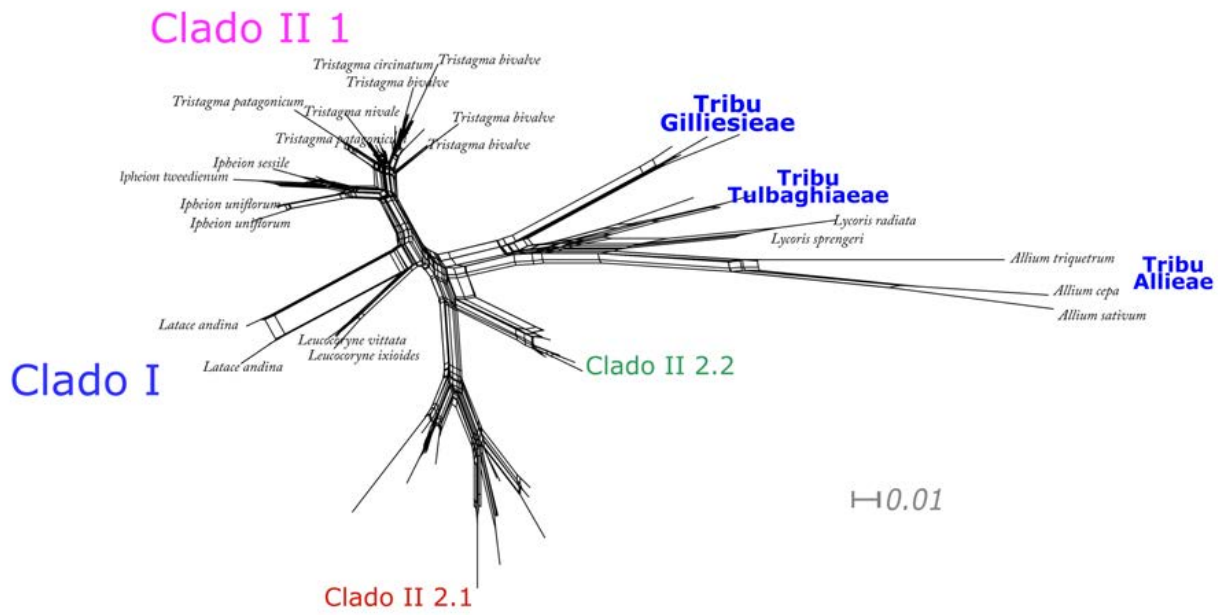


Figura 2.4: Consenso de mayoría generado a partir de inferencia bayesiana usando las secuencias obtenidas con los marcadores ITS, *matK* y *ndhF* combinados. Sobre las ramas se observa la probabilidad posterior de cada clado.

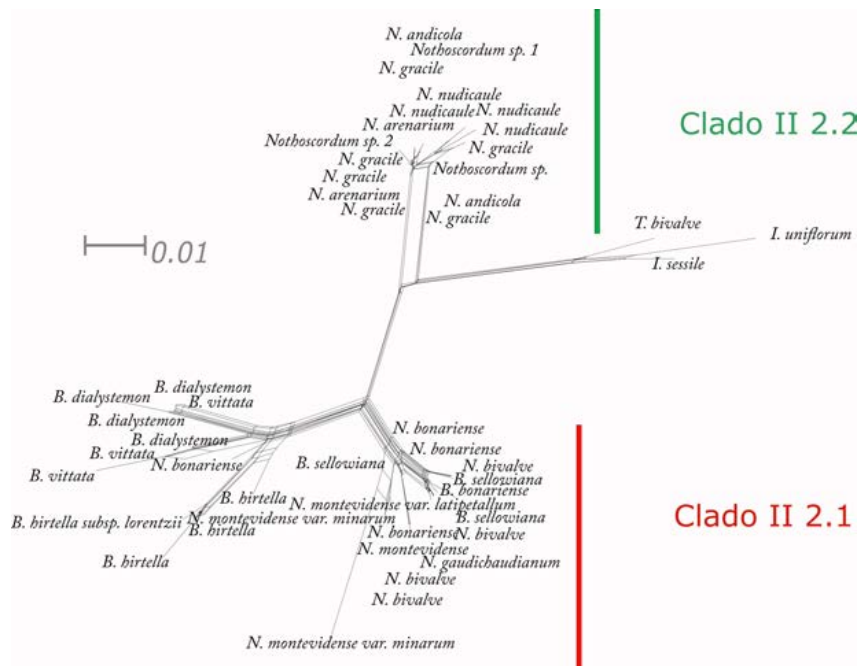
## Red Filogenética para el marcador nuclear ITS

Con el fin de analizar en profundidad la relaciones entre los géneros *Nothoscordum* y *Beauverdia* se realizó un análisis de Neighbor-Net (NN). La red filogenética se construyó para la matriz completa y para un submuestreo de *Nothoscordum* + *Beauverdia* para el marcador nuclear ITS. Los gráficos de estos análisis (Fig. 2.5) representan casi el 100% de la distancia original del set de datos (LSfit=99,8% para ambos casos). Podemos observar de manera clara la aparición de varias ramas en paralelo para la mayoría de las relaciones de la tribu Leucocoryneae, y en especial para los individuos del clado II 2.1.

La aparición de ramas en paralelo entre las terminales estudiadas, nos conduce a hipótesis de evolución reticulada, patrones que no están siendo absorbidos por la estructura de árbol de las hipótesis generadas por el método de máxima parsimonia o el de inferencia bayesiana y sí son visibles en este análisis de red.



(a)



(b)

Figura 2.5: Gráficos de redes para análisis de matrices del marcador ITS, a) Para los 96 individuo analizados, b) submuestreo del Clado II 2.1 (*Nothoscordum* sec. *Nothoscordum* y *Beauverdia*).

## Discusión

Los marcadores plastidiales utilizados en este estudio presentan moderada variabilidad de sus secuencias (sitios informativos para *matK* y para *ndhF*, Tabla 2.5), sin embargo, cuando se los analiza de manera combinada resuelven las relaciones profundas entre los taxones. Inicialmente se ha utilizado también el espaciador *trnL-F* [ampliamente empleado para inferir relaciones filogenéticas a nivel infragenérico y específico (Shaw *et al.*, 2005)] pero no fue empleado por presentar muy baja variabilidad entre los individuos de los géneros estudiados. Por el contrario, la región nuclear ITS brinda un mayor número de sitios informativos, resultando en árboles filogenéticos con mayor resolución a nivel interespecífico que el resto de los marcadores analizados. Los índices de retención en los análisis de MP indican bajos niveles de homoplasia y los valores de soporte y probabilidad (IB) de los clados mayores son altos para la mayoría de los clados (Tabla 2.5). Entre los marcadores plastidiales y el marcador nuclear no se observaron mayores incongruencias, la única especie que difiere en su posición resultó ser *T. violaceum*.

La relación filogenética entre las tribus de la subfamilia Allioidea no presentó mayor conflicto. Con el marcador ITS los representantes del género *Allium* resultaron difíciles de alinear y como se observa en las hipótesis filogenéticas, divergen ampliamente del resto de las tribus de la subfamilia Allioideae, como había sido previamente reportado en los análisis exploratorios de Fay *et al.* (2006).

La tribu Leucocoryneae es el grupo hermano de la tribu Gilliesieae (ambas de distribución Sudamericana (Capítulo 1), tal como había sido inferido por Escobar (2012). En Souza *et al.* (2016a) si bien no discuten la posición de la tribu obtienen que la tribu más cercana a Leucocoryneae resulta ser Tulbaghieae, una tribu endémica de África. Si comparamos las tribus más cercanas se corrobora que Leucocoryneae puede diferenciarse de Gilliesieae por la presencia de simetría floral actinomorfa y nectarios septales [vs. simetría cigomorfa y ausencia de nectarios septales (Rudall *et al.*, 2002; Escobar, 2012)]. Estas dos tribus se relacionan con la tribu Tulbalghieae y luego, se agrupan con la tribu Allieae, distribuida exclusivamente en el Hemisferio Norte.

Ravenna (2001b), por la presencia de apéndices florales reunió a *Tulbaghia* (presencia de corona, de origen desconocido) y al género *Leucocoryne* (que presenta estaminodios, aunque

el origen estaminal no ha sido corroborado hasta el momento) en una tribu. Sin embargo, estos estudios filogenéticos sugieren que estos géneros no están relacionados y por tanto la unión de los géneros *Tulbaghia* y *Leucocoryne* en una tribu no refleja las relaciones ancestro-descendiente entre las especies de estos géneros. Hasta el momento se desconocen las estructuras embriológicas que dan origen a estos apéndices, a partir de los resultados expuestos en en este capítulo, no derivarían de una misma estructura presente en un ancestro común.

Históricamente las diversas familias donde fueron incluidos los géneros de la actual subfamilia Allioideae (Liliaceae, Alliaceae) se caracterizaron por la presencia de olor aliaceo, asociado principalmente al bulbo. Tanto la tribu Allieae como Tulbaghiae mantienen esta característica, sin embargo en las especies de la tribu Gilliesiaea como en Leucocoryneae es un carácter que ha desaparecido y sólo se encuentra presente en algunas especies. De las especies estudiadas de la tribu Leucocoryneae, esta característica se ha reportado para *Notoscordum inodorum*, *Beauverdia hirtella* e *Ipheion uniflorum*, por lo cual se infiere que sería un carácter plesiomórfico o se habría adquirido al menos tres veces en forma independiente dentro de Leucocoryneae. Los géneros *Latace* y *Tristagma* no poseen ningún representante con olor aliaceo. Para futuros estudios resulta interesante el análisis de la química asociada a la presencia de esta característica.

Al explorar las relaciones dentro de la tribu Leucocoryneae mediante el algoritmo de NN se puede observar que existen eventos claros de reticulación en todos los clados analizados (Fig. 2.5 a), indicando que las relaciones entre las especies serían más complejas que las observadas en los árboles filogenéticos.

En el presente estudio, así como había sido sugerido por [Fay et al. \(2006\)](#); [Souza et al. \(2016a\)](#) se vuelve a corroborar que caracteres usados históricamente para diferenciar géneros dentro de Leucocoryneae, tales como la cantidad de flores por inflorescencia (pluri *vs* uniflora) y la presencia de fruto humifuso, son homoplásicos, apareciendo varias veces en la evolución de la tribu Leucocoryneae.



## Análisis de clados de *Leucocoryneae* a la luz de las diversas problemáticas de la tribu

A continuación se presenta un análisis de las problemáticas particulares de cada clado estudiado.

### Clado I: *Leucocoryne* + *Latace*.

Este clado se caracteriza por poseer una distribución mayormente chilena, dado que *Leucocoryne* se encuentra distribuido únicamente en Chile, ocupando casi toda su extensión y habiendo conquistado biomas diversos (Jara-Arancio *et al.*, 2014). Por su parte las dos especies incluidas en *Latace* son: *L. serenense* y *L. andina*, la primera habita ambientes costeros del centro de Chile, y la segunda se encuentra distribuida exclusivamente en zonas altoandinas (desde 1500 m.s.m. alcanzando los 3000 m.s.m., tanto de Chile como en Argentina, (Sassone *et al.*, 2015).

Los géneros que componen este clado presentan diferencias morfológicas apreciables, como la presencia de estaminodios en *Leucocoryne* (aunque su origen no fue corroborado) y la presencia de catáfilos rojizos internos en los bulbos de *Latace* (*vs.* ausencia de ambos caracteres en el resto de los géneros de la tribu). Por otra parte, la similitud morfológica de *Latace* con el género *Nothoscordum* ha hecho que diversos autores lo hayan incluido como parte de este género (Guaglianone, 1973; Ravenna, 2000). Asimismo, los estudios morfométricos realizados con algunos representantes de estos géneros muestran que *Latace* es más similar a *Nothoscordum* que al resto de los géneros de la tribu (Sassone *et al.*, 2013).

Sin embargo, en esta tesis y en concordancia con los estudios moleculares y citológicos de Souza *et al.* (2015, 2016a) *Latace* resuelve como grupo hermano de *Leucocoryne*, y se infiere que las similitudes en la morfología floral con *Nothoscordum* son convergencias evolutivas y no tendrían un ancestro común. Por lo tanto, a pesar de las discusiones sobre la importancia de los caracteres diagnósticos en *Latace* (Sassone *et al.*, 2015), las diferencias entre los géneros *Latace* y *Nothoscordum* están apoyadas por divergencias ancestrales.

*Latace* presentaría un número básico cromosómico [ $x = 12, (4M+8A)$ ] derivado del observado para las especies de *Leucocoryne* [y el considerado como basal para la tribu:  $x = 5, (3M+2A)$ ], a partir de al menos un evento de fisión y otro de poliploidización (Souza *et al.*, 2016a).

Por otra parte, la presencia de abundantes cristales en *Latace* es un caracter también presente en la tribu Allieae, de hecho la presencia y la diferenciación de los cristales en las catáfilas del bulbo ha sido ampliamente estudiado en el género *Allium* (Carlquist, 1961; Prychid y Rudall, 1999) y utilizado como carácter diagnóstico de muchas de sus especies. Dentro de la tribu Leucocoryneae, éste caracter es exclusivo de *Latace* probablemente asociado a la coloración rojiza de los catafilos internos del bulbo, dado que ambas características están ausente en el resto de los géneros de la tribu Leucocoryneae [se debe destacar que en *Nothoscordum* se pueden encontrar algunos cristales en las catafilas del bulbo, pero la abundancia de los mismos no es comparable con la observada en las especies de *Latace* (Sassone *et al.*, 2015)].

### **Clado II *Nothoscordum* + *Beauverdia***

Este clado se caracteriza morfológicamente por presentar flores blancas, crema, amarillas (a veces amarillo-anaranjadas), tépalos fusionados sólo en la base o casi libres, nunca fusionados formando un tubo que encierra el ovario y filamentos estaminales dispuestos en 1 series (Cap. 1). Este clado diverge en dos clados principales, concordantes con las secciones de *Nothoscordum* descritas por Guaglianone (1972), por una lado la sección *Inodorum* (Clado II 2.2) y por otro la sección *Nothoscordum*, dentro de la cual se ven incluidas las especies de *Beauverdia* (Clado II 2.1). El clado II 2.1 incluye todas las especies de *Beauverdia* y algunas especies de *N. secc. Nothoscordum*, donde se observa que individuos de *N. montevidense* y *N. bonariense* aparecen en varias posiciones dentro de los clados internos. Dada la clara divergencia entre los clados de *Nothoscordum*, estos análisis estarían apoyando la hipótesis propuesta por Nuñez (1990) que afirma que no existe flujo génico entre las secciones del género *Nothoscordum*.

*Nothoscordum* sect. *Inodorum* (Clado II 2.2) se caracteriza por presentar filamentos estaminales soldados en la base y flores de color blanco. Por su parte, el clado compuesto por especies de *N. sección Nothoscordum* y especies de *Beauverdia*, no resulta tan sencillo de caracterizar, ni morfológica, ni cariológicamente, dado que existen especies con flores blancas, cremas y amarillas y algunas especies presentan lígula (*N. bonariense*, *N. bivalve*, *B. vittata*). Las especies de la sección *N. secc. Nothoscordum* se caracterizan por presentar estambres nunca connados y las especies de *Beauverdia* tienen estambres fusionados en la base (a excepción de *B. dialystemon*). A nivel citológico, las especies de a *N. secc. Inodorum* se caracteriza por presentar número básico cromosómico  $x = 5$  (Tabla 2.1), mientras que las

que componen el la secc. *Nothoscordum* se caracterizan por poseer número básico  $x = 4$  (Crosa, 1972; Nuñez, 1990; Crosa, 2004; Souza *et al.*, 2010, 2012). El número básico reportado para las especies de *Beauverdia* es  $x = 5$  [Tabla 2.1 (Crosa, 1975; Souza *et al.*, 2010), Fig. 2.4].

Como he mencionado y se ha discutido ampliamente (Traub y Moldenke, 1955; Traub, 1963; Crosa, 1975; Guaglianone, 1972; Souza *et al.*, 2010, 2016b) la circunscripción de las especies de *Beauverdia* ha sido desde sus inicios motivo de controversia. En el presente análisis, al igual que en los resultados obtenidos por Souza *et al.* (2016a) podemos observar que las especies de este género se ven incluidas en un clado formado por especies de *N.* sect *Nothoscordum*.

Sin embargo, a pesar de que la delimitación del género *Beauverdia* no está clara, se corrobora en este trabajo la identidad de las especies incluidas dentro del mismo, resultando todas sus especies monofiléticas. Se han considerado también las dos subespecies de *B. hirtella*: *B. hirtella* subsp. *hirtella* y *B. hirtella* subsp. *lorentzii*, corroborándose que ambas entidades infraespecíficas son parte de una misma unidad monofilética, a pesar de la diferencia en el número de piezas por ciclo: trímero en la subespecie tipo *vs* tetrámero en *B. hirtella* subsp. *lorentzii*.

Al explorar la red filogenética generada a partir del algoritmo de “Neighbour Net”, se puede observar que las relaciones entre las especies del Clado II 2.1 (compuesto por especies de *N.* sec. *Nothoscordum* y *Beauverdia*) están claramente sometidas a eventos de reticulación, es decir procesos evolutivos que no pueden ser absorbidos por el gráfico de árbol y que se ven representados en la red con varias ramas paralelas. Estos procesos explicarían las relaciones entre *N.* secc. *Nothoscordum* y *Beauverdia* y las distintas posiciones de los individuos de *N. montevidense* y *N. bonariense*.

Tanto en la familia Amaryllidaceae como para la subfamilia Alloideae han sido reportados eventos de reticulación. A modo de ejemplo:

- Escobar (2012) sobre la base de los resultados filogenéticos moleculares y empleando la red filogenética de NN, observa reticulación a nivel genérico y postula, a partir de los antecedentes para otros grupos de monocotiledóneas con altos niveles de endemismo, que la tribu Gilliesieae ha experimentado un proceso de radiación reciente donde

eventos evolutivos todavía podrían estar actuando, y ha propuesto estos sucesos, como posible causa de parafilia a nivel genérico.

- [García \(2013\)](#) ha explorado las relaciones filogenéticas a través de la construcción de redes y reportado eventos de reticulación a nivel genérico y específico en la tribu Hypppeastreae (Amaryllidaceae) concluyendo que se deben principalmente a procesos de hibridación.

En síntesis, nuestros resultados del análisis de la red filogenética muestra una compleja estructura interna, de tipo reticulado (Fig. 2.5), el cual generalmente representa eventos de hibridación, transferencia horizontal de genes o recombinación ([Huson \*et al.\*, 2006](#)). Sumado a los antecedentes en la familia Amaryllidaceae y en especial en la tribu hermana, se puede proponer que existe algún evento evolutivo no absorbido por la estructura de árbol, y que por lo tanto no permite separar a las especies de *Beauverdia* de las especies de *N. secc. Nothoscordum*. En particular, dado los antecedentes reportados para el género *Nothoscordum* ([Nuñez, 1990](#)) se puede inferir que el evento más probable que este ocurriendo en el Clado II 2.1 sea uno o varios eventos de hibridación, apoyado por el posible origen híbrido en *N. bonariense* ([Nuñez, 1990](#)), y la gran variabilidad cariológica de *N. montevidense*: *N. montevidense* var. *montevidense*  $2n = 8, 16$ ; *N. montevidense* var. *minarum*  $2n=10, 16$  y *N. montevidense* var. *latipetalum* con  $2n = 16, 24, 32$  ([Montes y Nuciari, 1987](#)), explicado por entrecruzamientos entre especies con diferentes números básicos cromosómicos.

Se ha establecido que la hibridación puede resultar en poliploidía, y se ha señalado que las especies poliploides son más propensas a hibridar que las diploides ([Church y Taylor, 2005](#)). La hibridación interespecífica ha sido reconocida como un modo de especiación en *Allium* ([Husband \*et al.\*, 2013](#)), usualmente presentando híbridos con características morfológicas intermedias y aumento en el número cromosómico ([Fritsch y Friesen, 2002](#); [Klaas y Friesen, 2002](#)). Algo similar ocurre con el híbrido natural que resulta del cruzamiento de *N. montevidense* y *N. bonariense* (= *N. spathaceum*) reportado por [Crosa \(1974\)](#) para Uruguay y vuelto a encontrar en Argentina por Giussani, L. (comm. pers.), donde también se observó que el híbrido presenta características intermedias entre los parentales (tamaño de la planta, color crema de las flores y aumento en el número cromosómico).

Todas las especies estudiadas citológicamente de *Beauverdia* son diploides,  $2n = 2x = 10$

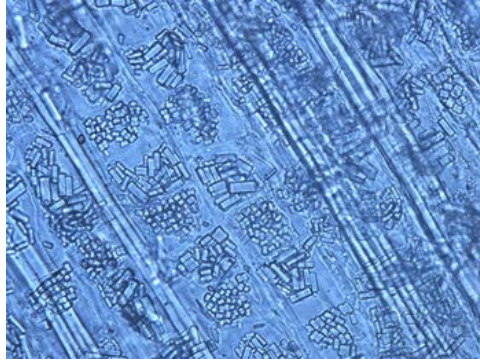
(6M+2A): *B. hirtella* subsp. *hirtella*, *B. vittata* y *B. sellowiana* (Tabla 2.1). Sin embargo las especies tetrámeras: *B. dialystemon* y *B. hirtella* subsp. *lorentzii* tienen una alta probabilidad de ser poliploides [en concordancia con una exploración preliminar del contenido total de ADN, (Sassone *et al.*, en prep)].

Dadas todas las evidencias mencionadas, las relaciones entre *Beauverdia* y *N. secc. Nothoscordum* no se encuentran resueltas. Las evidencias antes mencionadas sugieren que entre las especies de *N. secc. Nothoscordum* y las especies de *Beauverdia*, o entre los ancestros de estos taxones, podrían estar ocurriendo o haber ocurrido eventos de hibridación, altamente soportada por la aparición de individuos de la misma especie en diferentes clados, la aparición de varias ramas paralelas en la red filogenética estudiada, como la caracterización citogenética con la que se cuenta hasta el momento. Se ha comprobado que la hibridación puede producir patrones complejos de relaciones y procesos que son difíciles de deducir y explicar en un árbol filogenético. En particular, la hibridación vía introgresión junto a alopoliploidía es una de las mayores causas de parafilia dado que estos procesos afectan solo a poblaciones de la nueva especie derivada, y en muchos casos estas poblaciones coexisten con sus progenitores (Hörandl y Stuessy, 2010). Por lo tanto la resolución de las relaciones entre *N. secc. Nothoscordum* y *Beauverdia*, quedan a la espera de análisis más profundos tales como la realización de cruzamientos experimentales entre las especies involucradas; estudios citológicos tipo GISH-FISH, y la realización de filogenias moleculares con genes de copia única donde se pueda identificar los complementos genéticos y citológicos de ambos parentales.

Cabe destacar que la poliploidía interpoblacional o interespecífica está presente en las tribus Leucocoryneae y Allieae pero no fue detectada aún en las tribus Tulbaghieae o Gilliesieae (Escobar, 2012), lo que hace más interesante el análisis de las causas de la poliploidía a la luz de evidencias cariológicas y filogenéticas.

### **Clado II 1 *Tristagma* + *Ipheion***

Este clado se puede distinguir morfológicamente por la presencia de perigonio siempre soldado formando un tubo que cubre al ovario, presencia de flores blancas, verdosas o negruzcas, nunca amarillas y disposición de los estambres siempre en 2 series bien marcadas (Fig. 2.7). El número básico de las especies de *Tristagma* ha sido reportado como  $x = 4$  (4M) habiendo especies diploides hasta hexaploides (Crosa, 1981). El ancestro de *Ipheion* habría sufrido uno o varios eventos de fisión de cromosomas metacéntricos dando origen a las tres especies que



(a) Cristales de *Latace serenense* (40x)



(b) Estaminodios de *Leucocoryne ixiooides*



(c) Flor blanca de *Beauverdia vittata*



(d) Flor amarilla de *Beauverdia hirtella*



(e) Inflorescencia de *Nothoscordum gracile*



(f) Inflorescencia de *Nothoscordum montevidense*

Figura 2.6: Características morfológicas discutidas a la luz de los análisis filogenéticos

lo componen donde se presentan números básicos distintos:  $x = 5$  (1M + 4A) para *I. sessile* (= *I. recurvifolium*),  $x = 6$  (1M + 5A) para *I. uniflorum* y  $x = 7$  (7A) para *I. tweedieanum* (Crosa, 1975, 2002; Meric y Dane, 2005; Souza *et al.*, 2010), Tabla 2.1. Posiblemente el número  $x = 5$  fue el ancestral a partir del cual por sucesivos eventos de fisión se originaron otros números básicos como son  $x = 6$  y  $x = 7$ .

El clado compuesto por las especies de *Ipheion* se caracteriza por la presencia de inflorescencias únicamente unifloras, espata formada por una bráctea bífida y fruto humifuso *vs.* inflorescencias uni y plurifloras, espata bibracteada y fruto erecto en las especies estudiadas de *Tristagma*. Asimismo entre este clado y el compuesto por las especies de *Tristagma* existe una disyunción geográfica, dado que *Tristagma* se distribuye en el centro y sur de Chile, en Mendoza y en la Patagonia argentina; mientras que, *Ipheion* se encuentra en la región pampeana (Argentina, Uruguay y sur de Brasil) y sólo *Ipheion sessile* estaría también distribuida en Chile. En el presente trabajo como en los anteriores donde se ha estudiado este género (Fay *et al.*, 2006; Souza *et al.*, 2016b) no ha sido posible la inclusión de un representante de esta especie de origen chileno, quedando pendiente la posición filogenética de esta especie en el género *Ipheion*, como la corroboración de que sea la misma especie que se distribuye en Uruguay, y la consiguiente disyunción geográfica dentro de la especie y del género.

En el análisis combinado de los marcadores analizados (*ITS*, *matK*, *ndhF*) el clado compuesto por las especies de *Ipheion* se ve incluido en uno de los clados formado por especies de *Tristagma*, apoyando la hipótesis de que esté género podría ser una sección de *Tristagma* (Ravenna, 2001a). Dado que es posible diferenciar *Ipheion* de *Tristagma* a partir de los caracteres morfológicos [(Sassone *et al.*, 2013), Capítulo 4], así como a partir de datos citológicos, y el número básico resultante, y sobre la base de su distribución geográfica. Se ha decidido no tomar una decisión taxonómica hasta que otros estudios permitan profundizar el origen de estos clados.

Figura 2.7: Características morfológicas discutidas entre el Clado II 1 compuesto por *Tristagma* + *Ipheion*



(a) Frutos humifusos en *Ipheion uniflorum*



(b) Frutos erectos en *Tristagma patagonicum*



(c) Bráctea bífida en *Ipheion tweedieanum*



(d) Espata formada por 2 brácteas en *Tristagma bivalve*



(e) Filamentos estaminales levemente subulados en *Tristagma graminifolium*



(f) Filamentos estaminales lineares en *Ipheion tweedieanum*



Como resultado de los análisis del presente capítulo se exploran por primera vez las relaciones dentro del género *Tristagma*. Del análisis de todos los marcadores de manera combinada se obtiene que *T. nivale* y *T. patagonicum* (distribuidas en Argentina y Chile) serían especies cercanas al grupo formado por las especies exclusivamente chilenas: *T. gracile*, *T. graminifolium* y *T. nivale*. Por su parte, *T. circinatum* y *T. bivalve* estarían cercanamente emparentadas, siendo el clado más cercano al género *Ipheion*.

En el presente trabajo se corrobora la monofilia de todas las especies de *Ipheion*, apoyando la diferenciación morfológica y citológica conocida hasta el momento. Asimismo se ponen a prueba las relaciones entre las especies del mismo: *Ipheion sessile* resulta más cercana a *I. tweedieanum* y luego este clado resulta anidado con representantes nativos y provenientes de cultivo de *Ipheion uniflorum* [dado que esta especie se cultiva como ornamental en diversos lugares del mundo (Stearn, 1943)].

Dentro del género *Tristagma* se ha incluido por primera vez un muestreo representativo de la variabilidad del género, este clado se caracteriza por la presencia de 2 bracteas, perigonio fusionado formando un tubo que cubre al ovario, estambres siempre dispuestos en 2 series con filamentos subulados o lineares, número básico  $x=4$  (4M), Tabla 2.1 y Fig. 2.7. Podemos observar la formación de tres clados en las hipótesis filogenéticas inferidas con el marcador ITS o la divergencia en dos clados con el análisis combinado, y se ha corroborado la monofilia de muchas de las especies estudiadas.

- *T. graminifolium* es una especie que ha sido descrita bajo otro género (ver Cap. 4), y Guaglianone (1972) la ha considerado como especie dudosa al estudiar el género *Nothoscordum*. En esta tesis se recupera dentro del género, y a pesar de sus diferencias morfológicas con el resto de las especies, los análisis filogenéticos desarrollados como los datos cariológicos que se conocen (Ravenna, 1978; Crosa, 1981) apoyan la inclusión de la misma dentro de *Tristagma*.
- *Tristagma patagonicum* es la especie más discutida por su gran variabilidad morfológica, y su rango de distribución. A pesar de haber incorporado individuos con características morfológicas variadas (distinto número de flores, diferentes localidades, ancho de los tépalos, y altitud) se recupera como monofilética, apoyando la circunscripción de una especie constituida por individuos de distribución amplia con una alta variabilidad

morfológica.

- Asimismo, *T. nivale*, de amplia distribución austral, también resulta monofilética.
- *Tristagma circinatum* es morfológicamente muy similar a *T. patagonicum* y muchas veces confundida en ejemplares de herbario con ésta especie. En esta tesis, se corrobora como una entidad distinta, apoyada por la presencia de rizomas y flores sésiles o muy brevemente pediceladas, y su distribución exclusivamente en zonas de alta elevación (elevación mayor a 2000 m.s.m.).
- *T. gracile* a la luz de los análisis del marcador nuclear ITS también resulta monofilética.
- Por el contrario, la posición de *Tristagma violaceum* no se haya resuelta dado que se han generado incongruencias en cuanto a su posición filogenética con los marcadores utilizados.
- Con respecto a *Tristagma bivalve*, a partir de los resultados obtenidos podemos observar un agrupamiento de individuos con las características morfológicas que definen a esta especie (Capítulo 4 y todos representantes de zonas de alta elevación, que resulta monofilético para los marcadores plastidiales y el análisis combiano, pero no así para el marcador ITS, dónde *T. violaceum* resulta incluido.

## Capítulo 3

# Patrones de variación morfológica en *Tristagma*

*¿Entonces para que sirve la utopía? Para eso, sirve para caminar*

E. Galeano

## Introducción

Los patrones de variación morfológica de *Tristagma* se han interpretado de distintas formas y han conducido a una taxonomía inestable, de manera que aún no se ha establecido un consenso en la circunscripción del género ni de las especies que lo componen. Si bien muchas de las especies del género *Tristagma* fueron incorporadas en trabajos florísticos e.j.: [Zuloaga et al. \(2008\)](#), [World Checklist of Selected Plant Families \(WCSP\)](#) no existe hasta el momento un tratamiento profundo del género, que incluya las especies con dificultades taxonómicas y nomenclaturales, por lo cual no está claro el número de especies que lo componen ni los caracteres diagnósticos que las diferencian.

El uso de caracteres morfológicos diagnósticos variables, la falta de consenso entre los autores, y la dificultad en establecer límites claros entre los taxones ha resultado en la creación de un alto número de nombres específicos (45 nombres, [WCSP](#)). Los autores que trataron este grupo, encontraron semejanzas con *Ipheion* y *Nothoscordum*, en consecuencia algunas especies han sido incluidas o excluidas de estos géneros de acuerdo a diferentes criterios taxonómicos. [Traub y Moldenke \(1955\)](#) ubican a las especies de *Tristagma* dentro del género *Ipheion* en el que distinguen dos secciones, según la longitud de la corola, aunque aclaran que dichas secciones se integran sin una separación precisa. [Traub \(1963\)](#) aludiendo a razones nomenclaturales considera que *Tristagma* tiene prioridad sobre *Ipheion* y transfiere todas las especies incluidas en *Ipheion* por [Traub y Moldenke \(1955\)](#) a *Tristagma*. [Ravenna \(1969\)](#) diferencia a *Tristagma* dentro de los géneros de Amaryllidaceae distribuidos en la Patagonia argentina por presentar tépalos soldados en un tubo que oculta el ovario, filamentos muy desiguales en longitud, insertos a diferentes niveles, por lo general inclusos. Posteriormente, [Guaglianone \(1972, 2009\)](#) considera a *Ipheion* y *Tristagma* como dos entidades distintas, reconociendo a *Tristagma* por tres caracteres diagnósticos: inflorescencia bi o pluriflora, presencia de dos brácteas y fruto aerocárpico y a *Ipheion* por poseer inflorescencia uniflora, una bractea bífida y fruto humifuso. [Rahn \(1998\)](#) estudiando los géneros de la familia Alliaceae de todo el mundo, utiliza los criterios de [Ravenna \(1969\)](#) y [Guaglianone \(1972\)](#) para circunscribir a los géneros *Ipheion* y *Tristagma*. Una de las especies, *Tristagma graminifolium*, también ha sido considerada como parte de *Nothoscordum* ([Traub, 1968](#)) y luego considerada como parte de *Tristagma* por [Ravenna \(1978\)](#).

Ravenna (2001a) por su parte, describe 7 nuevas especies y propone la división de *Tristagma* en tres secciones:

- ***Tristagma* secc. *Tristagma*** compuesta por *T. nivale*, *T. ameghinoi* y *T. fragans* y caracterizada por presentar espata formada por brácteas connadas sólo en la base, tépalos verdes o morados, soldados formando un tubo, parte libre usualmente carnosa. Número cromosómico básico  $x = 4$ .
- ***Tristagma* secc. *Nivella*** compuesta por: *T. atreucoëense*, *T. anemophilum*, *T. bivalve*, *T. brevipes*, *T. circinatum*, *T. gracile*, *T. graminifolium*, *T. lineatum*, *T. malalhuense*, *T. nahuelhuapinum* Ravenna, *T. patagonicum*, *T. poeppigianum* (Gay) Traub, *T. sessile* (Phil.) Traub, *T. sociale* Ravenna, *T. spegazzinii* (Macloskie) Traub, *T. staminosum* Ravenna, *T. violaceum* y *T. viridior* (Killip) Traub, y caracterizada por presentar una espata formada por dos brácteas connadas sólo en la base, tépalos soldados de manera breve, y perigonio infundibuliforme. Número básico cromosómico  $x = 4$ .
- ***Tristagma* secc. *Ipheion*** compuesta por: *T. uniflora* (Lindl.) Traub, *T. recurvifolium* (C.H. Wright) Traub (= *Ipheion sessile*) y *T. peregrinans* Ravenna [= *Ipheion uniflorum*, (Sassone *et al.*, en prensa)], especies que en esta tesis son considerada como un género independiente, *Ipheion* (Ver Capítulo 1). Siguiendo a Ravenna, esta sección se caracteriza por poseer una espata formada por dos valvas connadas más de la mitad de su longitud. Número básico cromosómico  $x = 6$ .

A modo de resumen se presentan a continuación algunos de los caracteres utilizados para la delimitación específica de los diversos tratamientos taxonómicos que han considerado especies de *Tristagma*:

- |   |                       |
|---|-----------------------|
| ■ Distribución  | ■ Altura de la planta |
| ■ Disposición en la que crecen en el campo (ej. formando grupos densos) | ■ Presencia de rizoma |
| ■ Presencia de perfume en las flores                                    | ■ Hojas circinadas    |
|   | ■ Ancho de las hojas  |

- Soldadura de la bráctea
- Longitud del pedicelo
- Cantidad de flores por inflorescencia
- Color de las flores
- Longitud y diámetro del tubo perigonal
- Ancho de los tépalos
- Forma de los ápices de los tépalos
- Estambres exertos
- Forma de los filamentos estaminales
- Longitud del estilo
- Forma del estigma
- Cantidad de óvulos

La exploración de las relaciones de similitud morfológica entre taxones conflictivos ha resultado una herramienta útil para diferenciar entidades morfológicamente distinguibles y para seleccionar caracteres diagnósticos. Entre las técnicas utilizadas para la exploración de estas similitudes, los métodos basados en autovalores y autovectores (métodos de ordenación) tales como componentes principales (Legendre y Legendre, 1998) y coordenadas principales, han sido ampliamente utilizados (Preston, 2013; Nobis *et al.*, 2016) para la resolución de problemas de delimitación tanto a nivel específico como genérico.

Como primer paso en la circunscripción del género *Tristagma* existen los análisis en la tribu Leucocoryneae (Sassone *et al.*, 2013), basados en 51 caracteres morfológicos. Como resultado obtuvimos que las especies estudiadas de *Tristagma* se agrupan y se reconocen como una entidad distinta al resto de los géneros de la tribu Leucocoryneae, siendo morfológicamente más similares a los individuos estudiados de *Ipheion*, relación que también es rescatada por los análisis filogenéticos morfológicos (Sassone *et al.*, 2014b) y moleculares (Fay *et al.*, 2006; Souza *et al.*, 2016a), sin embargo, éstos estudios no incluyen la totalidad de especies de *Tristagma*. En el Capítulo 2 de esta tesis se incluyen un muestreo más representativo de *Tristagma*, obteniendo con el marcador ITS la monofilia del género, mientras que basado en los análisis de cpDNA no se encuentra definida la posición del mismo.

El objetivo del presente capítulo consiste en explorar los patrones de similitud morfológica dentro de *Tristagma* y con sus géneros afines: *Ipheion*, *Nothoscordum*, *Latace* y *Leucocoryne*. Asimismo, se pretende re-evaluar la circunscripción y las delimitaciones específicas para determinar:

- si el género *Tristagma* se distingue como una entidad definida morfológicamente del resto de los géneros de la tribu Leucocoryneae.
- si las especies se pueden diferenciar morfológicamente garantizando el reconocimiento taxonómico.
- los caracteres morfológicos para distinguir los taxones en cuestión.

# Materiales y Métodos

## Matriz de datos

### Material analizado

Durante el transcurso de esta tesis se realizaron 3 viajes de colección en busca de especies de *Tristagma* abarcando gran parte del área de su distribución: Mendoza, Patagonia argentina y Centro de Chile, incluyendo localidades tipo de algunas de las especies consideradas como parte de este género. En estos viajes se estudiaron las especies en su hábitat natural, se colectaron bulbos para cultivo y las flores se preservaron en alcohol 70 %. Además se realizaron viajes de colección en búsqueda del género *Ipheion* en la región pampeana (Buenos Aires, Entre Ríos, Uruguay) con el objetivo de conocer también el hábitat natural y la distribución de sus especies. También en la totalidad de los viajes de exploración se recolectaron especies de *Nothoscordum*.

Para este estudio se analizaron ejemplares de herbario correspondientes a todas las especies disponibles de *Tristagma*, considerando también los sinónimos. Entre ellos se consideraron los ejemplares tipo de las especies, cuando no fue posible estudiarlos *in situ*, fueron examinados y medidos de las imágenes disponibles “on-line” en [Plant JSTOR](#). Asimismo, se estudiaron materiales actuales e históricos depositados en los siguientes herbarios nacionales: BA, BAB, BAF, LIL, LP, MERL, SI e internaciones: AGUCH, B, CONC, ICN y SGO [abreviaturas según [Thiers \(2016\)](#)]. En total se midieron 179 individuos pertenecientes a 19 nombres distintos considerados como taxones pertenecientes a *Tristagma*. Cuando las inflorescencias no estaban conservadas en alcohol, se re-hidrataron las flores de los materiales herborizados, hirviéndolas durante un minuto. Las mediciones macromorfológicas fueron tomadas a simple vista y utilizando una lupa binocular Wild Heebrugg modelo M7A del Instituto de Botánica Darwinion.

Cabe destacar que los ejemplares seleccionados para las mediciones cubren el rango completo de distribución de *Tristagma* (Fig. 1.2c), y siempre que fue posible se eligieron los ejemplares por especie que representaran la mayor variabilidad observada, y dentro de cada ejemplar de herbario se han tomado especímenes de tamaño promedio (si existía la posibilidad de seleccionar entre individuos). Todos los ejemplares analizados se encuentran marcados con



un \* en la exsiccata (5) que contiene todos los materiales estudiados durante esta tesis, y la matriz utilizada se encuentra en el Apéndice 1.

Para la circunscripción a nivel genérico se tomó como base la matriz publicada en [Sassone et al. \(2013\)](#) que incluye 141 individuos pertenecientes a todos los géneros de la tribu Leucocoryneae.

#### Características morfológicas estudiadas

Se registraron 60 variables morfológicas seleccionadas de las claves dicotómicas, protólogos y descripciones utilizadas para la identificación de los géneros y de las especies analizadas. Los caracteres incluyeron mediciones de todos los órganos de la planta (bulbo, hoja, escapo floral y particularmente los detalles florales). Del total de caracteres analizados, 36 fueron cuantitativos (29 de variación continua y 7 discretizados) y 24 cualitativos (9 multiestado y 15 binarios), según el criterio de [Crisci y López Armengol \(1983\)](#), Tabla 3.1.

Abreviatura	Descripción del caracter medido	Estado
<i>Caracteres vegetativos</i>		
PF	Perfume de las flores	0=ausente; 1=presente
TB	Tipo de Bulbo	Simple = 1 Prolífico (con bulbillos) = 0
CR	Catáflos rojizos	Ausente = 0 Presente= 1
R	Rizoma	Ausente = 0 Presente= 1
PO	Presencia de Olor aliáceo en el bulbo	Ausente = 0 Presente= 1
L	Ligula	Ausente = 0 Presente= 1
CH	Cantidad de hojas por bulbo	
CE	Cantidad de escapos por bulbo	
ESe	Consistencia del escapo	0) erecto 1) grácil
LB	Longitud del bulbo	Desde la base del bulbo hasta la base de la vaina foliar. Medido en cm
AB	Ancho del bulbo	Medido en cm de la zona más ancha del bulbo.
LVF	Longitud de la vaina foliar (o cuello)	Medición en cm desde el extremos superior del bulbo hasta la base de la lámina
LL	Longitud de la lámina	Medición en cm de una de las láminas que esté en el centro desde el fin de la vaina foliar hasta el ápice
AL	Ancho de la lámina	Medición en cm en la zona media de la lámina elegida para medir LL
LP	Longitud del pedicelo	Medición en cm desde la base de la bráctea hasta la base de los tépalos
OL	Ornamentación de la lámina	Ausencia = 1 Presencia = 2
OBL	Ornamentación del borde de la lámina	Presencia = 1 Ausencia = 2
SB	Soldadura de la bráctea	Dos bracteas fusionadas hasta la mitad o más = 1 Dos brácteas fusionadas sólo en la base o hasta 1/4 de su longitud = 2
LBr	Longitud de la bráctea	Medición en cm desde la base hasta el ápice de la bráctea
LSB	Longitud de la Soldadura de la bráctea	Medición en cm desde la base hasta la soldadura
LE	Longitud del escapo	Medición en cm desde la vaina foliar hasta la base de la bráctea
IE	Indumento del escapo	Glabro = 1 Papiloso = 2
AH	Ápice espiralado de la hoja	0) ausente 1) presente
<i>Caracteres reproductivos</i>		
AT	Apice de los Tépalos	0=carnosos; 1=obtusos; 2=agudos
CF	Color de las Flores	pardo rojiza =0 Amarillo-amarillento = 1 Blanco-crema= 2 Celeste-azulada = 3 Rosado = 4 Verdosas = 5 marrón purpúrea=6 negruzca=8
I	Inflorescencia	Uniflora = 1 Biflora = 2 Tres o más flores = 3
PI	Pedicelos en la inflorescencia pluriflora	0) Inflorescencia uniflora 1) Todos iguales entre sí 2) Todos dispuestos a distintas alturas
Fr	Fruto	Aerocárcpio = 0 Humifuso = 1
T	Tépalos	Soldados en la base = 1 Soldados en un tubo q encierra al ovario = 2
NT	Número de tépalos	Seis = 1 Ocho = 2
FPS	Forma de la parte no soldada de los tépalos	0) no forma un tubo 1) patente 2) rollizos o recurvados
Teproll	Presencia de Tepalos rollizos	0=ausencia; 1=presencia
LST	Longitud de la parte soldada de los tépalos	Medición en cm
LTE	Longitud de los tépalos externos	Medición en cm desde la base hasta el ápice del tépalo externo
ATE	Ancho de tépalos externos	Medición en mm en la parte media del tépalo medido en LTE
LTI	Longitud de tépalos internos	Medición en cm desde la base hasta el ápice del tépalo interno
ATI	Ancho de tépalos internos	Medición en mm en la parte media del tépalo medido en LTI
DE	Disposición de los Filamentos estaminales	No están en serie = 0 En serie = 1
SFE	Soldadura de los Filamentos estaminales	Concrescentes entre sí = 1 Independientes y soldados al tubo del perigonio en dos series = 2 Independientes y soldados al tubo del perigonio a diferentes alturas
NE	Número de estambres	Seis = 1 Tres fértiles y 3 estaminodios = 2 Ocho = 3
FFE	Forma del filamento estaminal	Linear = 1 Subulados = 2
EXE	Exposición de los estambres	0) dentro del tubo del perigonio 1) fuera del tubo del perigonio 3) no forma tubo
ALFMa	Altura máxima del filamento estaminal	Medición en mm desde la base del perigonio hasta el ápice del filamento estaminal que se encuentre a mayor altura
ALFMin	Altura mínima del filamento estaminal	Medición en mm desde la base del perigonio hasta el ápice del filamento estaminal que se encuentre a menor altura
LFEM	Longitud máxima del filamento estaminal	Medición en mm desde la base del filamento estaminal de mayor altura, hasta el ápice del mismo
LFEMin	Longitud mínima del filamento	Medición en mm desde la base del filamento estaminal de menor altura hasta el ápice del mismo
LPSFE	Longitud de la parte soldada de los filamentos estaminales	Medición en mm de la parte soldado de los filamentos estaminales entre sí
AFEM	Ancho máximo del filamento	Medición en mm en la parte media del filamento medido en ALFMa
AFEMin	Ancho mínimo del filamento	Medición en mm en la parte media del filamento medido en ALFMin
LAM	Longitud máxima de las anteras	Medición en mm del largo de la antera de mayor tamaño
LAMin	Longitud mínima de las anteras	Medición en mm del largo de la antera más pequeña
AAM	Ancho máximo de las anteras	Medición en mm del ancho de la antera de mayor tamaño
AAMin	Ancho mínimo de las anteras	Medición en mm del ancho de la antera más pequeña
LES	Longitud del estilo	Medición en mm desde la base del estilo hasta el ápice incluyendo al estigma
LO	Largo del ovario	Medición en mm del largo del ovario
AES	Ancho del estilo	Medición en mm de la parte media del estilo
ET	Estigma trifido	Ausente = 0 Presente= 1
AO	Ancho del ovario	Medición en mm del ancho del ovario
NC	Número de carpelos	Tres = 1 Cuatro = 2
OL	Óvulos por lóculo	

Tabla 3.1: Caracteres morfológicos medidos en los materiales estudiados de *Tristagma* y géneros afines

Previo a cada análisis se inspeccionó la matriz y se eliminaron los individuos con presencia de al menos 10 datos faltantes y los caracteres invariables. Cada individuo fue definido como un OTU [por sus siglas en inglés “Operational Taxonomic Unit”, es decir, unidad taxonómica operacional, (Sneath *et al.*, 1973)], los datos fueron estandarizados, a cada valor se le substrajo el mínimo y dividió por el rango. La similitud morfológica entre los especímenes estudiados fue cuantificada utilizando la distancia de Manhattan utilizada para datos mixtos (caracteres cuantitativos + cualitativos).

Luego de una inspección de los caracteres dentro del género *Tristagma* se descartaron de los análisis aquellos que presentaron dificultad para su medición a partir de ejemplares de herbario, o que presentaban variación intraespecífica, los cuales se detallan a continuación:

- Cantidad de escapos por individuo (CE).
- Cantidad de hojas por individuo (CH).
- Consistencia del escapo (grácil o erecto, ESe).
- Presencia de perfume en las flores (PF).
- Grado de exposición de los estambres con respecto al tubo floral (EXE).

## Análisis multivariados

### Análisis de ordenamiento

A partir de los datos macromorfológicos obtenidos, los caracteres cuanti y cualitativos se estudiaron de manera combinada y por separado para analizar los diferentes comportamientos entre las dos fuentes de datos (Greimler *et al.*, 2004). Para describir la variabilidad morfológica aportada por los datos mixtos (cuanti y cualitativos) se utilizó como método de ordenación, el análisis de coordenadas principales [PCoA, por sus siglas en inglés: “Principal Coordinate Analysis” (Gower, 1966)]. A partir de la matriz de distancia se generó la matriz “Doble Center” [DCENTER; se sustraen las medias de cada elemento de las filas y las columnas y luego se suma a la media total, (Rohlf, 1972)]. Los vectores resultantes se graficaron como los ejes de las coordenadas principales [Técnica Q (Crisci y López Armengol, 1983)]. Asimismo, se realizó la estandarización para datos cuantitativos y se realizó PCA

(“Principal Component Analysis”).

Cabe destacar que también se realizaron los análisis de datos combinados con la distancia de Gower, a partir de la misma matriz utilizando los “batch” generados por [Arce et al. \(2009\)](#) para el programa NTSYS.

Estos métodos permitieron reconocer los principales grupos de especies por afinidad morfológica. Estos grupos fueron separados del estudio y las especies restantes, que no pudieron ser diferenciadas por este primer ordenamiento, fueron procesadas nuevamente con el fin de establecer un nuevo ordenamiento de especies.

Para reconocer el aporte de los caracteres estudiados se operó con los mismo utilizándolos como unidades [Técnica R ([Crisci y López Armengol, 1983](#))].

### **Análisis de conglomerados**

Con el fin de estudiar las asociaciones de los individuos de los grupos formados en los análisis de ordenamiento, se realizaron análisis de conglomerados a partir de la matriz de distancia de Manhattan usando el método de ligamiento promedio (UPGMA). Los resultados se grafican como un fenograma.

Los análisis descriptos en esta sección y la anterior se realizaron con el programa NTSYS-pc [[\(Rohlf, 1972\)](#), versión 2.21h], luego las figuras fueron mejoradas utilizando Adobe Photoshop V. 4.

### **Análisis univariados**

Para identificar diferencias significativas entre los grupos taxonómicos resultantes de los análisis multivariados se utilizó el análisis de la varianza de un factor (ANOVA) para los caracteres de variación continua. Para poder cumplir con los supuestos de normalidad, homocedasticidad e independencia de los residuos, fue necesario transformar los datos, se aplicó la transformación  $\log_{10}$  a las variables cuantitativas que no cumplían con alguno de los supuestos para el análisis de la varianza. Se utilizó como diagnóstico el ajuste de los datos a los diferentes gráficos:

- Q-Q plot para evidenciar normalidad ([Ghasemi et al., 2012](#)).

- Patrón aleatorio de los datos en gráficos de dispersión para probar homocedasticidad e independencia ([Balzarini \*et al.\*, 2008](#)).

Para la comparación entre grupos se utilizó el test de contraste de Tukey. Para todos los análisis antes enunciados se utilizó el programa Infostat ([Di Rienzo \*et al.\*, 2012](#)).

## Resultados

Se exploraron en todos los casos los resultados aportados por los ordenamientos producidos por PCA (utilizando sólo los caracteres cuantitativos) como los resultantes de los PCoA (utilizando todos los caracteres medidos); dado que en ninguno de los ordenamientos producidos se observan asociaciones de especies diferentes, sólo se muestran los resultados de los PCoA obtenidos.

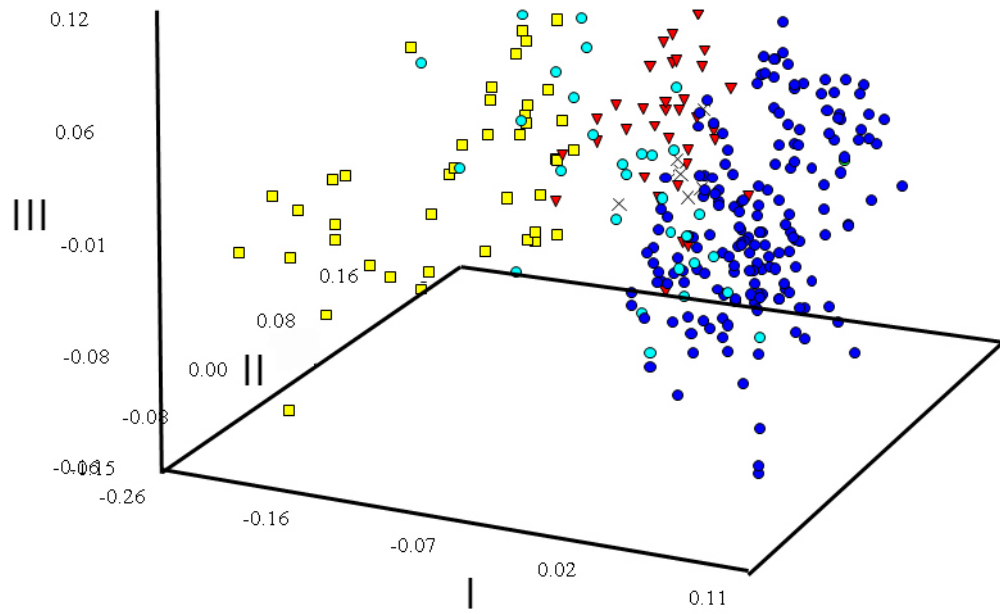
También se exploraron los ordenamientos de PCoA con las distancia de Manhattan como con la distancia de Gower. Los resultados obtenidos resultaron equivalentes, reforzando las conclusiones obtenidas por [Arce et al. \(2009\)](#), dado que se pueden usar de manera indistinta se muestran los ordenamientos a partir de la matriz de distancia de Manhattan.

### Patrones morfométricos en la tribu *Leucocoryneae*

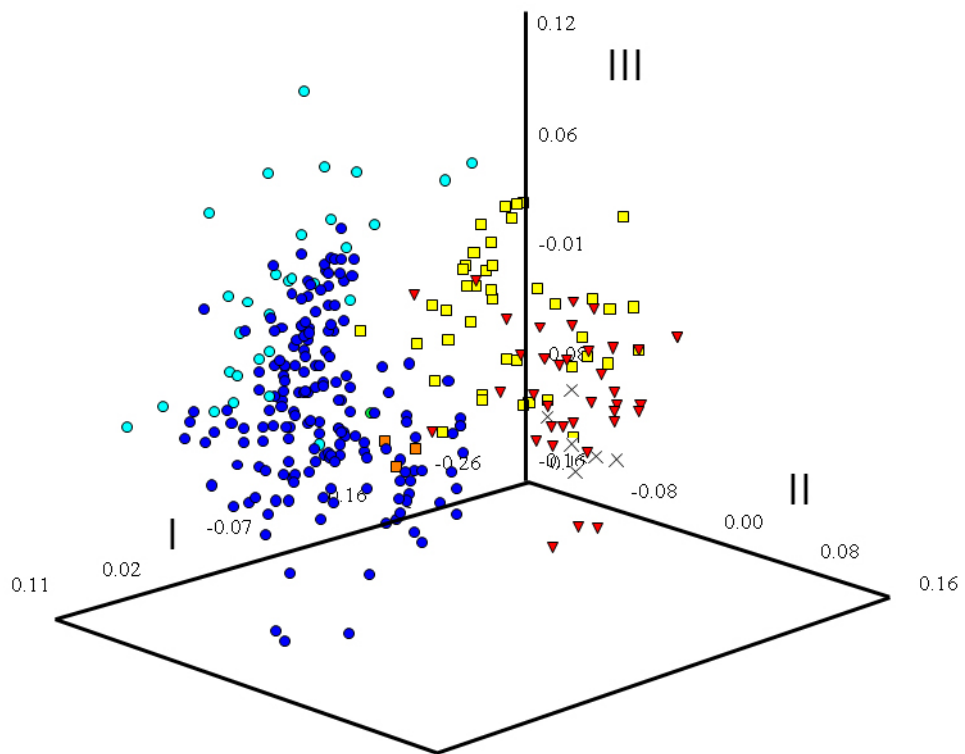
Se utilizó la matriz analizada en [Sassone et al. \(2013\)](#) a los que se incorporaron los individuos de *Tristagma* que no habían sido previamente medidos, generando una matriz de 295 individuos por 51 caracteres. Se midieron 3 individuos correspondientes al género *Leucocoryne*, 42 individuos pertenecientes al género *Beauverdia*, 30 especímenes del género *Ipheion*, 38 individuos del género *Nothoscordum*, 6 individuos del género *Latace* y 179 individuos del género *Tristagma*.

En un primer análisis se evaluó la similitud morfológica entre los géneros de la tribu *Leucocoryneae*, incluyendo a *Beauverdia*, *Ipheion*, *Leucocoryne*, *Nothoscordum*, *Tristagma* y *Latace*. Al analizar los tres primeros ejes del PCoA que absorben el 69,1 % de la variabilidad total, el primer género que se diferencia del resto de los de la tribu, es *Leucocoryne*, debido principalmente a la presencia exclusiva de estaminodios (Figura no mostrada). Al continuar el análisis sin los individuos de este género, los tres primeros ejes del ordenamiento explicaron el 69 % de la variabilidad morfológica total. En el gráfico del ordenamiento de los 3 primeros ejes se observa que *Tristagma* forma una entidad y se diferencia del resto de los géneros estudiados, siendo *Ipheion* su grupo más afín morfológicamente. Hacia los valores positivos del eje I, podemos observar a los individuos de estos géneros agrupados (Fig. 3.1). Al analizar el ordenamiento de caracteres podemos observar que este agrupamiento está definido por el aporte de los siguientes caracteres: la disposición (en dos series) de los estambres, la mayor

altura en la que se encuentran los estambres con respecto al perigonio (mayor longitud si medimos la altura en la que finaliza el estambre desde la base del perigonio, alcanzando valores de hasta 20-22 mm long.), la forma de los filamentos estaminales (lineares), la ausencia de fusión entre los filamentos (aunque soldados al tubo del perigonio), la soldadura de los tépalos hasta más de la 1/2 de su longitud, el número de carpelos (3, nunca presenta 4), y la falta de pubescencia tanto en escapo como en lámina foliar.



(a)



(b)

Figura 3.1: Gráfico tridimensional representado por las tres primeras coordenadas utilizando 295 ejemplares pertenecientes a *Beauverdia* (triángulos rojos) *Ipheion* (círculos celestes), *Tristagma* (círculos azules), *Nothoscordum* (cuadrados amarillos) y *Latace* (cruces negras), sobre la base de 60 caracteres morfológicos.



Para analizar las relaciones entre *Tristagma* e *Ipheion* se realizó un análisis de conglomerados de la matriz utilizada, y también se realizó la corrida con una submatriz para facilitar la visualización en la Fig. 3.2. La submatriz incluye la totalidad de los individuos estudiados de *Tristagma*, *Ipheion* y 30 individuos de *Beauverdia* y *Nothoscordum*. Podemos observar que *Tristagma* e *Ipheion* son más afines morfológicamente entre sí, pero se distinguen como entidades independientes del resto de los géneros de la tribu Leucocoryneae.

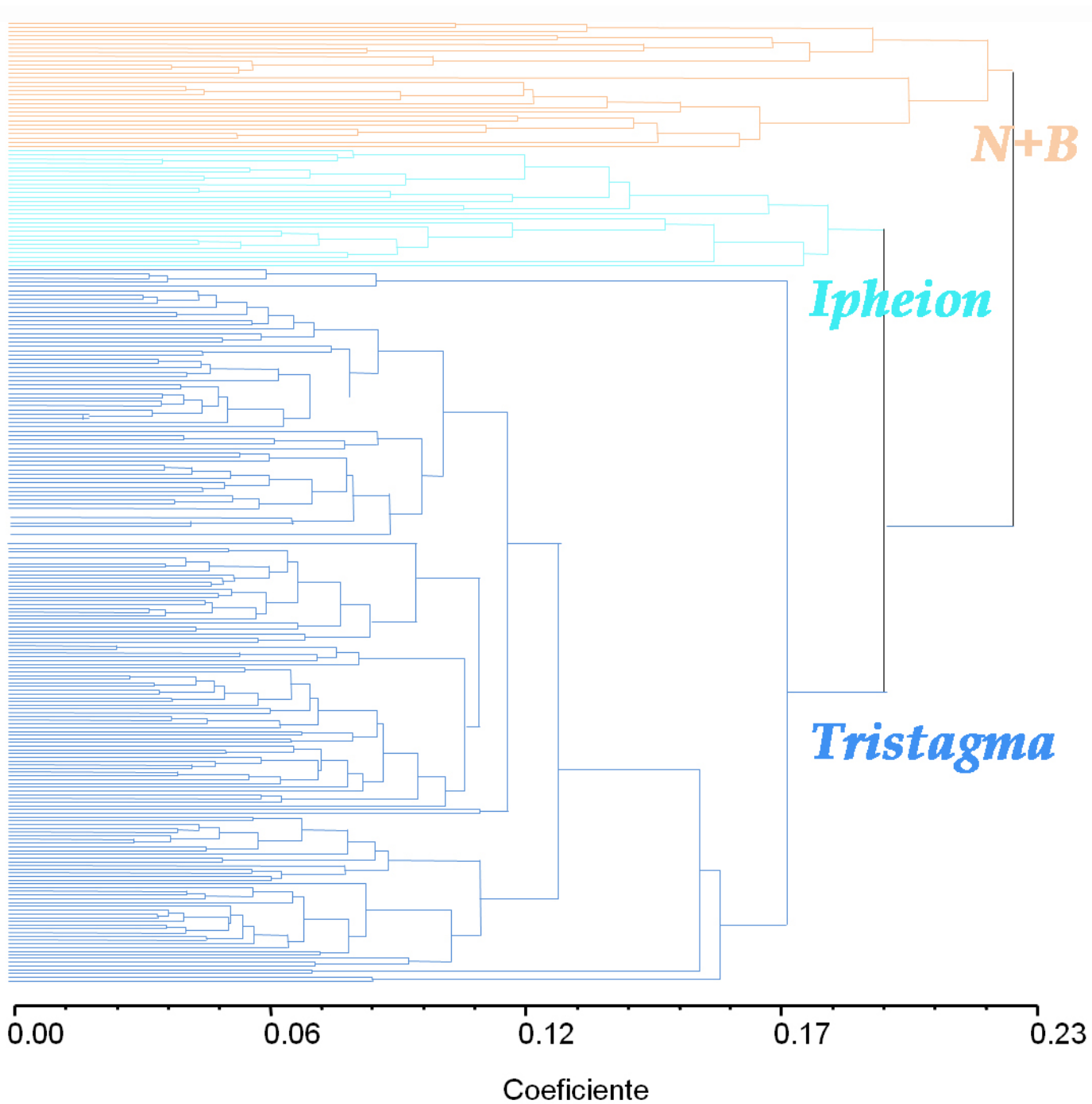


Figura 3.2: Análisis de conglomerados de una submatriz compuesta por la totalidad de los individuos de *Tristagma* e *Ipheion* (209 individuos) y 30 especímenes de *Beauverdia* y *Nothoscordum*.

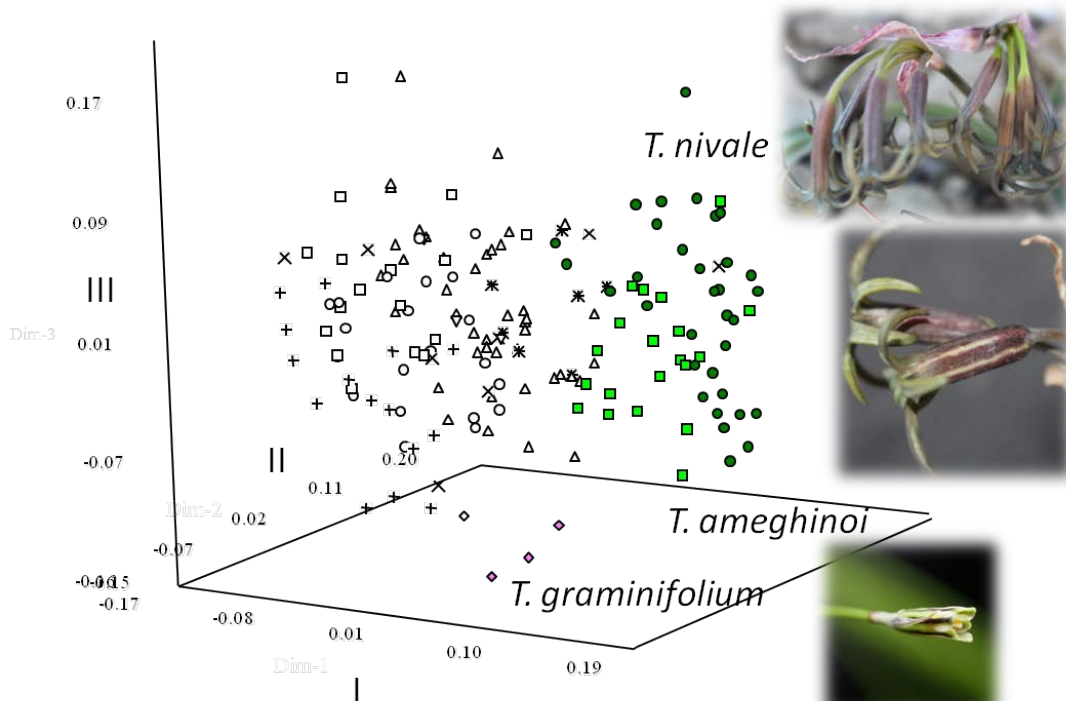
## Exploración morfológica entre las especies de *Tristagma*

Se continuó el análisis sólo con el género *Tristagma* con el fin de explorar las relaciones entre los taxones que componen al mismo. Los tres primeros ejes del análisis de PCoA absorben el 60 % de la variación morfológica total. En el ordenamiento de OTUs podemos observar tres grupos (Fig. 3.3). Por un lado en el extremo positivo del eje I y hacia el extremo negativo del eje II, se observan los individuos de *T. nivale* (incluyendo un paratipo de *T. fragans* aquí considerado como sinónimo) y *T. ameghinoi* (incluyendo un isotipo de esta especie), ambas de flores verdes-oscuros. También en el extremo positivo del eje I pero hacia el extremo negativo del eje III encontramos a los 3 individuos analizados de *T. graminifolium*, también de flores verdosas. Los especímenes del resto de las especies estudiadas de *Tristagma*, que a diferencia de las especies que se separan, se caracterizan por poseer flores blancas y tamaños de flor mayores (en promedio  $> 2,2$  cm) se disponen hacia el extremo positivo del eje I.

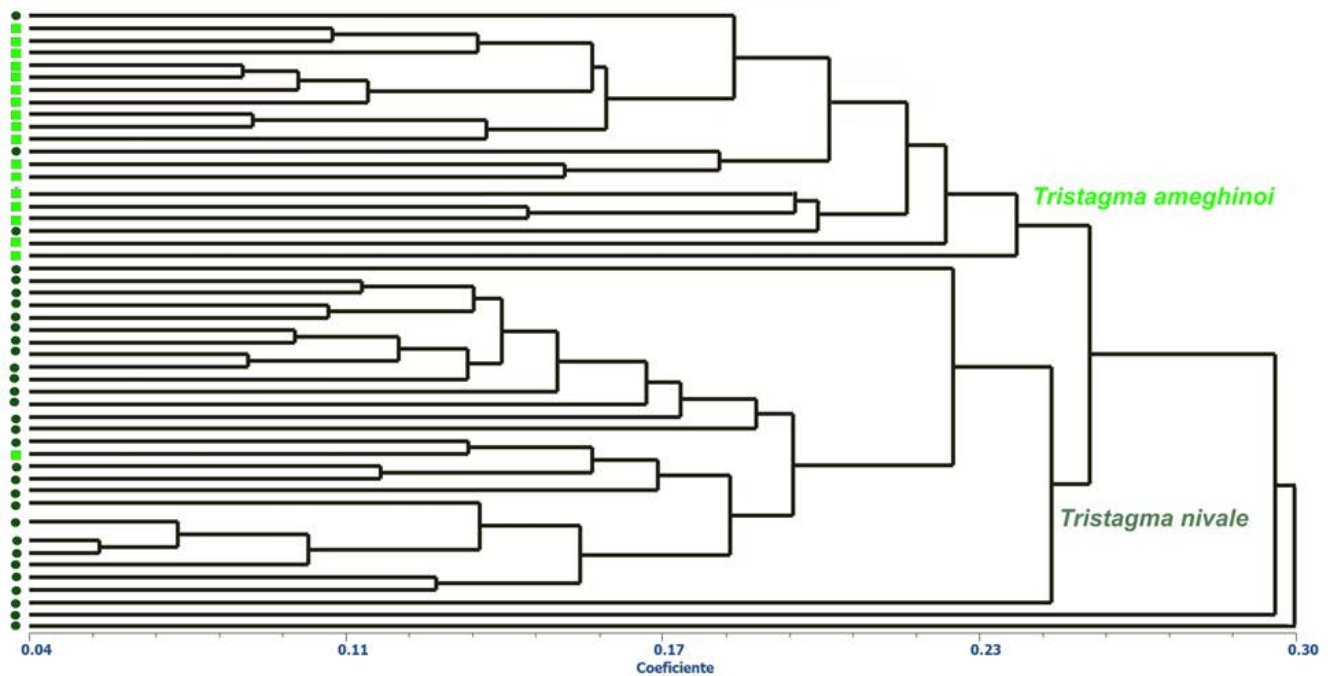
Cuando se analizó el aporte de los caracteres a las coordenadas principales (Técnica R), se puede observar cuáles son los caracteres que definen a los ejes. Las tres especies que se diferencian lo hacen por presentar: una soldadura de los tépalos de  $3/4$  de su longitud, los colores oscuros de la flores (caracteres que se observan hacia el extremo negativo del eje I). Los individuos de *Tristagma graminifolium* se diferencia en el extremo negativo del eje III donde observamos valores cuantitativos menores, en particular menor tamaño de las hojas, escapo, pedicelos y bráctea.

En particular el grupo formado por *Tristagma nivale* y *T. ameghinoi* además se encuentra definido en el extremo negativo del eje II, por el aporte de la forma de los filamentos estaminales (lineares), la presencia de estigma capitado y una combinación de medidas cuantitativas, destacándose la longitud de la parte soldada de los tépalos como la longitud de tépalos externo e interno y el ancho del estilo. Para analizar con mayor profundidad este subgrupo (*Tristagma nivale* + *T. ameghinoi*) se exploraron las relaciones entre los individuos de estas especies a través de un análisis de conglomerados. Para llevar adelante este análisis se eliminaron caracteres invariantes entre los individuos analizados, obteniendo una matriz de 36 caracteres morfológicos. Como observamos en la Fig. 3.3 b, los especímenes de *T. nivale* incluyendo sus dos formas (la forma típica y f. *australis*), constituye conglomerados de alta similitud morfológica, y se distinguen de los individuos de *T. ameghinoi*, que también

se diferencia claramente como una entidad uniforme e independiente. Se observa que dentro de este grupo *T. nivale* y *T. ameghinoi* pueden diferenciarse como entidades distintas, esta separación está definida por la presencia de tépalos rollizos y carnosos, como la presencia de hojas con ápice espiralado, características sólo presentes en *T. nivale* y, por la presencia de inflorescencia uniflora presente en *T. ameghinoi*.



(a)



(b)

Figura 3.3: (a) Gráfico tridimensional representado por las tres primeras coordenadas principales del análisis de ordenación utilizando 179 ejemplares pertenecientes a *Tristagma* sobre la base de 53 caracteres morfológicos; (b) Análisis de conglomerados de especímenes de *T. ameghinoi* y *T. nivale*, seleccionados a partir del PCoA

Al remover los individuos de *Tristagma ameghinoi*, *T. graminifolium* y *T. nivale*, y al analizar los datos de los individuos restantes, se observa la separación de un solo individuo correspondiente a *Tristagma anemophilum* (Fig. no mostrada). Este individuo se diferencia en el extremo negativo del eje II , el cual se encuentra definido por la presencia de tépalos con la parte no soldada muy angosta (1-1,3 mm), filamentos estaminales subulados, estilo breve y estigma trifido (Fig. 3.4).



Figura 3.4: Caracteres exomorfológicos de *Tristagma anemophilum*: A. Perigonio, parte soldada de los tépalos menores a 1,3 mm (10x) B. Filamentos estaminales subulados (12x) C. Ápice de los tépalos agudos (10x) D. Gineceo (20x)

Una vez removido este individuo, se vuelve a explorar el ordenamiento de los especímenes restantes. En la Fig. 3.5 se observan los tres primeros ejes del PCoA donde se distinguen claramente dos grupos de especies. Grupo A, conformado por los individuos de *T. patagonicum*

*s.l.* (incluyendo todos los especímenes estudiados de: *Tristagma atreucoense*, *T. patagonicum* var. *angustiloba*, *T. malalhuense*, *T. nahuelhuapinum* y *T. spegazzinii*) junto con *T. circinatum*, incluyendo un individuo de *T. sociale* (determinado por el autor que describió la especie, aquí considerado como sinónimo de *T. circinatum*); por otro lado se distingue el Grupo B que está conformado por individuos que pertenecen a especies exclusivamente chilenas: *T. bivalve*, *T. berteroi*, *T. gracile*, *T. porrifolium* (Poepp.) Traub y *T. violaceum* (incluyendo un isotipo de esta especie), Fig. 3.5. La separación entre los dos grandes grupos está definida por: 1) la soldadura de los tépalos, en el Grupo A los tépalos están soldados más de la 1/2 de su longitud y el Grupo B presenta tépalos soldados sólo en la base; 2) presencia de estigma trífido, ausente en el Grupo A (los individuos presentan estigma capitado o trilobado) y presente en las especies del Grupo B (a excepción de *T. porrifolium* que presenta estigma capitado); 3) tipo de inflorescencia que comúnmente en el Grupo A es uni o biflora, y en el grupo B por lo general presenta 2 o más flores (llegando a 5, con la excepción de *T. berteroi*); 4) la forma de los filamentos estaminales, en el Grupo A son lineares y en el Grupo B son subulados (a excepción de *T. porrifolium*). En la figura 3.5 se observan que los tres individuos de *Tristagma berteroi* presentan alta similitud diferenciándose del resto de las especies chilenas. Ésta especie se distingue por ser siempre uniflora y poseer plantas en general de menor tamaño que el resto de las especies analizadas (LL, LE, LP, LBr). Con el fin de analizar las relaciones entre los individuos contenidos en ambos grupos se realizó un análisis de conglomerados, dónde se puede observar dentro del Grupo A, que *Tristagma patagonicum* forma un “cluster” cuyo grupo más cercano es *T. circinatum*, ambos se distinguen como entidades de similitud morfológica. Sin embargo al analizar los individuos del grupo B no se logran diferenciar grupos de especies.



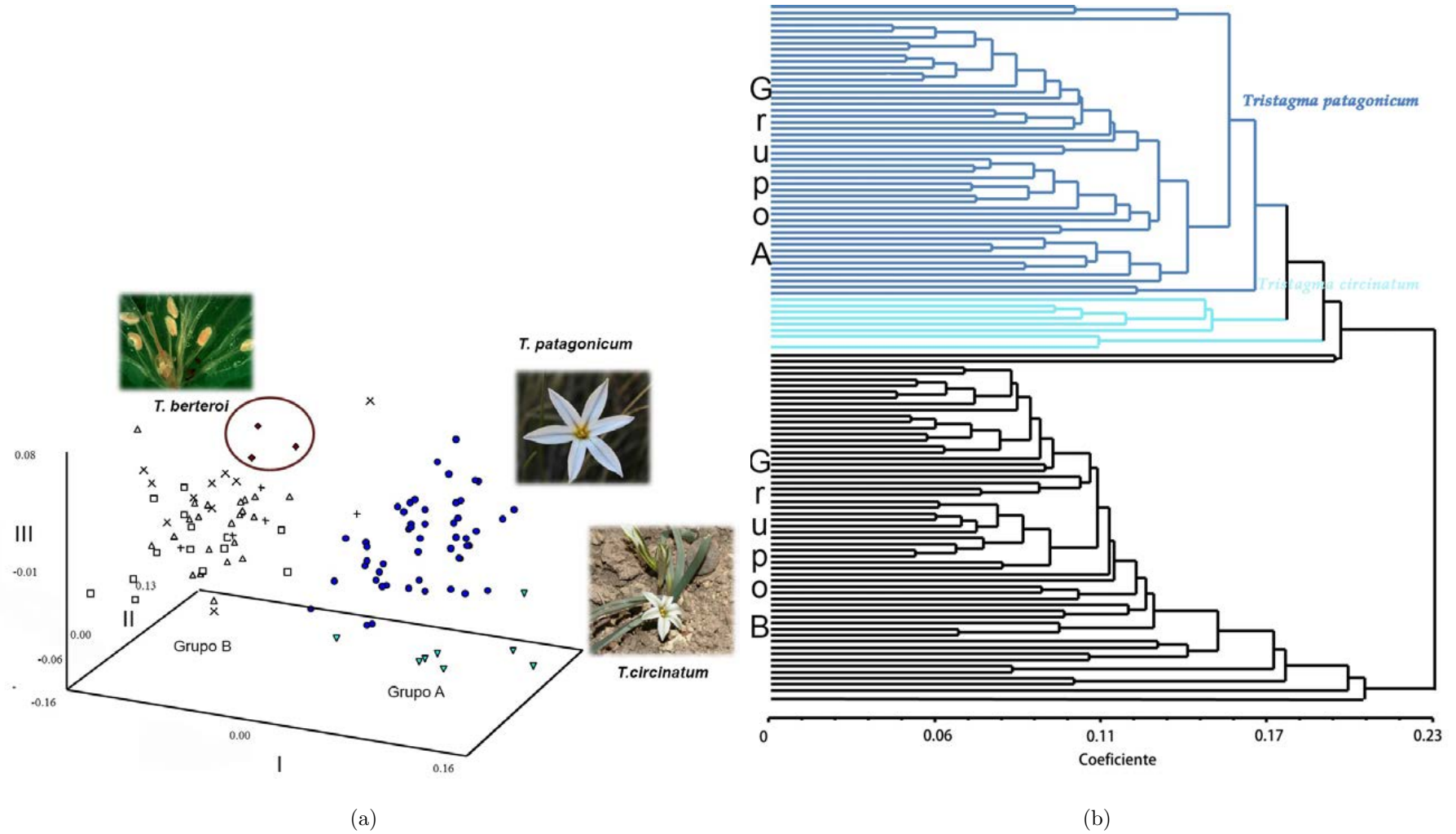


Figura 3.5: (a) Gráfico tridimensional representado por las tres primeras coordenadas principales del análisis de ordenación utilizando 115 ejemplares pertenecientes a *Tristagma* sobre la base de 36 caracteres morfológicos. (b) Análisis de conglomerados de los individuos contenidos en el Grupo A (*Tristagma patagonicum* y *T. circinatum*) y el Grupo B.

Con el fin de seleccionar caracteres diagnósticos que diferencien *Tristagma patagonicum* y *T. circinatum* se realizaron también ANOVAs a partir de los caracteres cuantitativos estudiados. En la Fig. 3.6 se observan los gráficos de barras de los caracteres que mostraron diferencias significativas entre las dos especies. *Tristagma circinatum* se distingue por presentar menores valores de longitud de pedicelo (LP,  $p < 0,05$ ) y mayores valores en la longitud de los tépalos internos (LTI,  $p < 0,05$ ). Si bien la longitud de la soldadura de los tépalos (LST) resultó no significativa, se puede observar que al analizar la parte libre de los tépalos (sustrayendo la longitud de la parte soldada a la longitud total del tépalo, LTE-LST) existen diferencias altamente significativas entre las especies estudiadas ( $p < 0,001$ ). Al analizar las medidas que reflejan la altura (ALFE,  $p < 0,05$ ) y longitud de los filamentos estaminales (LFEM,  $p < 0,05$ ), se observa que *T. circinatum* presenta mayores valores que los individuos de *T. patagonicum*, la altura tanto mínima como máxima, desde la base hasta el final del filamento presenta también diferencia significativa ( $p < 0,005$ ).

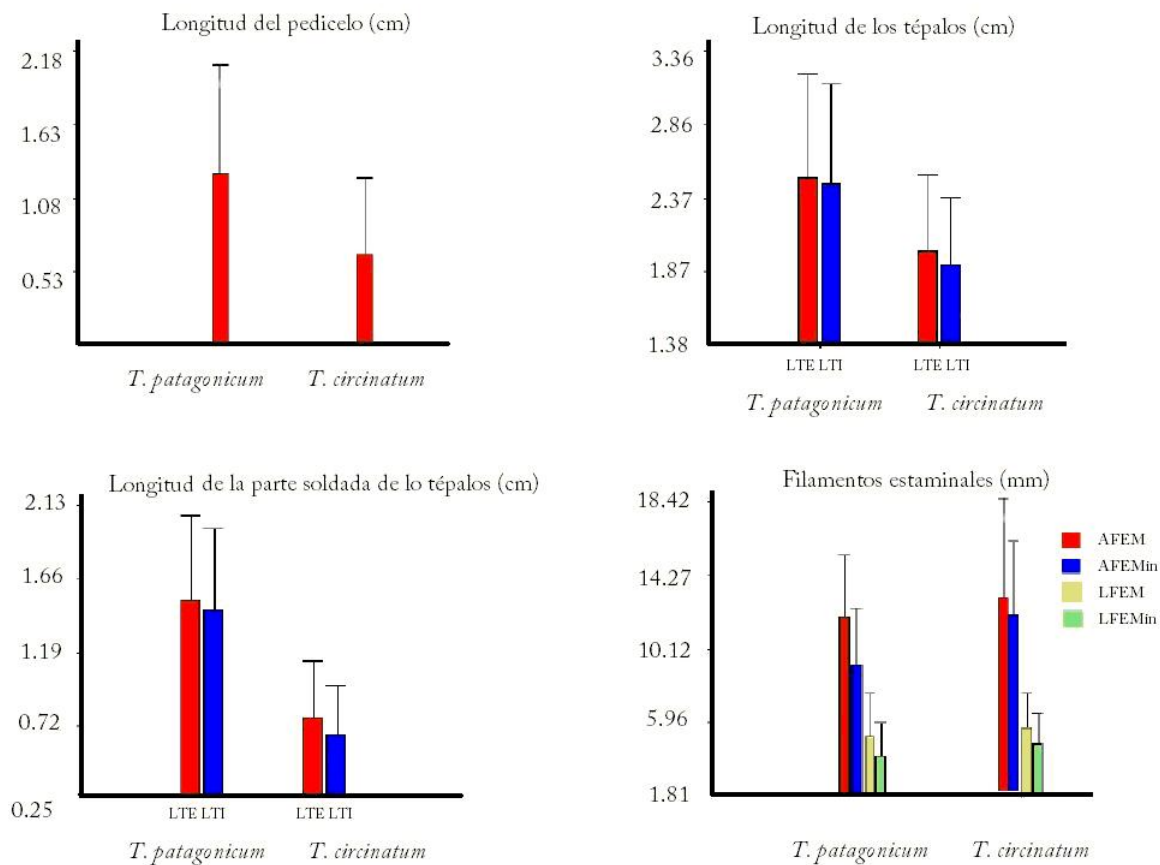


Figura 3.6: Estadística descriptiva de los caracteres que mejor discriminan entre los especímenes de *Tristagma circinatum* y *T. patagonicum*. Sólo se muestran los caracteres que presentaron  $p < 0,05$ . La barra indica el desvío estandar. Referencias: LTE: Longitud de tépalo externo; LTI: Longitud de tépalo interno; ALFEM: Altura del filamento estaminal máximo; ALFEMin: Altura del filamento estaminal mínimo; LFEM: Longitud del filamento estaminal máximo; LFEMin: Longitud del filamento estaminal mínimo.

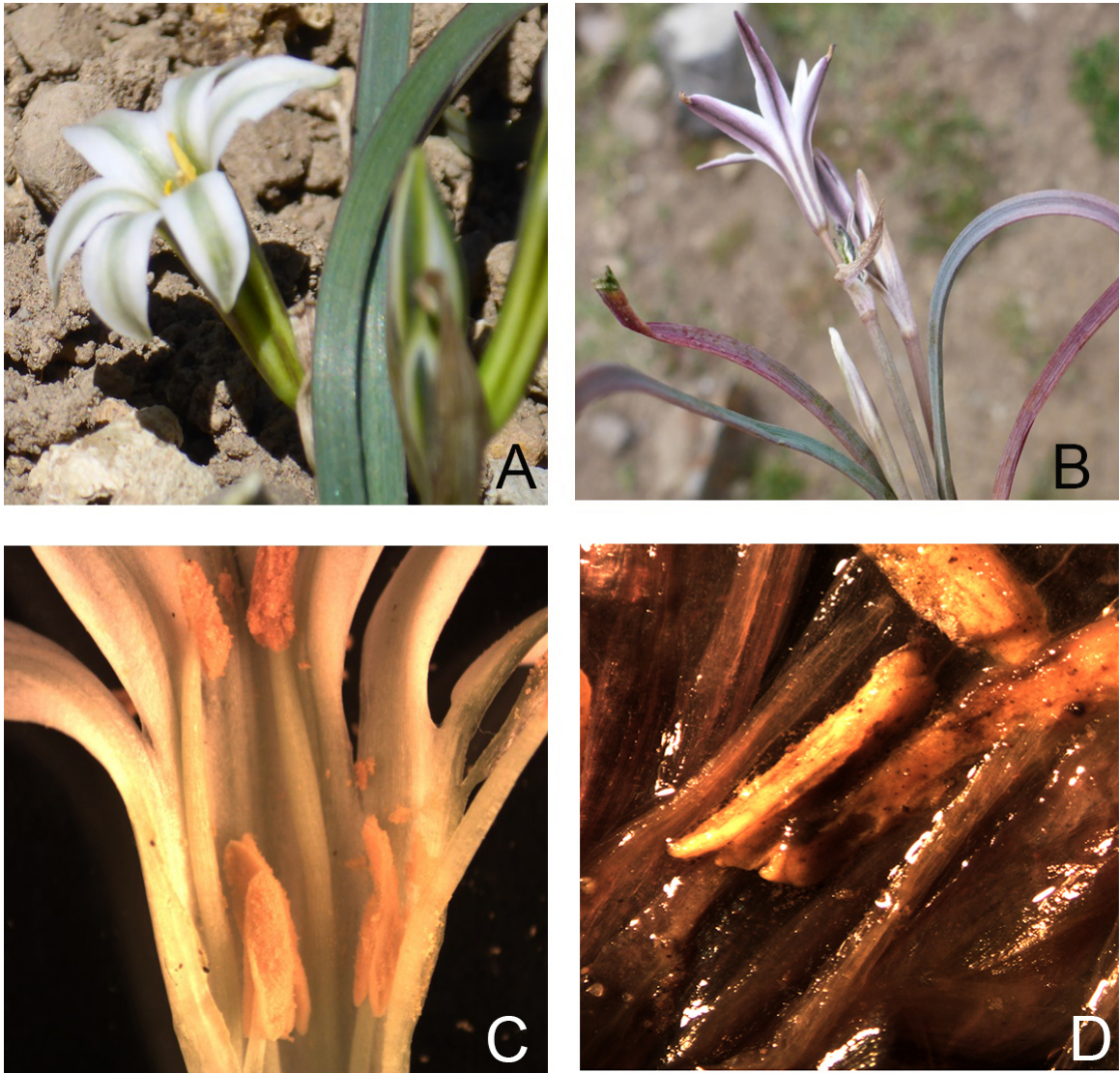


Figura 3.7: Comparación de: Longitud del pedicelo y características del tubo perigonial A) *Tristagma circinatum*, B) *T. patagonicum*; y características de los filamentos estaminales: C) *T. circinatum* D) *T. patagonicum*.

Una vez removidas las tres especies que lograron diferenciarse (*T. berteroi* y el Grupo A: *T. patagonicum*, *T. circinatum*), se continuó el análisis con el resto de las especies del Grupo B. Como resultado del PCoA y conglomerados, no se ha logrado distinguir grupos entre los individuos analizados (Figuras no mostradas). Con fines descriptivos, y por la falta de diferenciación obtenida en los métodos multivariados, se ha llevado adelante una exploración de los caracteres cuantitativos entre las especies que conforman el Grupo B. En la Fig. 3.8 se observan los gráficos de barra obtenidos para aquellos caracteres que resultaron

significativos en los ANOVA univariados. La longitud de la bráctea distingue a *T. gracile* ( $\bar{x} = 1,9$  cm) de *T. porrifolium* y *T. violaceum* ( $\bar{x} = 2,3$  cm), Fig. 3.8. Con respecto a los filamentos estaminales, su longitud, tanto mínima como máxima, distingue a *T. gracile* con los menores valores y *T. violaceum* con los mayores. La longitud del ovario, que si bien muchas veces depende del estado de la maduración de la flor, distingue a *T. bivalve* y *T. gracile* con los menores valores ( $\bar{x} = 3,2$  mm) de *T. violaceum* con el mayor valor promedio ( $\bar{x} = 5,1$  mm). Asimismo la longitud del tépalo externo diferencia significativamente a *T. porrifolium*, que presenta los tépalos más cortos ( $\bar{x} = 2,5$  mm) y *T. violaceum*, ( $\bar{x} = 4,42$  mm, Fig. 3.8).

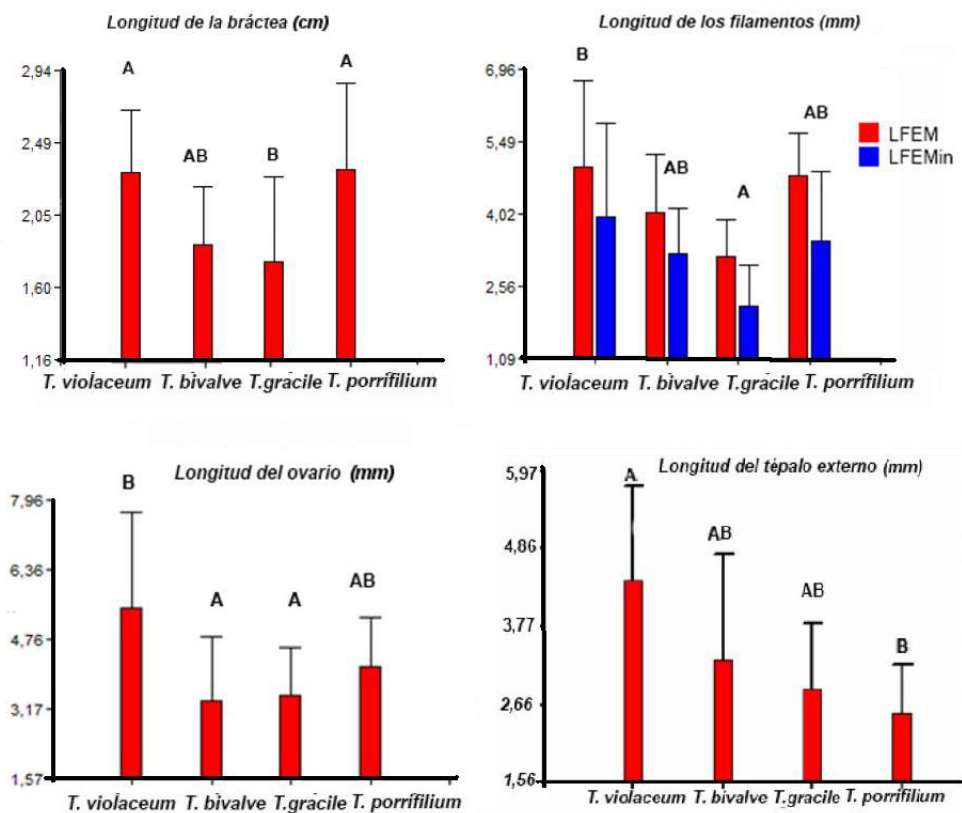


Figura 3.8: Estadística descriptiva de los caracteres que mejor discriminan entre los especímenes analizados del Grupo B (*T. bivalve*, *T. gracile*, *T. porrifolium* y *T. violaceum*). Las letras sobre las barras indican las comparaciones de los contrastes del test de Tukey con  $p < 0,05$  y la barra muestra el desvío estándar. Referencias: LFEM: Longitud del filamento estaminal máximo; LFEMin: Longitud del filamento estaminal mínimo.

## Discusión

### *Tristagma* en el contexto morfológico de la tribu Leucocoryneae

El género *Tristagma* fue circunscripto por Traub (1963) incluyendo especies con diversidad de caracteres morfológicos, desde especies uni a plurifloras, con espata formada por una o dos brácteas, perigonio formando un tubo o presentando tépalos soldados sólo en la base, como también individuos con estambres lineares, subulados, dispuestos en una o dos series, es decir incluyendo además individuos de los géneros aquí tratados dentro de *Ipheion* y *Beauverdia*. Ravenna (1969) diferencia a *Tristagma* dentro de los géneros de Liliaceae distribuidos en la Patagonia argentina por presentar tépalos soldados en un tubo que oculta el ovario, filamentos muy desiguales en longitud, insertos a diferentes niveles, por lo general inclusos. Por su parte, Guaglianone (1972, 2009) diferenció a *Tristagma* de *Ipheion* s.l. (incluyendo los géneros aquí circunscriptos como *Beauverdia* e *Ipheion*) por su distribución, por la presencia de inflorescencia plurifloras, y fruto aerocárpico.

Rahn (1998) estudiando los géneros de la familia Alliaceae de todo el mundo, utiliza como caracteres diagnósticos: la presencia de tépalos unidos en un 25-65 % de su longitud, anteras usualmente incluidas en el tubo, filamentos libres entre sí y dispuestos en dos series, además de su distribución. Por último, Ravenna (2001a) incluye dentro del género *Tristagma* a *Ipheion*, por lo tanto los caracteres morfológicos y cariológicos que distinguen al género no resultan claros, generando una circunscripción similar a la definida por Traub (1963).

Los resultados de la presente exploración morfológica no sostienen la circunscripción amplia del género propuesta por Traub (1963) o Ravenna (2001a), pero parcialmente apoya los tratamientos propuestos por Guaglianone (1972, 2009); Ravenna (1969) y Rahn (1998), dado que se concluye que el género *Tristagma* se puede distinguir como una entidad independiente definida por los siguientes caracteres en comparación a su grupo más cercano morfológicamente, *Ipheion*:

- Espata formada por dos brácteas (*vs.* una bractea bífida)
- Inflorescencias uni a plurifloras (*vs.* sólo unifloras)
- Frutos erectos (*vs.* humifusos)

Se debe considerar que la separación de *Ipheion* del género *Tristagma* se ve también apoyada por caracteres citológicos, tales como número básico cromosómico (Souza, 2012) y contenido total de ADN (Sassone *et al.*, en prep), como también, por su rango de distribución geográfica (chilena-patagónica en *Tristagma* vs. principalmente pampeana en *Ipheion*, Fig. 2.7, Capítulo 2). Asimismo la diferenciación de *Tristagma* como una entidad independiente se condice con los resultados de filogenia morfológica (Sassone *et al.*, 2014b) y molecular reportados hasta el momento (Fay *et al.*, 2006; Souza *et al.*, 2016a), y de los análisis de esta tesis (Capítulo 2) por el marcador ITS aunque no por los marcadores plastidiales.

Junto con el género *Ipheion* se diferencia del resto de los géneros de la tribu Leucocoryneae por poseer filamentos estaminales libres entre sí, dispuestos en dos series y tépalos formando un tubo que siempre cubre al ovario, con los estambres inclusos. Estos caracteres habían sido previamente corroborados por Sassone *et al.* (2013) utilizando un muestreo menor de especies de *Tristagma*.

En estos análisis también se corrobora a partir de las especies que se juntaron a campo, como a partir de aquellas que lo indicaban en la etiqueta, que ninguna de las especies de *Tristagma* presenta olor aliaceo (PO). Asimismo en ninguna de las especies estudiadas se observa presencia de lígula (L, presente en especies de *Beuaverdia* y *Nothoscordum*). *Tristagma* es el único género dentro de la tribu Leucocoryneae que está compuesto por especies con estigma trifido, trilobado o capitado (ET), en el resto de los géneros de la tribu el estigma siempre es capitado (Capítulo 1).

## Discriminación entre especies y complejos en *Tristagma*

Ravenna (2001a) es el primer autor en definir una clasificación infragenérica dentro del género *Tristagma*; así, definió tres secciones basado en características florales principalmente. La sección tipo (*Tristagma* secc. *Tristagma*) definida por: *T. nivale*, *T. ameghinoi* y *T. fragans* se recupera en los análisis aquí presentados dado que *T. ameghinoi* (incluyendo un isotipo de esta especie) y *T. nivale*, forman un grupo de alta afinidad morfológica, mientras que *T. fragans* es indistinguible de los individuos de *T. nivale* (Fig. 3.3). Sin embargo, las características definidas por Ravenna (2001a) para definir a la sección tipo, también incluirían

a *T. graminifolium*.

*Tristagma* secc. *Nivella* no es recuperada por los análisis aquí realizados, dado que esta sección agrupa diversas especies que comparten características muy generales de *Tristagma* y a *T. sessile*, que posee las características morfológicas que definen al género *Ipheion*. En nuestros análisis morfométricos recuperamos diferentes asociaciones, por un lado: *Tristagma graminifolium* resulta más afín a *T. ameghinoi* y *T. nivale* que al resto de las especies. Luego, *T. patagonicum* s.l. (incluyendo *Tristagma atreucoëense*, *T. var. angustiloba*, *T. malalhuense*, *T. nahuelhuapinum* y *T. spegazzinii*) y *T. circinatum* s.l. (incluyendo a *T. sociale*) forman un grupo de afinidad (Grupo A) que se diferencia de un tercer grupo compuesto por: *T. berteroi*, *T. bivalve*, *T. gracile* y *T. porrifolia* y *T. violaceum* (Grupo B).

Por último, *Tristagma* secc. *Ipheion* (que incluye las especies que en esta tesis son consideradas como parte del género *Ipheion*, dado que *T. recurvifolium* = *Ipheion sessile*), y este género se recupera como grupo afín a *Tristagma* pero no como parte del mismo (Fig. 3.2).

Por lo tanto, la clasificación infragenérica propuesta por [Ravenna \(2001a\)](#) no es apoyada por los análisis presentados en este capítulo, basados en características exomorfológicas de las especies de *Tristagma*. Como resumen de los análisis realizados se puede observar que a pesar de la gran variabilidad morfológica que existe dentro del género, es posible diferenciar no sólo a *Tristagma* como una entidad independiente sino también, definir asociaciones de especies, y seleccionar caracteres diagnósticos para su diferenciación.

Se han logrado distinguir 3 complejos o asociaciones de especies. Por un lado el grupo compuesto por las especies de flores verdes u oscuras (*T. ameghinoi*, *T. graminifolium* y *T. nivale*) y luego al Grupo A y B, de flores blancas o cremas.

Asimismo, las especies que resultaron fácilmente diferenciables como entidades fueron:

- *Tristagma ameghinoi*
- *Tristagma graminifolium*
- *Tristagma nivale* (incluyendo a *T. fragans*)
- *Tristagma anemophilum*
- *Tristagma berteroi*



- *Tristagma patagonicum*
- *Tristagma circinatum*

Las tres primeras especies tienen en común la presencia de flores de colores verdes u oscuras (moradas o grises), a diferencia del resto de las especies que presentan flores blancas. Asimismo, presentan tépalos fusionados formando un tubo, soldado en 3/4 de su longitud.

En particular, *T. graminifolium* además de las características mencionadas, presenta el tamaño menor de todas las partes estudiadas de la planta, que se ve reflejado en el menor tamaño de los caracteres cuantitativos estudiados, principalmente los relacionados al tamaño de la flor (LST, LTE, LTI, AFLM, LFEM, etc.).

Por su parte, *Tristagma nivale* se diferencia del resto de las especies, por la presencia de tépalos con la parte libre carnosa y rolliza como la presencia de hojas con ápice espiralado (AH). Asimismo las formas de *T. nivale* descritas por [Ravenna \(1969\)](#) se recuperan con alta afinidad morfológica (Fig. 3.3 b), distinguiéndose la forma *australis* de la forma típica por la presencia de pedicelos menores a 1 cm (*vs.* mayores 1 cm), siempre biflora (*vs.* 3-flora). También en estos análisis se han incluido representantes de *T. fragans* que de acuerdo a [Ravenna \(2001c\)](#) es muy similar a *T. nivale* pero se distingue por la presencia de perfume en las flores, sin embargo no se han encontrado otras diferencias con el resto de los individuos analizados. La presencia de perfume en las flores fue un carácter considerado en la confección de la matriz utilizada, aunque, al explorar especímenes de herbario si la información no se encuentra en la etiqueta no es posible analizarlo, por lo tanto resultó ser un carácter removido por la cantidad de dato faltante que generó.

Por su parte, *T. ameghinoi* ha sido confundida en determinaciones de herbario con *T. nivale*, si bien comparte el color verde de las flores, la fusión de los tépalos en un tubo, es fácilmente discriminada por la presencia de inflorescencia uniflora y la parte de los tépalos libres patente y no carnosa.

También el único material disponible de *T. anemophilum* ha resultado fácilmente diferenciable del resto de las especies estudiadas, aunque actualmente sólo se cuenta con los ejemplares tipo (uno de ellos analizado en este estudio) y los detalles brindados en la descripción original, se ha logrado diferenciar por la presencia de tépalos con su parte libre muy angosta (1-1.3 mm), filamentos estaminales subulados, estilo breve y estigma trífidio, pudiendo ser

reconocido como una entidad taxonómica distinta del resto de las especies (Fig. 3.4).

## Grupo A

Por otro lado, como era de esperar a partir de las determinaciones de ejemplares de herbario, se han encontrado morfológicamente similares los individuos estudiados de *Tristagma circinatum* y *T. patagonicum*, dado que la morfología floral de ambas especies son similares. *T. circinatum* se distingue por presentar el ápice espiralado de las hojas, la presencia de rizoma, y flores sésiles o de pedicelo muy breve, características que se presentan en todos los individuos estudiados. Asimismo, cuantitativamente el largo de los tépalos, la longitud relativa de la soldadura de los mismos, y la altura y longitud de los filamentos estaminales diferencian a esta especie de *T. patagonicum* (Fig. 3.6). *Tristagma circinatum* es una especie que habita zonas de altura, mientras que *T. patagonicum* tiene una distribución amplia, tanto en terrenos de baja como alta elevación. Se ha incluido un individuo representante de *T. sociale* (determinado por el autor que describió esta especie) el cual no ha podido ser discriminados del resto de los individuos de *T. circinatum*.

*Tristagma patagonicum* es una de las especies más conocidas del género debido a su amplia distribución en la Patagonia argentina, por su uso medicinal y comestible por pueblos originarios (Molares y Ladio, 2015), por su comercialización como ornamental (Ochoa y Ladio, 2015) y por su similitud en cuanto a la morfología floral con *Ipheion uniflorum* que ha hecho en muchos casos tratarlos como sinónimos. Su plasticidad fenotípica ha generado la descripción y el uso de diferentes nombres, que, hasta el momento, permanecen indistinguibles a luz de los caracteres morfológicos analizados. Se han generado taxones específicos e infraespecíficos sobre la base de diferencias en el ancho de los tépalos: *T. patagonicum* var. *angustiloba*, *T. malalhuense*, o su distribución geográfica, es así que se incluyeron sólo ejemplares chilenos distinguiendo a *Tristagma spegazzinii*; en la zona del Valle del Atreuco se ha descrito a *T. atreucoense*, de la zona del lago Nahuel Huapi (Prov. Neuquén y Río Negro, Argentina) a *T. nahuelhuapinum* (Ravenna, 2001a). Sin embargo los resultados fenéticos aquí obtenidos no apoyan ninguno de los taxones diferenciados. En consecuencia, *Tristagma patagonicum* incluiría individuos con una amplia variabilidad morfológica, ya que podemos encontrar: inflorescencias uni o plurifloras, pedicelos breves o no, tamaño total de la planta desde 15

a 30 cm long., tépalos con la parte libre angosta o ancha y especímenes con una amplia distribución geográfica, desde el nivel del mar hasta las zonas andinas.

En resumen, *Tristagma patagonicum* puede ser definida como una entidad morfológica por presentar: inflorescencia 1-2 (raro3)-flora, flores pediceladas de color blanco, con tépalos soldados en la 1/2 de su longitud, estigma trilobado a capitado (nunca trífido) y ausencia de rizoma. Este resultado se encuentra apoyado por las evidencias filogenéticas estudiadas en el Capítulo 2 de esta tesis, Fig. 2.4.

## Grupo B

Las especies que componen este grupo presentan tubo del perianto breve (menor a la 1/2 de su longitud), donde la única especie que se distingue por el conjunto de caracteres analizados es *T. berteroi*, compuesta por individuos de longitud menor a 10 cm, inflorescencia siempre uniflora, muy poco representada en los herbarios.

Por su parte, *T. bivalve*, *T. gracile*, *T. porrifolium* y *T. violaceum* forman un complejo de especies, donde la discriminación entre ellas no resulta fácil. *T. bivalve* y *T. porrifolium* comparten la presencia de ápices agudos en los tépalos, y se pueden distinguir por su distribución dado que la primera es exclusiva de zonas de alta elevación, mientras que la segunda se distribuye a nivel del mar.

*Tristagma gracile* al igual que *T. violaceum* presentan ápices obtusos de los tépalos. *Tristagma gracile* se puede diferenciar del resto de las especies por la longitud menor de la bráctea ( $\bar{x} = 1,7$ ), como la altura ( $\bar{x} = 6,8$  mm) y longitud de los filamentos estaminales ( $\bar{x} = 3,1$  mm). *Tristagma violaceum* presenta los mayores valores en longitud ( $\bar{x} = 19$  cm) y ancho de la lámina ( $\bar{x} = 0,4$  cm), longitud del escapo ( $\bar{x} = 16,4$  cm), longitud del pedicelo ( $\bar{x} = 2,1$  cm), bráctea ( $\bar{x} = 2,3$  cm) y perigonio ( $\bar{x} = 2,3$  cm). Hay indicios basados en una exploración preliminar de contenido total de ADN (Sassone *et al.*, en prep) que esta especie presentaría individuos poliploides. Se ha inferido que un aumento en el número de cromosomas puede ejercer control sobre el tamaño celular (Kondorosi *et al.*, 2000) como generar alteraciones en el metabolismo celular que resulten en cambios en el fenotipo y la ecología de los individuos (Leitch y Leitch, 2008). Estos indicios apoyarían que *T. violaceum* presente una longitud mayor del tamaño total de la planta, con respecto al resto de las especies analiza-

das. Asimismo, en los análisis filogenéticos presentados en el Capítulo 2 de la presente tesis, la posición de esta especie es incongruente entre las hipótesis filogenéticas obtenidas a partir de cpDNA e ITS, apoyando la idea de que esta especie este compuesta por posibles poliploide.

En conclusión, *Tristagma* es una entidad claramente diferenciable del resto de los géneros de la tribu Leucocoryneae, siendo las especies de *Ipheion* las más cercanas morfológicamente. Se corrobora que las especies de *Tristagma* no presentan olor aliáceo, ni presencia de lígula en las hojas, la espata se encuentra siempre formada por dos brácteas soldadas en la base y presenta perigonio fusionado formando un tubo que recubre al ovario, que puede alcanzar más de la mitad de la longitud de los tépalos, donde los estambres se encuentran incluso. Los filamentos estaminales están dispuestos en dos series, libres entre sí (aunque fusionados al tubo del perigonio) y los frutos son erectos. Dentro del género se pueden distinguir tres grupos o complejos de especies, uno de flores verdosas y oscuras (*Tristagma nivale*, *T. ameghinoi* y *T. graminifolium*), por otro lado, especies de flores blancas, y dentro de este grupo a su vez se distinguen dos grupos, uno formado por *T. patagonicum* y *T. circinatum* y otro compuesto por *T. berteroi*, *T. bivalve*, *T. gracile*, *T. porrifolia* y *T. violaceum*.

A partir de los caracteres analizados, los cuales reflejan e incluyen los diversos criterios utilizados para diferenciar las especies de éste género, podemos discriminar entre las siguientes entidades taxonómicas: *T. ameghinoi*, *T. anemophilum*, *T. berteroi*, *T. circinatum*, *T. graminifolium*, *T. patagonicum*, *T. nivale*.

Luego del análisis morfométrico de las especies que componen *Tristagma* se evidencia una de las principales razones de la falta de tratamientos taxonómicos para este género, si bien se han logrado asociaciones, las especies de flores blancas chilenas pertenecientes a *Tristagma* resultan ser difíciles de circunscribir sólo a partir de caracteres exomorfológicos, dado que exhiben una gran variabilidad fenotípica. También se han detectado que algunos caracteres utilizados como diagnósticos a nivel específico, ej: cantidad de hojas y escapos, cantidad de óvulos o grado de exposición de los estambres [Ravenna (2001a); Traub (1963)], no han resultado útiles a la hora de circunscribir a las especies analizadas, más aún al ser removidos de los análisis, la separación de las especies ha resultado ser más efectiva.

## Capítulo 4

# Clasificación del género *Tristagma*

*Donde no falta voluntad siempre hay un camino.*

J. R. R. Tolkien

# Introducción

## Historia Taxonómica y problemas de circunscripción

Eduard Friedrich Poeppig (1798-1868) fue un médico, zoólogo, botánico y explorador alemán que estudió y trabajó en la Universidad de Leipzig. Entre los viajes de estudio que realizó, se destaca el que llevó a cabo en Sudamérica. Su recorrido comenzó en el año 1826 desde Valparaíso (Chile), explorando tanto Chile, como Perú y Brasil. En 1832 regresa a Alemania con más de 20000 plantas herborizadas, y como resultado de sus observaciones botánicas, en 1833 publica sus novedades de Chile en “Fragmentum Synopseos Plantarum Phanerogamum ab Auctore Annis MDCCCXXVII ad MDCCCXXIX in Chile lectarum”, en el cual describe al género *Tristagma*, con una sola especie, *T. nivale*, recolectada por primera vez en la cordillera de Antuco (Chile), de cuyo lugar, Poeppig, describe 50 especies nuevas (Grau, 1998). También en esta obra Poeppig describe *Triteleia porrifolia*, luego considerada como parte de *Tristagma*.

La etimología de la palabra *Tristagma*, tiene su origen en los vocablos griegos “tri” que significa tres y “stagma” gota, haciendo referencia a las tres gotas de néctar exudadas del ovario vistas por Poeppig al describir al género (Stearn, 2013).

Como se ha mencionado en capítulos anteriores la circunscripción de los géneros dentro de la tribu Leucocoryneae no ha sido tarea sencilla, como tampoco la delimitación de las especies que componen *Tristagma*. Una de las posibles razones de esta dificultad, se debe a que *Tristagma* es un género que ha sido difícil de coleccionar, dada su época de floración (finales del invierno y primavera temprana), muchas veces los ejemplares de herbario no se encuentran completos, y los tipos y descripciones originales de las especies no siempre han sido fáciles de ubicar para ser estudiados.

Muchas de las especies de lo que hoy consideramos *Tristagma* (Tabla 4.1) han sido originalmente descritas en otros géneros, como es el caso antes mencionado de *T. porrifolium* o *Triteleia bivalvis* Hook. ex Lindl. (Lindley, 1829), la cual fue descrita con anterioridad a la descripción de *Tristagma*, y a lo largo de los años han sido transferidas a diversos géneros. Kunth (1843) y Gay (1853) ubicaron las especies de *Tristagma* en *Triteleia*. Por su parte, Baker, quien fuera curador de los Reales Jardines botánicos de Kew Garden, con una extensa

producción en *Liliaceae s.l.*, tampoco acepta *Tristagma* y ubica las especies descritas hasta ese momento bajo *Triteleia* y *Milla* (Baker, 1871), posteriormente pasa algunas especies al género *Brodiaea* (Baker, 1896).

Después de casi 70 años de que Poeppig describiera el género, Neger [en Dusén (1900)], Spegazzini (1902), Rendle (1904) y Gandoger (1919) vuelven a describir especies dentro de *Tristagma*.

Finalmente entre los años 1939 y 1941 los géneros *Brodiaea* y *Triteleia* son confinados por Hoover (1939a,b) a América del Norte, separándolos por la presencia de pedicelos articulados, bulbo macizo e involucro formado por más de dos brácteas. Actualmente se encuentran dentro de la familia Asparagaceae y la separación de las especies del hemisferio Sur fue corroborada por análisis filogenéticos (Pires y Sytsma, 2002).

Traub (1953) y Traub y Moldenke (1955) tratan a la mayoría de las especies de *Tristagma* bajo *Ipheion*, y luego Traub (1963) transfiere todas esas especies a *Tristagma* por razones de prioridad nomenclatural. De acuerdo a Guaglianone (1972) podemos diferenciar a *Tristagma* debido a la presencia de una espata formada por dos brácteas soldadas brevemente en la base, inflorescencias usualmente plurifloras, tépalos formando un tubo que cubre al ovario, estambres siempre dispuestos en dos series y frutos aerocárpicos, diferenciándolos de las especies de *Ipheion*. Ravenna también acepta *Tristagma* pero incluye *Ipheion* como una sección dentro del género y realiza varios tratamientos donde describe 9 nuevas especies (Ravenna, 1967, 2001a, 2005a,b).

El objetivo del presente capítulo es circunscribir el género y las especies que lo componen, resolver la nomenclatura y completar las descripciones de las especies, a partir de los resultados de los análisis filogenéticos y fenéticos de los capítulos 3 y 2, y luego de la revisión bibliográfica y del estudio de ejemplares de herbario. Asimismo se presenta una clave de identificación para todas las especies estudiadas e ilustraciones.

Aceptados por algún autor bajo <i>Tristagma</i>	Tratamientos	Clasificación aceptada en esta tesis
<i>Tristagma ameghinoi</i> (Speg.) Speg.	Spegazzini (1902); Traub (1963); Ravenna (1967, 2001a, 1969)	<i>Tristagma ameghinoi</i> (Speg.) Speg.
<i>Tristagma anemophilum</i> Ravenna	Ravenna (1967, 2001a, 1969)	<i>Tristagma anemophilum</i> Ravenna
<i>Tristagma atreucoënsis</i> Ravenna	Ravenna (2001a)	<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub
<i>Tristagma australis</i> Neger	Neger en Dusén (1900)	<i>Tristagma nivale</i> fo. <i>australe</i>
<i>Tristagma berteroi</i> Phil <i>nom.nud.</i>	Martcorena y Quezada (1985)	<i>Tristagma berteroi</i> (Kunth) S. Arroyo y Sassone
<i>Tristagma berteroi</i> (Kunth) S. Arroyo y Sassone	(Arroyo-Leuenerberger y Sassone, 2016)	<i>Tristagma berteroi</i> (Kunth) S. Arroyo y Sassone.
<i>Tristagma bivalve</i> (Hook. ex Lindl.) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma bivalve</i> (Hook. ex Lindl.) Traub
<i>Tristagma brevipes</i> (Kuntze) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma bivalve</i> (Hook. ex Lindl.) Traub
<i>Tristagma chubutense</i> Gand.	Gandoger (1919)	<i>Tristagma nivale</i> Poepp. fo. <i>nivale</i>
<i>Tristagma circinatum</i> (Sandw.) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma circinatum</i> (Sandw.) Traub
<i>Tristagma dimorphopetalum</i> Gay	Gay (1853)	<i>Leucocoryne dimorphometalum</i>
<i>Tristagma eremophilum</i> Speg.	Spegazzini (1902)	<i>Tristagma nivale</i> Poepp. fo. <i>nivale</i>
<i>Tristagma felipponei</i> (Beauverd) Traub	Traub (1963)	<i>Beauverdia sellowiana</i> (Kunth) Herter
<i>Tristagma fragrans</i> Ravenna	Ravenna (2001a)	<i>Tristagma nivale</i> Poepp. fo. <i>nivale</i>
<i>Tristagma gracile</i> (Phil.) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma gracile</i> (Phil.) Traub
<i>Tristagma graminifolium</i> (Phil.) Ravenna	Traub (1963)	<i>Tristagma graminifolium</i> (Phil.) Ravenna
<i>Tristagma hirtellum</i> (Kunth) Traub	Traub (1963)	<i>Beauverdia hirtella</i> (Kunth) Herter
<i>Tristagma inflatum</i> Rendle in Britten	Rendle (1904)	<i>Tristagma nivale</i> fo. <i>australe</i>
<i>Tristagma leichtlinii</i> (Baker) Ravenna	Ravenna (1971)	Dudosa
<i>Tristagma lineatum</i> Ravenna	Ravenna (2001a)	Dudosa
<i>Tristagma lloydiflorum</i> (Beauverd) Traub	Traub (1963)	<i>Beauverdia vittata</i> (Griseb.) Herter
<i>Tristagma malalhuense</i> Ravenna	Ravenna (2001a)	<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub
<i>Tristagma mirabile</i> Ravenna	Ravenna (2005a)	<i>Tristagma mirabile</i> Ravenna
<i>Tristagma narcissoides</i> (Phil.) Benth. y Hook.	Bentham y Hooker (1883)	<i>Leucocoryne narcissoides</i> Phil.
<i>Tristagma nivale</i> Poepp.	Poeppig (1833), Traub (1963); Ravenna (1967, 2001c, 1969)	<i>Tristagma nivale</i> Poepp.
<i>Tristagma nahuelhuapinum</i> Ravenna	Ravenna (2001a)	<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub
<i>Tristagma nivale</i> f. <i>australe</i> (Neger) Ravenna	Ravenna (1967)	<i>Tristagma nivale</i> f. <i>australe</i>
<i>Tristagma nivale</i> var. <i>angustifolia</i> Neger	Neger en Dusén (1900)	<i>Tristagma nivale</i> Poepp.
<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub	Traub (1963); Ravenna (1967, 2001a, 1969)	<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub
<i>Tristagma peregrinans</i> Ravenna	Ravenna (1978)	Excluida de <i>Tristagma</i>
<i>Tristagma philippii</i> Gand.	Gandoger (1919)	<i>Tristagma nivale</i> Poepp. f. <i>nivale</i>
<i>Tristagma poeppigianum</i> (Gay) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma poeppigianum</i> (Gay) Traub
<i>Tristagma porrifolium</i> (Poepp.) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma porrifolium</i> (Poepp.) Traub
<i>Tristagma pulchella</i> Speg.	Spegazzini (1902)	<i>Tristagma nivale</i> fo. <i>australe</i>
<i>Tristagma recurvifolium</i> (C.H. Wright) Traub	Traub (1963)	<i>Ipheion sessile</i> (Phil.) Traub
<i>Tristagma sellowianum</i> (Kunth) Traub	Traub (1963)	<i>Beauverdia sellowiana</i> (Kunth) Herter
<i>Tristagma sessile</i> (Phil.) Traub	Traub (1963)	<i>Ipheion sessile</i> (Phil.) Traub
<i>Tristagma setaceum</i> (Baker) Traub	Traub (1963)	<i>Beauverdia</i> sp.
<i>Tristagma sociale</i> Ravenna	Ravenna (2001a)	<i>Tristagma circinatum</i> (Sandw.) Traub
<i>Tristagma staminosum</i> Ravenna	Ravenna (2001a)	Dudosa
<i>Tristagma subbiflorum</i> (Colla) Ravenna	Ravenna (1978)	Excluida de <i>Tristagma</i>
<i>Tristagma tweedianum</i> (Baker) Traub	Traub (1963)	<i>Ipheion tweedianum</i> (Baker) Traub
<i>Tristagma violaceum</i> (Kunth) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma violaceum</i> (Kunth) Traub
<i>Tristagma uniflorum</i> (Lindl.) Traub	Traub (1963); Ravenna (2001a)	<i>Ipheion uniflorum</i> (Graham) Raf.
<i>Tristagma viridior</i> (Killip) Traub	Traub (1963)	<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub
<i>Tristagma vittatum</i> (Griseb.) Traub	Traub (1963)	<i>Beauverdia vittata</i> (Griseb.) Herter
<i>Tristagma yauriense</i> Ravenna	Traub (1963)	Excluida de <i>Tristagma</i>

Tabla 4.1: Clasificación de *Tristagma*



## Materiales y Métodos

Con el fin de entender la historia de los taxones involucrados, una exhaustiva búsqueda bibliográfica fue llevada adelante, se han estudiado los protólogos, tipos y especímenes de herbario de 74 nombres (incluyendo formas, subespecies y variedades) mencionados como *Tristagma*.

Se analizaron más de 300 especímenes, pertenecientes a 41 herbarios nacionales e internacionales: AGUCH, B, BA, BAA, BAB, BAF, BM, BR, BREM, C, CGE, CONC, CORD, CUZ, E, FI, GOET, HAL, GH, HBG, HSP, HUSA, JE, K, L, LP, LZ, LY, MO, MERL, P, SGO, SI, TO, W, WAG, U, UPS, US, USM, Z, las abreviaturas de los herbarios son las definidas por Thiers (2016). La mayoría de estas instituciones fueron visitadas, en búsqueda de holo, iso o lectotipos, y de las especies tratadas en estudios anteriores como parte del género. Adicionalmente, las imágenes digitales de algunos especímenes tipo, disponibles en Plant JSTOR (<http://plants.jstor.org/>) y herbarios digitales (e.j. Virtual Herbaria), fueron examinadas para estudiar los especímenes de las instituciones que no se han podido visitar. Como ya fue mencionado, Ravenna ha descrito 9 especies y ha hecho la combinación de otras 5. Es relevante añadir, como ya ha sido enunciado por otros autores (Goldblatt y Henrich, 1987; Karst y Wilson, 2012), que este autor ha citado especímenes de su propia colección, los cuales son inaccesibles para su estudio, y muchos de los materiales a los cuales se refiere en los protólogos, no fueron depositados en los herbarios indicados. Como resultado de los estudios taxonómicos-nomenclaturales se ha realizado la lectotipificación en todos los casos que lo requerían.

A fin de observar las especies en su hábitat natural, se han realizado viajes de exploración en toda el área de distribución del género, incluyendo algunas localidades tipo. Muchas especies se cultivaron para un mejor análisis de los caracteres morfológicos de las mismas (Fig. 4.1). También, en el presente capítulo se evalúa el estado de conservación de la especie tratadas utilizando las categorías y los criterios propuestos por la "IUCN" (2012, 2014). Observaciones directas sobre las poblaciones de plantas y análisis de los especímenes depositados en los herbarios antes mencionados fueron usados para aplicar los criterios de conservación.

## Resultados

Como resultado del estudio exhaustivo de 74 nombres (incluyendo sinónimos), se aceptan 13 nombres (12 específicos y una forma), Fig. 4.1. Se presenta la descripción genérica, una clave de identificación para las especies, la lista de nombres con sus tipos y descripciones. Como resultado de las observaciones realizadas a campo y el registro de las especies en los herbarios visitados, se establece el estado de conservación para cada uno de los taxones. Asimismo, cinco especies son mencionadas como especies dudosas y tres son excluidas.

### Concepto de especie utilizado

El concepto de especie utilizado en la presente tesis es el definido por De Queiroz (2007), que propone un concepto único en el que considera a la especie como “un linaje metapoblacional que evoluciona de forma independiente”. En este capítulo las especies son delimitadas a través de las distintas aproximaciones utilizadas (análisis morfológicos, filogenéticos y taxonómicos).

Primero se han tomado en cuenta los caracteres diagnósticos morfológicos, luego para las especies estudiadas en los análisis filogenéticos moleculares, nos apoyamos en los grupos monofiléticos obtenidos a partir de los 3 fragmentos estudiados (Cap. 2).

Para especies conflictivas se han tomado los siguientes criterios para definir entidades específicas:

1. Si viven en simpatría, que haya caracteres morfológicos que las diferencien y/o que formen grupos monofiléticos.
2. Para linajes poco diferenciados morfológicamente que haya un confinamiento geográfico.

### Tratamiento Taxonómico

***Tristagma*** Poepp., Fragm. Syn. Pl. 8. 1833. ESPECIE TIPO: *Tristagma nivale* Poepp.  
= *Steinmannia* Phil., Anales Univ. Chile 64. 1884. ≡ *Garaventia* Looser, Revista Chilena Hist. Nat. 79. 1944. ESPECIE TIPO: *Steinmannia graminifolia* Phil.

- *Gardinia* Bertero, Mercurio Chileno 643. 1829. *nom. illeg.*

Bulbos con catáfilos internos membranosos, blanquecinos. Lámina foliar ligeramente carnosa, generalmente plana, verde, glabra. Inflorescencia (1-) 2-flora o pluriflora umbeliforme, a veces uniflora. Espata formada por 2 brácteas papiráceas, soldadas sólo en la base o más, pero nunca sobrepasando la mitad de su longitud. Pedicelos glabros, desiguales o subiguales, de 0.1-4 cm long. Escapos erguidos. Perigonio blanco-verdoso, blanco-amarillento, pocas veces negruzco, tépalos 6, soldados formando un tubo conspicuo que recubre al ovario, ápice de los tépalos rollizos o patentes, a veces carnosos. Estambres 6, siempre dispuestos en dos series, soldados al tubo del perigonio, nunca connados; anteras amarillas, amarillo-verdosas. Ovario 3-carpelar, 3-locular, óvulos 6-30 por lóculo. Estilo apical, trígono, persistente; estigma capitado, trífidio o suavemente 3-lobado, papiloso. Fruto aerocárpico, cápsula globosa, pluriseminada. Embrión no visto. Nunca presenta olor aliaceo. Algunas flores pueden presentar perfume agradable. Fig. 1.1f.

**Hábitat:** Las especies de *Tristagma* habitan tanto en suelo rocoso, arcilloso como arenoso, en áreas abiertas, en pastizales y/o en el bosque Andino-Patagónico, tanto a nivel del mar como también en cerros y montañas (Cordillera de los Andes), para más detalles sobre la distribución de las especies referir al Cap. 5.

**Fenología:** De acuerdo a los datos de herbario y colecciones propias las especies de *Tristagma* florecen desde julio a febrero, dependiendo de las particularidades de cada especie, la región y altitud en la que se encuentran.

### Clave de las especies del género *Tristagma*

Teniendo en cuenta los ejemplares analizados, el estudio morfométrico realizado en el Capítulo 3, y los caracteres diagnósticos se ha realizado la siguiente clave dicotómica.

1. Flores blancas, amarillentas, verdosas, con nervios púrpuras o verdosos bien marcados en el envés de los tépalos. Tépalos connados, formando un tubo que envuelve al ovario, nunca más largo que la 1/2 de su longitud
2. Bulbo usualmente prolongado formando un rizoma. Hoja lanceolada, usualmente cir-

- cinada. Brácteas mayores a 4 mm lat. Flores sésiles o muy brevemente pediceladas  
**T. circinatum**
2. Bulbo sin rizoma. Hoja lanceolada o filiforme, nunca circinada. Brácteas menores a 3 mm lat. Flores siempre pediceladas
3. Tépalos fusionados al menos 1/3 de su longitud
4. Tépalos fusionados al menos 1/2 de su longitud. Ápices de los tépalos obtusos
5. Inflorescencia 1-4-flora. Estilo de menor altura que los estambres. Estigma capitado o triblobado . . . . . **T. patagonicum**
5. Inflorescencia 5-7-flora. Estilo de mayor altura que los estambres. Estigma trifido  
**T. poeppigianum**
4. Tépalos fusionados al menos 1/3 de su longitud. Ápices de los tépalos agudos
6. Hoja lanceolada >1 mm lat. Pedicelos usualmente más cortos que las flores. Andes de Chile, a más de 1800 m.s.m. . . . . **T. bivalve**
6. Hoja filiforme 0.5-1 mm lat. Pedicelos más largos que las flores. Desde el nivel del mar alcanzando los 1100 m.s.m. . . . . **T. porrifolium**
3. Tépalos fusionados 1/5 o 1/6 de su longitud
7. Plantas de hasta 10 cm long. Espata más larga que los pedicelos. Pedicelos 4-6 mm long.
8. Flores de 1.5 cm long. Ápices de los tépalos agudos. Filamentos estaminales subulados. Estilo muy breve, 1-1.5 mm. Argentina . . . . . **T. anemophilum**
8. Flores de 1 cm long. Ápices de los tépalos obtusos. Filamentos estaminales lineares. Estilo mayor a 2 mm. Chile . . . . . **T. berteroi**
7. Plantas mayores de 10 cm long. Espata usualmente más corta que los pedicelos. Pedicelos usualmente > 10 mm long.
9. Tépalos 2-3.5 cm long. Estilo  $\geq$  que los estambres . . . . . **T. violaceum**
9. Tépalos 1-1.5 cm long. Estilo  $\leq$  que los estambres . . . . . **T. gracile**
1. Flores verdes, moradas o gris-verdosas, negruzcas, sin vena marcada en el envés de los tépalos. Tépalos connados, formando un tubo que envuelve al ovario, mayor que la 1/2 de su longitud, usualmente más corto que 1 cm de long.
10. Flores campanuladas, verdes, tépalos < 1 cm de long. . . . . **T. graminifolium**

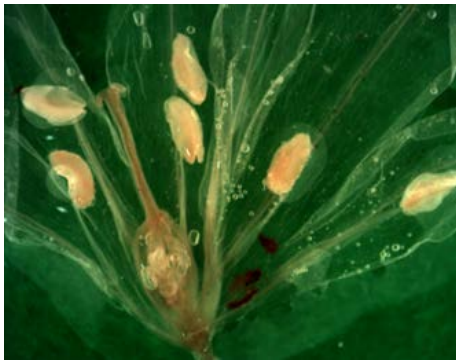
10. Flores tubulares a infundibuliformes, verdes, moradas o negruzcas, tépalos > 1 cm de long.
11. Hojas filiformes a lanceoladas, a veces circinadas, 2-4 mm de lat. Ápices de los tépalos carnosos. Serie más corta de estambres no mayor de 2 mm long . . . . . **T. nivale**
11. Hojas filiformes, nunca circinadas, 0,5-1(1,5) mm de lat. Ápices de los tépalos nunca carnosos. Serie más corta de estambres no mayor de 1 mm long . . . **T. ameghinoi**



(a) *Tristagma ameghinoi*



(b) *Tristagma bivalve*



(c) *Tristagma berteroi*



(d) *Tristagma circinatum*



(e) *Tristagma gracile*



(f) *Tristagma graminifolium*



(g) *Tristagma patagonicum*



(h) *Tristagma violaceum*

Figura 4.1: Imágenes de 8 de las 12 especies consideradas como parte del género *Tristagma*

## Descripción de las especies del género *Tristagma*

Se presenta la enumeración de las especies en forma alfabética.

*Tristagma ameghinoi* (Speg.) Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 7: 172. 1902. ≡ *Brodiaea ameghinoi* Speg., Revista Fac. Agron. Univ. Nac. La Plata 3: 575. 1897. TIPO: Sin datos. [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#), LPS 11739! en LP: LP 004243!]. Fig. 4.1 (a) y Fig. 4.9 A.

**Nota:** Elección del lectotipo.

- En el protólogo, Spegazzini (1897) menciona “Hab. In pratis sabulosis secus Golfo de San Jorge, Febr. 1896 (C. A.)”. Carlos L. Spegazzini micólogo de origen italiano tuvo un extenso herbario particular LPS, hoy incorporado al herbario general del Museo de La Plata (LP) donde fue profesor. Al haber dedicado la especie al Dr. Carlos Ameghino, paleontólogo de la Universidad de La Plata, hace suponer que eligiera un material colectado por Ameghino para describirla. En LPS existe un material (imagen digital LP 004243), donde los nombres: “*Tristagma ameghinoi* Speg.” y “*Brodiaea* (*Triteleia*) *ameghinoi* Speg.” están escritos en letra manuscrita por Spegazzini. A pesar de que la etiqueta no presenta indicación de lugar o fecha de colección, podemos asumir que el material fue estudiado por Spegazzini.

Bulbo alargado, de 1-2,5 cm long. Hojas 4-6, más o menos dísticas, vaina foliar de 3-8 cm long., lámina filiforme, ligeramente carnosa, de 8-20 cm x 0,5-1(-1,5) mm. Escapo erguido, 5-17 cm long. Inflorescencia 1-2 (-3)-flora, umbeliforme. Brácteas de 1,1-3 cm de long. Pedicelos, 0.4-2 cm long. Perigonio tubular, verde, pardo, tépalos 1,2-3 cm x 0,5-1,5 mm, soldados más de la 1/2 de su longitud formando un tubo, ápice de los tépalos angostos, usualmente se recurvan. Filamentos estaminales de 1-2 mm long., libres entre sí, lineares; anteras amarillas, amarillo-verdosas. Óvulos 6-20 por lóculo. Estilo 2-5 (6) mm long.; estigma capitado.

Habita tanto en la estepa como en zonas de elevación, y se distribuye desde la costa del Océano Atlántico hasta la Cordillera de los Andes.

**Fenología:** Esta especie florece desde octubre a enero (rara vez se la ha encontrado florecida

en febrero).

**Estado de Conservación:** Preocupación Menor (LC).

**Iconografía:** Ravenna en Correa, Liliaceae, Flora Patagónica. Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu. 8 (2): 148. 1969. Fig.136; Guaglianone en Kiesling, Alliaceae, Flora de San Juan IV: 37. 2009. Fig. 336.

*Tristagma anemophilum* Ravenna, Bol. Soc. Argent. Bot. 11(2-3): 147. 1967. TIPO: ARGENTINA. Neuquén, Dpto. Minas, Valle superior del Arroyo Atreuco, alt. 2200 m.s.m., Boelcke et. al. 11523 (holotipo: BAB00000030!; isotipo: BAA 00001205, SI 000447). Fig. 4.9 B. Fig. 3.4 (Capítulo 2).

**Nota:**

- Esta especie se encuentra únicamente representada por los especímenes que forman parte del material tipo, no hemos encontrado en colecciones de herbario ejemplares que coincidan con las particularidades de esta especie (tamaño de la planta, soldadura y apice de los tépalos), por lo cual, podemos suponer que el área donde *T. anemophilum* fue colectada, no habría sido visitada nuevamente en la época de floración de la especie, y según los datos estudiados hasta el momento es una especie endémica de la zona del arroyo Atreuco.

Bulbo ovoide ca. de 1,2 cm long. Hojas 4-5, vaina foliar de 3,5-4,7 cm long., lámina linear, de 5-10 cm long. Escapo de 3-4 cm. Inflorescencia biflora. Brácteas de 15 mm long., mayores que los pedicelos. Pedicelos de 4-6 mm long. Perigonio patente, tépalos de 11 mm x 1.1 mm soldados en la base en 2,6 mm, ápices de los tépalos muy agudos. Estambres de 1 mm long., subulados, planos. Óvulos, numerosos por lóculo. Estilo breve, de 1-1.5 mm; estigma trífid.

**Fenología:** Se conoce su período de floración por el ejemplar tipo que fue encontrado en el mes de febrero.

**Estado de Conservación:** Datos Insuficientes (Data Deficient, DD).

**Iconografía:** Ravenna, Bol. Soc. Argent. Bot. 11(2-3): 148. 1967. Fig. 1.

*Tristagma berteroi* (Kunth) S. Arroyo y Sassone.



≡ *Triteleia berteri* Kunth, Enum. Pl. [Kunth] 4: 467. 1843. ≡ *Brodiaea berteri* (Kunth) Fuentes, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Santiago de Chile 12: 110. 1929. TIPO: CHILE. In pascuis sabulosis, loco dicto: “Las Tablas”, Valparaíso, xiii.1830, in herb. Bertero 1802 [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): GH 00029945!]. Fig. 4.1 (c) y Fig. 4.9 B.

= *Tristagma berteri* Phil. *nom. nud.* Marticorena y Quezada, Gayana, Bot. 42: 94.1985.

#### Notas:

- [Kunth \(1843\)](#) describió *Triteleia berteri* honrando al botánico italiano Carlo Giuseppe Bertero. [Fuentes \(1929\)](#) realiza una nueva combinación y cita el nombre de *Brodiaea berteri*. Una pequeña diferencia en la ortografía del nombre original, está presente en [Tropicos](#), [JSTOR Global Plants](#) y en la [WCSP](#).
- [Kunth \(1843\)](#) menciona: “Bert. In herb. Un. Itin. No. 1802.- Valparaíso”. El único espécimen con estos datos fue uno encontrado en el Gray Herbarium (GH). Posiblemente haya sido comprado o adquirido en canje por esta Institución, dado que es conocido que los materiales de Bertero están ampliamente distribuidos en herbarios europeos ([Delprete et al., 2002](#); [Baldini y Guglielmo, 2012](#)), o depositados en el herbario del Museo de Historia Natural de Santiago de Chile (confirmado por la curadora de GH, comm. pers.). Este espécimen presenta el número 1802 en letra manuscrita, aparentemente escrito por Bertero, pero no podemos asegurar que el ejemplar enviado a GH haya sido el estudiado por Kunth.
- En IPNI esta especie aparece citada como sinónimo de *Nothoscordum bivalve*. De acuerdo a la descripción y al espécimen tipo, esta especie no puede ser considerada como parte de *Nothoscordum* debido a la presencia del tubo que forma el perigonio, la disposición en dos series de los estambres y los filamentos lineares.

= *Triteleia gaudichaudiana* Kunth, Enum. Pl. [Kunth] 4: 467. 1843. ≡ *Brodiaea gaudichaudiana* (Kunth) Fuentes, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Santiago de Chile 12: 110. 1929. TIPO: CHILE. Valparaíso. 1835. Gaudichaud 61. [neotipo: B (destruido); foto: Ser. Field Museum at Chicago n° 10.018, neotipo designado : imagen digital disponible en JSTOR].

**Nota:**

- [Kunth \(1843\)](#) describe para esta especie “Chili nisi Valparaíso”, se ha elegido neotipificar con la fotografía del material original depositado en B, posiblemente destruido durante la Segunda Guerra Mundial ([Hiepko, 1987](#)), esta fotografía muestra en el ejemplar la letra manuscrita de Kunth, que coincide con el protólogo de *Triteleia gaudichaudiana*.
- Asimismo, como fue ya mencionado por Kunth, *Tristagma berteroi* es muy similar a *Triteleia gaudichaudiana*, y por esa razón es considerada como un sinónimo en el presente tratamiento.

Bulbo esférico de 10-13 mm de diám. Hojas 2-3, más o menos dísticas, vaina foliar de 2-4 cm long., lámina filiforme, de 6-14 cm x 1-2 mm. Escapo de 4-6 cm long. Inflorescencia 1-2-flora. Bracteas de 1-1,5 cm soldadas en un 1/3 de su long., superando el largo de los pedicelos. Pedicelos de 2-8 mm long. Perigonio infundibuliforme, blanco con nervio central morado, tépalos de 1 cm x 2-4 mm, soldados en 1/5 o 1/6 de su longitud, ápices de los tépalos obtusos. Filamentos estaminales de 1,5-3 mm long., lineares. Óvulos 10-12 por lóculo. Estilo mayor a 2 mm long.; estigma trífido. Cromosomas:  $2n = 8$  ([Crosa, 1981](#)).

**Fenología:** *T. berteroi* florece desde julio hasta noviembre.

**Estado de Conservación:** Datos Insuficientes (DD). No contamos con información suficiente para hacer una asignación apropiada del estado de conservación de esta especie.

**Iconografía:** Fig. [4.2](#)

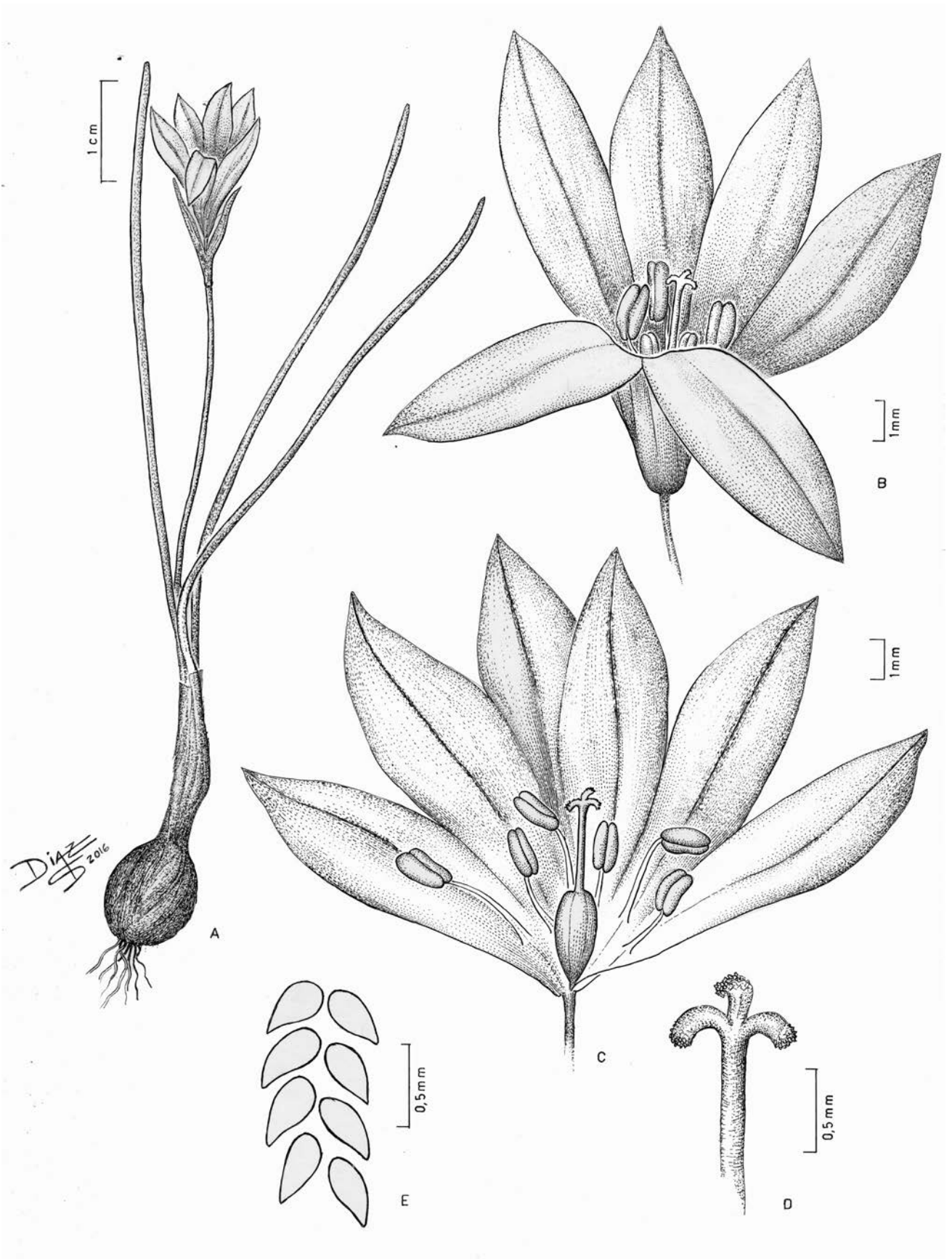


Figura 4.2: *Tristagma berteroi* (Kunth) S. Arroyo y Sassone: A. Aspecto general de la planta, B. Inflorescencia, C. Flor abierta longitudinalmente, D. Detalle del estigma, E. Óvulos presentes en un lóculo.

*Tristagma bivalve* (Hook. ex Lindl.) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963. ≡ *Triteleia bivalvis* Hook. ex Lindley, Edwards's Bot. Reg. 15: sub t. 1293. 1830. ≡ *Milla bivalvis* (Lindl.) Baker, J. Linn. Soc., Bot. 11: 386. 1871. ≡ *Hookera bivalvis* (Hook. ex Lindl.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 712. 1891. ≡ *Brodiaea bivalvis* (Hook. ex Lindl.) F. Meigen, Bot. Jahrb. Syst. 17(3-4): 225. 1893. ≡ *Ipheion bivalve* (Hook. ex Lindl.) Traub, Pl. Life (Stanford) 9: 69. 1953. TIPO: CHILE. Región Metropolitana. Bath of Collina, near St Jago [Santiago] at the limit of the snow, 1825, MacRae s.n., [Lectotipo: CGE 06865!, sintipo: K! (Collector citado como Macrae)]. Fig. 4.7 A y Fig. 4.1 (b) y Fig. 4.9 C.

#### Notas:

- [Lindley \(1829\)](#), describe *Triteleia bivalve* basándose en un material de MacRae, recolectado cerca de Santiago de Chile, en el límite con la nieve, conservado en el laboratorio Sainbury de la Universidad de Cambridge [CGE, donde se ha adquirido una gran parte de la colección de Lindley, así como las plantas colectadas por C. Darwin de su expedición del Beagle (1831 a 1836)]. Un segundo material de “Macrae” se ha encontrado en la colección general del herbario de los Reales Jardines Botánicos de Kew (K). Como resultado, y siguiendo las recomendaciones de [McNeill \(2014\)](#), se asume que el material de CGE fue uno de los materiales que estudió Lindley.
- A lo largo de la historia, distintos autores han tratado a *Tristagma bivalve* bajo diferentes géneros y han considerado diferentes caracteres diagnósticos para distinguirla. Luego de su descripción original, [Poeppig \(1833\)](#) ha distinguido a *Triteleia bivalvis* con los siguientes caracteres: “perianthii ad basin usque sexpartiti laciniis erectis, planis, obtusatis”, y en la descripción: “... tuvo vix ullo...oblongis, obtusis”. Asimismo este autor enuncia que *T. bivalvis* esta distribuida en “Chile bor. Graminos. ad Concón” (correspondiente a la parte costera de Valparaíso). En MO existe un material de *Poeppig número 107* recolectado en Concón, identificado como *Triteleia bivalvis* Hook. Por su parte, [Kunth \(1843\)](#) menciona características similares a las descritas por Poeppig (perigonio formando un tubo, segmentos obtusos) y añade: inflorescencia 5-6-flora, citando *Poeppig 107*. [Gay \(1853\)](#) cita a Lindley y Poeppig siguiendo la descripción de [Kunth \(1843\)](#) y [Baker \(1871\)](#), transfiere las especies ubicadas en *Triteleia* al género

*Milla*, y cita *M. bivalvis* para Chile sin detalles de localidad, citando material colecta-  
do por *Beechey s.n.*, *Cumming 651* y *Bridge s.n.* (depositados en K). Estos materiales  
(*Beechey s.n.* y *Cumming 651*) exhiben diferentes características florales que las deta-  
lladas por la descripción original de Lindley: tubo del perigonio muy corto (menos de  
1/4 de su longitud) y ápices de los tépalos obtusos. Sin embargo, el material citado por  
[Poeppig \(1833\)](#) y [Baker \(1871\)](#) fueron recolectados en localidades no reportadas en la  
descripción original de *Tristagma bivalve* ([Lindley, 1829](#)). De acuerdo a sus caracteris-  
ticas el material estudiado *Poeppig 107* (BM!, MO! y P!) pertenece a *T. gracile*.

- En resumen, a lo largo de la historia de esta especie han existido diferentes interpreta-  
ciones para diferenciarla, resultando en una delimitación confusa. En consecuencia, el  
uso del nombre ha llevado a la identificación de especies distintas. Luego del estudio del  
protólogo y el material tipo, podemos aseverar que *T. bivalve* puede ser diferenciada  
por la presencia de inflorescencias 2-5-flora, pedicelos cortos, cerca de 0.5 cm, flores  
de 1-2 cm, tépalos fusionados en la base formando un tubo (como mínimo 1/3 de su  
longitud), ápices de los tépalos agudos, estilo de la misma longitud que los estambres  
y estigma trilobado a trífido.

= *Tristagma brevipes* (Kuntze) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963. ≡ *Triteleia brevipes*  
Kuntze, Linnaea 20: 9. 1847. ≡ *Milla brevipes* (Kuntze) Baker, J. Linn. Soc., Bot. 11: 386.  
1871. ≡ *Brodiaea brevipes* (Kuntze) Baker, Gard. Chron. ser. 3, 20: 459. 1896. ≡ *Hookera*  
*brevipes* (Kuntze) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 712. 1891. ≡ *Ipheion brevipes* (Kuntze) Traub,  
Pl. Life (Stanford) 9: 69. 1953. TIPO: no designado.

**Nota:** *Triteleia brevipes* fue publicado por Kuntze (1847), proveniente de los Andes de  
Chile sin especificar más detalles, por el protólogo se asemeja a *Tristagma bivalve*.

Bulbo esférico a ovoide, de 1-3 x 0,5-2 cm. Hojas 4-6, más o menos dísticas, vaina foliar de  
3-10 cm long.; lámina filiforme a lanceolada, de 6-25 cm x 1-4 mm. Escapo de 3-17 cm long.  
Inflorescencia 2-5-flora. Brácteas de 1,2-2,5 cm long., soldadas sólo en la base. Pedicelos,  
suelen recurvarse luego de la antesis, (0,5) 1-1.5 (2) cm long. Perigonio infundibuliforme,

blanco-amarillento, tépalos soldados en 1/3 de su longitud, ápices de los tépalos agudos de 1,2-2,5 cm x 1-4 mm Filamentos estaminales de 3-12 mm long., levemente subualados. Óvulos 6-12 por lóculo. Estilo de 5-8 mm, no sobrepasa la altura de los filamentos estaminales más altos, estigma trilobado a levemente trífido.

Se ha encontrado esta especie creciendo en presencia de *Latace andina* y *Barneoudia chilensis* Gay.

**Fenología:** Esta especie florece especialmente entre los meses de octubre y noviembre, aunque se la ha encontrado florecida desde Julio a Febrero dependiendo en especial de la altura en la que se encuentra y de las particularidades climáticas del año de recolección.

**Estado de Conservación:** Preocupación menor (LC).

**Iconografía:** Fig. 4.3.

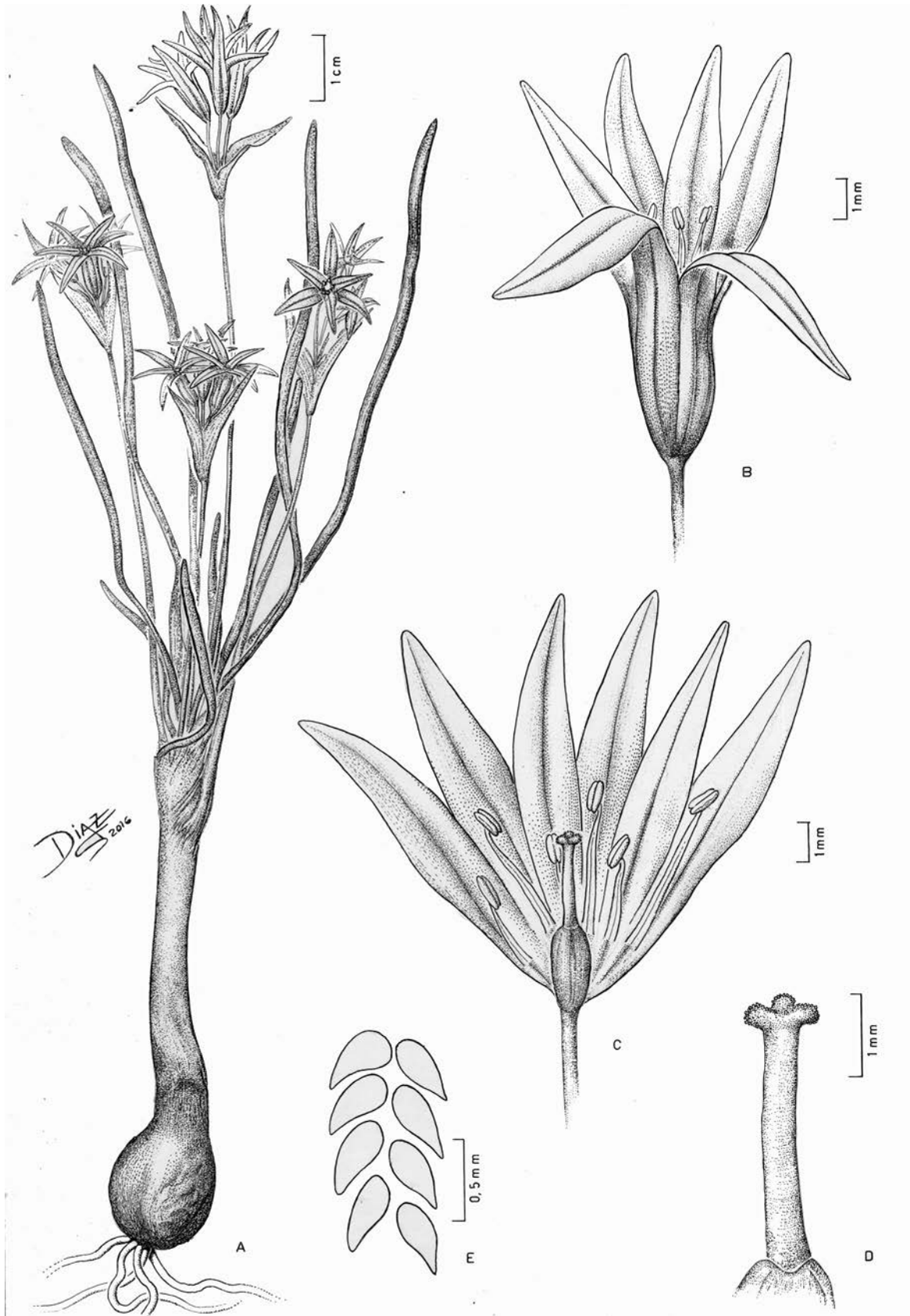


Figura 4.3: *Tristagma bivalve* (Hook. ex Lindl.) Traub: A. Aspecto general de la planta, B. Inflorescencia, C. Flor abierta longitudinalmente, D. Detalle del estigma, E. Óvulos presentes en un lóculo.

*Tristagma circinatum* (Sandw.) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963.  $\equiv$  *Brodiaea circinata* Sandw. Hooker's Icon. Pl. (ser. 5) 4: tab. 3350. 1939. TIPO: ARGENTINA. Neuquén. Cerro Colohuincul, near San Martín de los Andes, 1800-2100 m.a.m., 17. XII. 1926, Comber 879 (holotipo: K 000098751!; isotipo E 00282483!). Fig. 4.1 (d) y Fig. 4.9 D.

**Nota:** El material de Comber (*número 879*, depositado en K) lleva una etiqueta manuscrita de Sandwith, un botánico británico especializado en flora sudamericana. Se eligió el material depositado en K como holotipo por presentar una etiqueta manuscrita de Comber, un segundo ejemplar se halla en Edinburgo, pero dado que no posee etiqueta o letra manuscrita de Sandwith, siguiendo a McNeill (2014), se ha considerado que este espécimen es un isotipo.

= *Tristagma sociale* Ravenna, Onira 6(3): 28. 2001. TIPO: ARGENTINA. Mendoza, Margüe, Portezuelo del Ancho, 30 km al oeste de los Molles, 2800 m.s.m., 19. I. 1972, Fabris y Zuloaga 8501 (holotipo: LP no encontrado; isotipo imagen digital: SI 000453!).

Bulbo oblongo, de 0,2-1,8 cm long., con rizoma y raíces robustas. Hojas 4, más o menos dísticas, vaina foliar de 4 cm long.; lámina ligeramente carnosa, glauca, generalmente presenta el ápice circinado, de 5-18 x 2-4 cm. Escapo de igual longitud que las hojas, (2-)5-10 cm long. Inflorescencia 2-5-flora. Brácteas de 1,1-2,5 cm x 7 mm. Pedicelos de 0,1-1 cm. Perigonio campanulado, infundibuliforme, blanco, nervadura central olivacea muy marcada, tépalos soldados aprox. la 1/2 de su long., formando un tubo, ápice de los tépalos obtusos y patentes 1,5-2 cm x 2-6 mm. Filamentos estaminales lineares de 3-8 mm long. Óvulos 6-12 por lóculo. Estilo 5-10 mm long., estigma capitado.

Habita en áreas próximas al límite con la nieve, y florece luego del derretimiento de la misma, se ha encontrado creciendo acompañado de *Barneoudia major* Phil. y *Latace andina*.

En particular esta especie se suele encontrar en la naturaleza formando agrupamientos densos, lo que llevó a Ravenna a nombrarla como "*T. sociale*".

**Fenología:** Esta especie florece desde noviembre hasta enero.



**Estado de Conservación:** Vulnerable (VU) bajo el criterio D2. A pesar de que *T. circinatum* es localmente abundante en Mendoza, actualmente solo se conocen 4 poblaciones y por esta razón es importante resaltar la importancia de conservación de este endemismo.

**Iconografía:** Sandwith, Hooker's Icon. Pl. (ser. 5) 4: tab. 3350. 1939.

*Tristagma gracile* (Phil.) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963.  $\equiv$  *Triteleia gracilis* Phil., Anales Univ. Chile 550.1873. [non. Greene]  $\equiv$  *Brodiaea philippiana* (Phil.) Baker, Gard. Chron. ser. 3, 20: 459. 1896. [Nombre de reemplazo]  $\equiv$  *Ipheion gracile* (Phil.) Traub, Pl. Life (Stanford) 9: 69. 1953. TIPO: CHILE. Región Araucanía. Pinales de Nahuelbuta, H. Volksmann [holotipo: SGO 000001125!; publicado en una lista de tipos nomenclaturales descriptos por by R. A. Philippi, Muñoz Pizarro (1960), cita *Triteleya* (*Triteleia*) *gracilis* entre otras especies]. Fig. 4.1 (e) y Fig. 4.9 E.

#### Nota:

- Philippi (1873b) menciona que esta especie es similar a *Triteleia bivalvis*, probablemente basándose en el ejemplar; *Poeppig 107* [especimen citado por Poeppig (1833) y otros botánicos], sin embargo el material de Volkman se distingue claramente de *T. bivalve* (material de Mc Rae), especialmente por la presencia de los ápices de los tépalos obtusos, el tubo del perigonio corto y su área de distribución.

Bulbo ovoide, de 1-2 cm long., con raíces carnosas, abundantes. Hojas 3-6, vaina foliar de 2-5 cm long., lámina lanceolada, gracil, de 10-26 cm long. Escapo de 5-20 (39) cm long. Inflorescencia 2-4-flora. Brácteas de 1-2,5 cm long, soldados en 1/3 de su longitud. Pedicelos de 1-2.5 cm long. Perigonio infundibuliforme, blanco-amarillento, tépalos de 1-1.5 cm x 1.5-6 mm, soldados en 1/5 o 1/6 de su longitud, ápices de los tépalos obtusos. Filamentos estaminales de 1-4 mm long, marcadamente subulados. Óvulos 7-16 por lóculo. Estilo más corto que los filamentos estaminales, estigma trifido. Cromosomas:  $2n = 8$  (Crosa, 1981).

**Fenología:** *T. gracile* florece desde julio a noviembre.

**Estado de Conservación:** Preocupación Menor (LC).

**Iconografía:** Fig. 4.4.

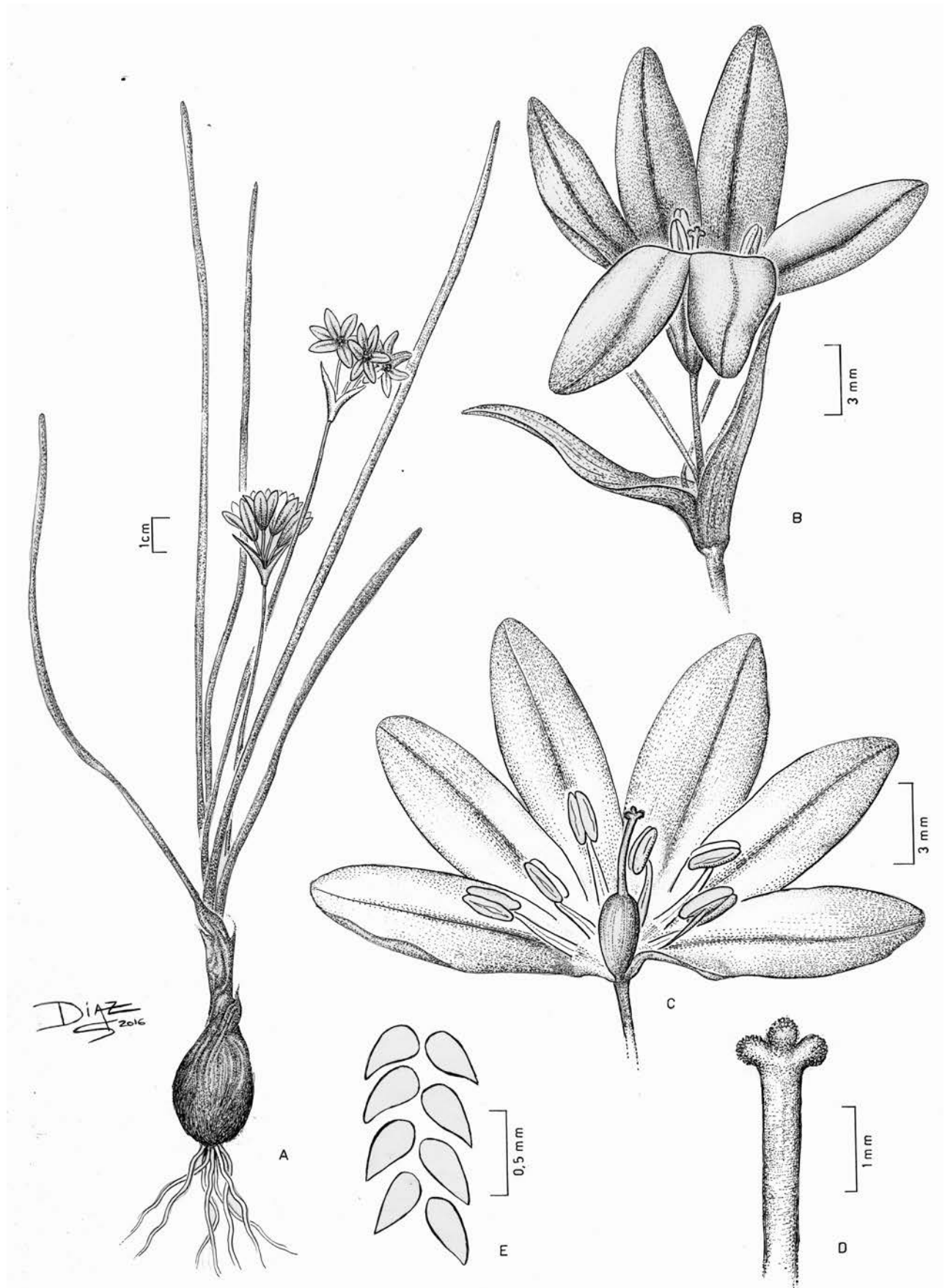


Figura 4.4: *Tristagma gracile* (Phil.) Traub: A. Aspecto general de la planta, B. Inflorescencia, C. Flor abierta longitudinalmente, D. Detalle del estigma, E. Óvulos presentes en un lóculo.

*Tristagma graminifolium* (Phil.) Ravenna, Pl. Life (Stanford) 34: 133. 1978.  $\equiv$  *Steinmannia graminifolia* Phil., Anales Univ. Chile 65: 64. 1884.  $\equiv$  *Garaventia graminifolia* (Phil.) Looser, Revista Chilena Hist. Nat. 48: 79. 1944. [Nombre de reemplazo]  $\equiv$  *Nothoscordum graminifolium* (Phil.) Traub, Pl. Life (Stanford) 24: 49. 1968. TIPO: CHILE. Cerro Renca, 1883/8, Philippi F. s.n. [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): SGO 000001119!; isolectotipo: SGO 000001120!]. Fig. 4.1 (f) y Fig. 4.9 F

#### Nota:

- Traub (1968) trató a esta especie bajo el género *Nothoscordum*, y luego [Guaglianone \(1972\)](#) la incluyó como una especie dudosa de *Nothoscordum*. Sin embargo, como previamente fue enunciado por [Ravenna \(1978\)](#), *Tristagma graminifolium* presenta tépalos fusionados formando un tubo, filamentos estaminales dispuestos en dos series, y número cromosómico  $2n = 8$  (número básico,  $x = 4$  metacéntricos), como el resto de las especies estudiadas de *Tristagma*, y diferente a las especies conocidas de *Nothoscordum*  $x = 5$  (3 metacéntricos + 2 acrocéntricos) or  $x = 4$  (3 metacéntricos + 1 acrocéntrico, [Crosa \(1981\)](#)]. Asimismo esta posición fue corroborada por la filogenia molecular del género (Capítulo 2 de esta tesis).

Bulbo esférico de 8-13 mm de diám. Hojas 5-7, vaina foliar de 2,2-4 cm long.; lámina lanceolada, grácil, delicada, de 6-15 cm long. Escapo grácil, de menor longitud que las hojas, 1-4 cm long. Inflorescencia 1-flora. Brácteas de 8-12 mm long., soldadas en un 1/3 de su long. Pedicelos, suelen recurvarse luego de la antesis, 4-6 (9) mm. Perigonio campanulado, verdoso, persistente en la cápsula; tépalos de 5-10 x 0,5-1 mm, soldados más de 3/4 de su longitud formando un tubo. Filamentos estaminales lineares, de 1-2.5 mm long. Óvulos 6-8 por lóculo. Estilo 2,2-2,7 mm long., estigma capitado. Cromosomas:  $2n = 8$  ([Ravenna, 1978](#)).

**Fenología:** Esta especie florece en julio y agosto.

**Estado de Conservación:** En peligro (endangered, EN), bajo el criterio B1ab (iii). Extensión de presencia estimada menor a 100 km<sup>2</sup>, a) severamente fragmentada y b(iii) disminución continua, observada, inferida o proyectada del área, extensión y/o calidad del hábitat. Esta especie fue encontrada en 4 áreas adyacentes a la localidad tipo (Cerro Renca) que actual-

mente se encuentran muy fragmentadas y con vegetación afectada principalmente por la acción antrópica.

Siguiendo la propuesta hecha por el Ministerio de Ambiente de Chile, esta especie es declarada Vulnerable (VU)(<http://www.mma.gob.cl/clasificacionespecies>) y de acuerdo a [Ravenna et al. \(1998\)](#), se encuentra distribuida en localidades de Valparaíso, aunque actualmente no hemos podido corroborarlo y no he estudiado ejemplares de herbario que presenten esta distribución. Es importante destacar que en la propuesta hecha por Medio Ambiente hay un error en la foto reportada dado que es una especie mal identificada, se presenta en la solicitud en un ejemplar de herbario (*Grandjot 146276*, CONC) .

**Iconografía:** Fig. 4.5.

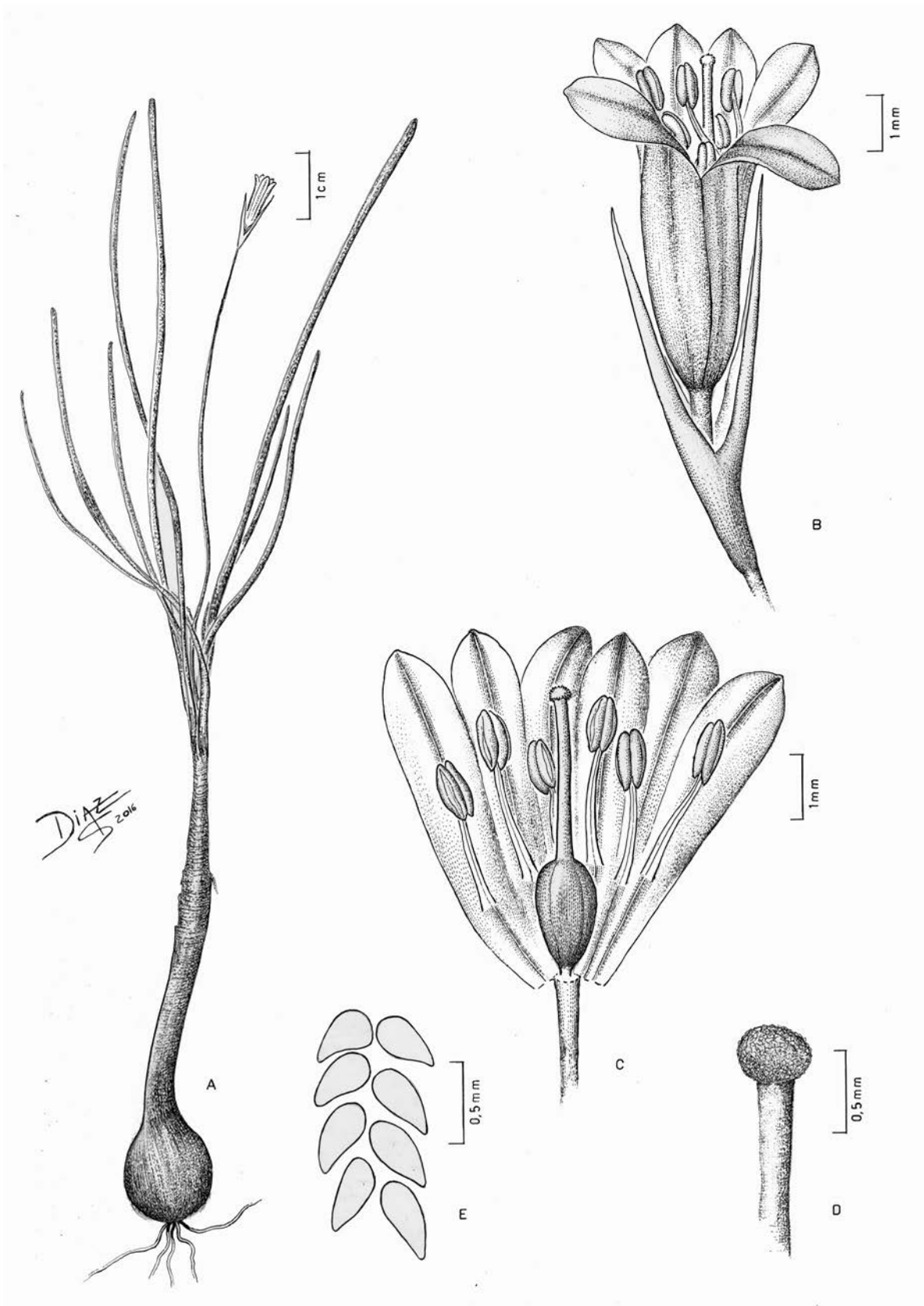


Figura 4.5: *Tristagma graminifolium* (Phil.) Ravenna: A. Aspecto general de la planta, B. Inflorescencia, C. Flor abierta longitudinalmente, D. Detalle del estigma, E. Óvulos presentes en un lóculo.

*Tristagma nivale* Poeppig, Fragm. Syn. Pl. 9.1833. ≡ *Milla nivalis* (Poepp.) Baker, J. Linn. Soc., Bot. 11: 383. 1871. TIPO: CHILE. Pico de Pilque, Antuco, XI. 1828, Poeppig 742 [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): HAL 0109624!; isolectotipo: G 00098935]. Fig. 4.9 G.

= *Tristagma nivale* var. *angustifolia* Neger ex Dusén, Wiss. Ergebn. Schwed. Exped. Magellansl. 1895-1897 3, pt. 5: 208. 1900. TIPO: CHILE. Región Magallanes, [Fuegia orientalis] Río Cullen. 1891, B. Ansoerge 474 [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): UPS V-714212!].

= *Tristagma eremophilum* Speg., Anal. Mus. Buenos Aires 7: 171.1902. TIPO: ARGENTINA. Chubut. Carrenleufú (Non rara in collinis saxosis secus Carren-leofu, aest), 1899-90, N. Illin s.n. (holotipo: LP004259!).

= *Tristagma chubutense* Gand., Bull. Soc. Bot. France 66: 292. 1919. TIPO: ARGENTINA. Chubut. Carrenleufú [ad fluvium Carrenlenfii], 15. XII. 1908, Skottsberg 541 (holotipo: LY 0015018!; isotipo: UPSV-714132!).

= *Tristagma philippii* Gand. Bull. Soc. Bot. France 66: 292. 1919. TIPO: CHILE. 1893. Herbarii R. A. y F. Philippi s.n. (holotipo: LY0015019!).

= *Tristagma fragrans* Ravenna, Onira 6(3): 24. 2001. TIPO: CHILE. Región Metropolitana. Culta in Santiago, ex Andes La Parva, X. 1998, Ravenna 3070 (holotipo: Herb. Ravenna, no visto; isotipos: BA, BM, no encontrados).

#### Notas:

- E. Poeppig contó con un vasto herbario, el cual gran parte fue destruido durante la Segunda Guerra Mundial, al encontrarse sus ejemplares depositados en diversas ciudades alemanas que fueron bombardeadas. Un ejemplar está actualmente en Halle (HAL), pero como no se ha podido corroborar que el material de Poeppig sea el visto por este autor para realizar la descripción original de la especie, se ha elegido como lectotipo.
- Neger [in [Dusén \(1900\)](#)], [Spegazzini \(1902\)](#); [Gandoger \(1919\)](#) publicaron especies nuevas y formas provenientes de Chile, Tierra del Fuego, y en Argentina de Chubut y

Santa Cruz, con descripciones muy breves e incompletas a partir de colecciones de un solo material. El único material que pudo ser encontrado que se ajusta con el colector y el lugar de recolección mencionado por Neger, está depositado en UPS, y por esta razón es designado como lectotipo.

- Un material de Illin (conservado en LP, 004259) lleva una etiqueta con letra manuscrita de Spegazzini: “*Tristagma eremophilum* nov. sp. Speg”, se considera que este espécimen corresponde al holotipo de esta especie.
- Gandoger, fue un botánico francés, que trabajó en Lyon, considerado en sistemática como un “splitter”, es decir un taxónomo que consideraba especies distintas al encontrar diferencias pequeñas, no solo ha recolectado especímenes sino que ha recibido materiales de otros botánicos, lo que explica el hecho de que algunos tipos están actualmente depositados en LY. De hecho, se ha corroborado que no hay material de estas colecciones depositados en la institución de Skottsberg (GB), solo hay uno, depositado en UPSV. Algo similar ocurre con los materiales de Philippi que están en SGO pero hay muchos holotipos en LY. Hasta el momento el espécimen de Gandoger no ha sido publicado en la literatura de *Tristagma*, como ha ocurrido con otras especies provenientes de Tierra del Fuego ([Gandoger, 1912](#)).
- [Ravenna \(2001a\)](#), describió *Tristagma fragrans* proveniente de una colección hecha en la Cordillera de Santiago, el material tipo no se encuentra disponible. Se han estudiado los paratipos citados por este autor, de similar origen. También se ha estudiado un paratipo proveniente de Illapel, Choapa, que es una región hacia el norte de Chile, y se ha corroborado que es un espécimen perteneciente a *T. nivale*, siendo este el límite norte de distribución de esta especie.





Figura 4.6: A. Holotipo de *Tristagma philippii* Gand. (LY0015019). B. Holotipo de *Tristagma chubutense* Gand. (LY 0015018). C. Lectotipo de *Tristagma nivale* Poep. (HAL 0109624). D. Copia de la iconografía original de *Tristagma nivale* [Poeppig, E., Nov. Gen. Sp. Pl. (Poeppig y Endlicher), vol. 2: t. 140. 1838]

Bulbo oblongo-ovoide a oblongo, de 1-3,3 x 1,5-2 cm. Hojas generalmente 2-6, vaina foliar de 2-8(12) cm long.; láminas filiformes o lanceoladas, ligeramente carnosas, de 5-17(22) cm x 1,5-3,5 mm. Escapo de 4-21 cm long. Inflorescencia 2-4-flora. Brácteas de 1,1-1,7 cm. Pedicelos de 1-3,5 cm, desiguales y recurvados, suelen profundizar la curvatura al frutificar. Perigonio verde, pardo-morado o negruzco, tépalos 6, de 1,5-2,5(-3) cm, soldados más de la 1/2 de su long., formando un tubo conspicuo, ápice de los tépalos patentes rollizos, carnosos. Filamentos estaminales lineares, los largos de 5 mm long. y los alternos de 2 mm long. Ovario de 2-5 mm de long., óvulos 5-12 por lóculo; estilo de 6-14 mm long., nunca superando la altura de los filamentos estaminales más largos; estigma capitado. Cromosomas:  $x = 4$ ;  $4n = 16$ .

**Fenología:** Florece principalmente entre los meses de noviembre y diciembre, aunque se la ha recolectado desde octubre hasta marzo.

**Estado de Conservación:** Preocupación Menor (LC).

**Iconografía:** Poeppig, E., Nov. Gen. Sp. Pl. (Poeppig y Endlicher), vol. 2: t. 140. 1838; Ravenna, Bol. Soc. Argent. Bot. 11(2-3): 150.1967.

***Tristagma nivale* f. *australe*** (Neger ex Dusen) Ravenna, Bol. Soc. Argent. Bot. 11(2-3): 151. 1967.  $\equiv$  *Tristagma australis* Neger ex Dusén (1900: 207-208). TIPO: ARGENTINA. Santa Cruz [Patagonia australis]. Río Guillermo. 06 December 1896, O. Nordeskjöld [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): UPSV-714213!]  
=*Tristagma pulchella* Speg., Anal. Mus. Buenos Aires 7: 172. 1902. TIPO: CHILE? Secus Río Aysen, 1900, O. Mauri 17388 (holotipo: LP 004256!).  
=*Tristagma inflatum* Rendle, J. Bot. 42: 325. 1904. TIPO: CHILE. South Patagonia; Top of Gullies, Mt. Frias, 1900-1901, H. H. Prichard s.n. (holotipo: BM000938068!).

#### Notas:

- El material de Nordeskjöld (*Tristagma australis*), conservado en UPS-V, es un caso similar al descrito para *T. nivale* var. *angustifolia*, por lo tanto he procedido de manera similar que lo hecho para el nombre del material de Ansorge, designando un lectotipo.

- El material de Mauri (*Tristagma pulchella*) conservado en LP (004256), así como el material de Illin para *T. anemophilum*, tiene las fechas de Spegazzini, por eso es tratado como holotipo.

Se diferencia de la forma típica por la presencia de hojas circinadas, presentar sólo 2 flores por inflorescencia y pedicelos muy breve, usualmente menores a 1 cm.

**Estado de Conservación:** Preocupación Menor (LC).

**Iconografía:** Ravenna, Bol. Soc. Argent. Bot. 11(2-3): 150. 1967, Fig. 2B.

*Tristagma patagonicum* (Baker) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963. ≡ *Milla patagonica* Baker, J. Linn. Soc., Bot. 11: 382. 1871. ≡ *Brodiaea patagonica* (Baker) Baker, Gard. Chron. ser. 3, 20: 459. 1896. TIPO: Patagonia. Capt. Middleton [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): K 000098750!]. Fig. 4.1 g y Fig. 4.9H.

= *Brodiaea patagonica* Speg., Revista Fac. Agron. Univ. Nac. La Plata 3: 576. 1897. comb. inval = *Triteleia patagonica* Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 7: 173. 1902. ≡ *Brodiaea spegazzinii* Speg. ex Macloskie, Rep. Princeton Univ. Exped. Patag. 8. 304.1904. [Nombre de reemplazo] ≡ *Ipheion spegazzinii* (Macloskie) Traub, Pl. Life (Stanford) 9: 69. 1953. ≡ *Tristagma spegazzinii* (Speg ex Macloskie) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963. TIPO: ARGENTINA. Santa Cruz. Río Santa Cruz, 1882, Spegazzini s.n. [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): LPS 11668!; isolectotipo: LP 004240!].

= *Triteleia patagonica* Speg. var. *angustiloba* Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 7: 173. 1902. TIPO: ARGENTINA. Chubut, Trelew, Basaldua s.n. [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): LPS 11742!; isolectotipo: LP 004242!; syntipo: Carrenleufú, Illin s.n. LPS 11743!, LP 004241!, Fig. 4.7].

= *Tristagma viridior* (Killip) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963. = *Brodiaea viridior* Killip, J. Wash. Acad. Sci. 16: 566. 1926. = *Ipheion viridius* (Killip) Traub, Pl. Life (Stanford) 9: 69. 1953. TIPO: ARGENTINA. Río Negro. Vecinity of General Roca, Río Negro valley: altitude 250 to 360 m, 28. IX. 1914, Fischer, W. 22 (holotipo: US 704305!; isotipo: SI 000452!).

= *Tristagma atreucoense* Ravenna, Onira 6(3): 27. 2001. TIPO: ARGENTINA. Neuquén. Dto: Minas. Laguna del Atreuco, lomadas, 2300-2400 m.s.m., 2. II. 1964, Boelcke et al. 11542 (holotipo: BAB; isotipos: BAA!, SI 00448!).

= *Tristagma malalhuense* Ravenna, Onira 6(3): 29. 2001. TIPO: ARGENTINA. Mendoza. Laguna Diamante, 15.i.1952, Serra, L. 87 (holotipo: LP 004257!).

= *Tristagma nahuelhuapinum* Ravenna, Onira 6(3): 28. 2001. TIPO: ARGENTINA. Río Negro; Parque Nacional Nahuel Huapi, Lago Gutiérrez, costa N, 11. X. 1974, Richencq, C. 184 (holotipo: SI 000451!).

### Notas:

- Siguiendo el protólogo y los tipos *T. nahuelhuapinum* corresponden a *T. patagonicum*. En la descripción original Ravenna enuncia que *T. nahuelhuapinum* puede ser caracterizada por el número de óvulos por lóculos (23). Luego de estudiar más de 300 especímenes de *Tristagma*, se puede asegurar que esta característica es muy variable entre individuos de una misma especie como para poder ser utilizada como carácter diagnóstico. Asimismo, uno de los especímenes citado como paratipo (*Hicken 13539*) fue más tarde identificado por el mismo autor en 2003 como *T. malalhuense* (= *T. patagonicum*), reforzando la idea de que debe ser considerada como un sinónimo de *T. patagonicum*.
- De acuerdo con [Ravenna \(2001a\)](#), *T. patagonicum* está distribuida en el este de la Patagonia argentina; mientras que *T. spegazzinii* Speg. ex Macloskie habita las zonas limitrofes de Argentina y Chile (región Andina). Este autor argumenta que *T. patagonicum* y *T. spegazzinii* deben ser tratados como especies distintas. Sin embargo, Ravenna (l.c.) basa su argumento en el tipo de *B. patagonica* Speg., citando “Río Aysé” (Chile) como localidad tipo, pero el material tipo de *B. patagonica* Speg., de acuerdo al protólogo fue colectado en Río Santa Cruz y Golfo San Jorge (Argentina), invalidando su argumento. Spegazzini también menciona tres sintipos, en la etiqueta: “Río Santa Cruz, anno 1874 (leg. C. Berg.) et anno 1882 (C.S.) in Golfo de San Jorge, Febr. 1896 (C.A.)”. De los materiales citados, he encontrado uno de ellos (depositado en LP, number LPS 11668), que dice en la etiqueta en letra manuscrita de Spegazzini:

“Brodieae (Triteleia) patagonica, Hábitat Santa Cruz”; por lo que, se considera como lectotipo.

- Los únicos materiales identificados como *T. atreucoëense* y *T. malalhuense* crecen en altura (2000-2500 m.s.m.), y presentan algunas variaciones morfológicas mínimas. La primera es más pequeña que el material tipo de *T. patagonicum*, y la segunda tiene los ápices de los tépalos mucho más angostos. Estas variaciones morfológicas no son consideradas como razones suficientes para distinguirlas como especies distintas, al igual que lo indican los resultados de la filogenia molecular (Capítulo 2).

Bulbo de 1-3 cm long. Hojas 3-6, vaina foliar de 1-7 cm long.; lámina lanceolada, de 5-20 (26) cm x 0,5-1,5 cm. Escapo erguido de 0,5-4 cm long. Inflorescencia 1-2 (3)-flora Brácteas de 1-3,5 cm soldadas sólo en la base. Pedicelos de 0.5-1 cm. Perigonio turbinado-patente blanco con lineado verdoso o morado en el envés, tépalos soldados más de la 1/2 de la longitud formando un tubo, ápice de los tépalos obtusos a agudos, patentes (1) 1,5-5 cm x 2-8 mm. Filamentos estaminales lineares de 2-10 (13) mm long. Óvulos 6-24 por lóculo. Estilo 3-10 mm long.; estigma capitado. Cromosomas:  $2n = 8$  (Crosa, 1981).

**Fenología:** *T. patagonicum* florece desde octubre hasta enero.

**Estado de Conservación:** Preocupación Menor (LC).

**Iconografía:** Ravenna, Bol. Soc. Argent. Bot. 11(2-3): 152. 1967. Fig.3.; Guaglianone, Alliaceae, Flora de San Juan IV: 371. 2009. Fig. 337.

**Usos:** *Tristagma patagonicum* se ha utilizado como especie medicinal y comestible en pueblos originarios (Molares y Ladio, 2015).



Figura 4.7: A. Lectotipo de *Triteleia bivalvis* Hook. ex Lindl (CGE 06865). B. Lectotipo de *Triteleia patagonica* (LPS 11668, LP 004240).

***Tristagma poeppigianum*** (Gay) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963.  $\equiv$  *Triteleia poeppigiana* Gay, Fl. Chil. [Gay] 6: 117. 1854. TIPO: CHILE, Gay 1209? [lectotipo designado en Arroyo-Leuenberger y Sassone (2016): P00852548!; isolectotipo: P 00852549!].

**Nota:**

- Esta especie es considerada como una entidad diferente basado en el espécimen tipo y el protólogo. No hay indicación de localidad por lo que, su distribución y hábitat permanecen inciertos, hasta tanto más materiales que se ajusten a la descripción de Gay sean hallados.

Bulbo esférico, de 1-1,5 cm de diám. Hojas 2-4, vaina foliar de 2-5 cm long., lámina de 14-16 cm long x 2-5 mm. Escapo de igual longitud que las hojas, aprox. 17 cm. Inflorescencia 5-7-flora Brácteas de ca. de 2 cm de long., connadas en la base (ca. 0,5 cm). Pedicelos de 3 cm. Perigonio infundibuliforme, verde, nervadura central olivacea muy marcada, tépalos soldados formando un tubo de 10 mm (1/2 de la long. de los tépalos), parte libre de los tépalos

obtusos, 1,7-2 cm x 4-6 mm. Filamentos estaminales subulados de 5-6 mm long. Estilo más corto que los filamentos, 1 cm long.; estigma capitado a capitado-trilobado.

**Fenología:** No se conoce el período de floración de esta especie.

**Estado de Conservación:** Solo se conoce por la localidad tipo (recolectada en 1854), por lo que es un taxón raro o quizá extinto.

En la Fig. 3.4 se puede observar detalles de la inflorescencia del material tipo estudiado.

*Tristagma porrifolium* (Poepp.) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963.  $\equiv$  *Triteleia porrifolia* Poepp., Fragm. Syn. Pl. 10.1833.  $\equiv$  *Milla porrifolia* (Poepp.) Baker, J. Linn. Soc., Bot. 11: 386. 1871.  $\equiv$  *Brodiaea porrifolia* (Poepp.) F. Meigen, Bot. Jahrb. Syst. 17(3-4): 225. 1893.  $\equiv$  *Hookera porrifolia* (Poepp.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 712. 1891.  $\equiv$  *Ipheion porrifolium* (Poepp.) Traub, Pl. Life (Stanford) 9: 69. 1953. TIPO: CHILE. Región Valparaíso. Valparaíso [In collib. ex arena mobili litt. oceani pacif. prope Concón], viii.1827, Poeppig Col. Pl. chilenas CVI, Diar. 1. 192 (lectotipo designado aquí: HAL 0092771!, isolectotipo: BM 001122331!). Fig. 4.9 I.

#### **Nota:**

- El espécimen conservado en HAL lleva una etiqueta escrita a mano por Poeppig, siguiendo a McNeill (2014), considerando que Poeppig hizo un número considerable de duplicados que fueron depositados en distintos herbarios, no podemos asegurar que el de Halle sea el usado por Poeppig para describir la especie, por lo tanto se ha preferido designarlo como lectotipo.

Bulbo esférico de aprox. 1 cm diám. Hojas 2-3, vaina foliar de 1,8-4 cm long., lámina filiforme, delicada, de 10-15 cm x 0,5-1 mm. Escapo de mayor altura que las hojas, de 10-20 cm long. Inflorescencia 3-5-flora. Brácteas de 2-3 cm soldados en la base. Pedicelos de mayor longitud que las flores, 2-3 cm long. Perigonio infundibuliforme, blanco-amarillento, tépalos soldados en la 1/2 de la longitud formando un tubo, parte no soldada de los tépalos, aguda, 2 cm x 1-3 mm. Filamentos estaminales subulados, de 2-4 mm long. Óvulos 8-10 por lóculo. Estilo 2-4 mm long.; estigma capitado.

**Fenología:** *T. porrifolium* florece durante agosto y septiembre.

**Estado de Conservación:** Datos Insuficientes (Data Deficient, DD). Esta especie es rara en herbario, por lo cual podemos considerar que la distribución se encuentra restringida a pequeñas áreas.

**Iconografía:** Poeppig, Nov. Gen. Sp. Pl. (Poeppig y Endlicher) vol. 2: t. 139. 1838; Hooker, Curtis Bot. Mag. t.5977: 1872.

***Tristagma violaceum*** (Kunth) Traub, Pl. Life (Stanford) 19: 61. 1963.  $\equiv$  *Triteleia violacea* Kunth, Enum. Pl. [Kunth] 4: 468. 1843.  $\equiv$  *Milla violacea* (Kunth) Baker, J. Bot. 12: 5. 1874.  $\equiv$  *Brodiaea violacea* (Kunth) Baker, Gard. Chron. ser. 3, 20: 459. 1896.  $\equiv$  *Ipheion violaceum* (Kunth) Traub, Pl. Life (Stanford) 9: 69. 1953. TIPO: CHILE. Región Metropolitana. Santiago [Santiago. Prope La Quinta], 1828, Bertero [lectotipo designado en [Arroyo-Leuenberger y Sassone \(2016\)](#): SGO 000001127!]. Fig. 4.1 h y Fig. 4.9 J.

-*Gardinia violacea* (Kunth) Bertero ex Steud., Nomencl. Bot. [Steudel], ed. 2. 1: 664. 1840. *nom. illeg.*

-*Gardinia purpurascens* Bertero, Mercurio Chileno 14: 643. 1829. *nom. illeg.*

**Nota:** Kunth (1843) menciona *Gardinia violaceae* Bertero *nomen nudum*, y la cita como una planta chilena. Por su parte, Bertero (1829) menciona “*Gardinia pupurascens*” *nomen nudum* como una planta relacionada a *Allium* y *Ornithogalum*, que crece en los caminos de la “Quinta”.

Bulbo esférico a ovoide, de 1,2-3 cm long. Hojas 4-6, más o menos dísticas, vaina foliar membranácea, lámina lanceolada, 10-29 cm x 2-6 mm. Escapo grácil, 10-25 cm long. Inflorescencia 2-5 flora. Brácteas de 2-3 cm soldadas sólo en la base. Pedicelos, suelen recurvarse luego de la antesis, 1,7-3 cm. Perigonio infundibuliforme, campanulado, blanco con tintes purpuras que se intensifican en la antesis, tépalos soldados en 1/5 ó 1/6 de su longitud formando un tubo, ápice de los tépalos obtusos (2-)2,5-3,5 cm x 3-6 mm. Filamentos estaminales lineares, de 3-10 mm long. Óvulos (6) 8-10 (12) por lóculo. Estilo, sobrepasando apenas los filamentos más altos, 2-4 mm long.; estigma trífido.

**Fenología:** Esta especie florece desde agosto hasta noviembre.



**Estado de Conservación:** Preocupación Menor (LC).

**Iconografía:** Fig. 4.8.

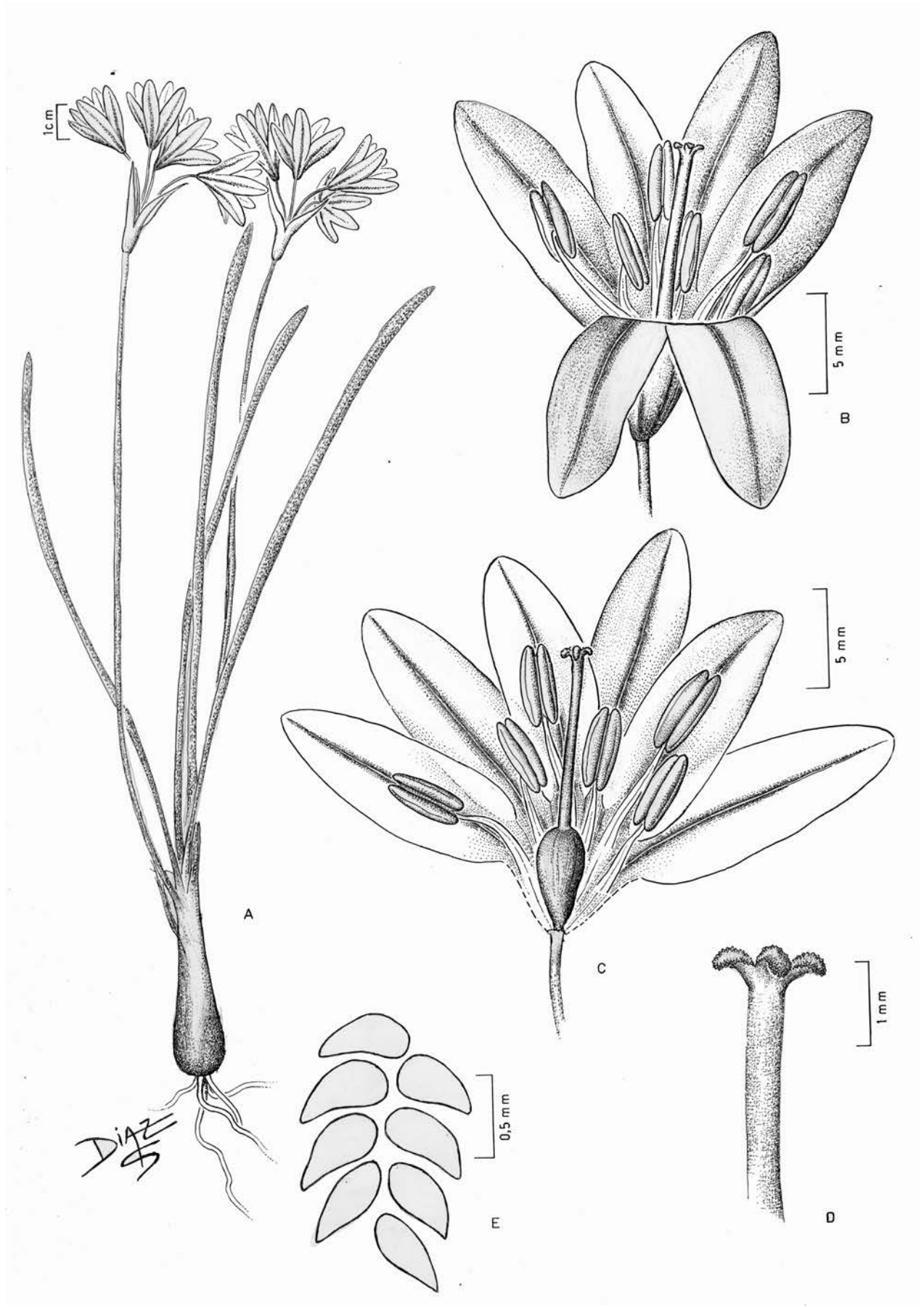


Figura 4.8: *Tristagma violaceum* (Kunth) Traub: A. Aspecto general de la planta, B. Inflorescencia, C. Flor abierta longitudinalmente, D. Detalle del estigma, E. Óvulos presentes en un lóculo.

## Especies dudosas

*Tristagma lineatum* Ravenna, Onira 6(3): 25. 2001. TIPO: CHILE. In herbois summo Cuesta Barriga, prov. Santiago Chiliae, September 1971, Ravenna 2262 (holotipo: Herb. Ravenna not seen; isotipo: BA no encontrado).

*Tristagma staminosum* Ravenna, Onira 6(3): 26. 2001. TIPO: CHILE. Región Metropolitana. La Correana pr. Termas del Flaco, XI. 1976, Ravenna 2871 (holotipo: BA, no encontrado; isotipo: Herb. Ravenna, no visto).

*Tristagma leichtlinii* (Baker) Traub, Pl. Life 27: 85. 1971.  $\equiv$  *Milla leichtlinii* Baker, Gard. Chron. 3: 234. 1875. TIPO: CHILE. Región Andina, s.c., s.n. (holotipo: K, sin datos).

**Nota:** Los caracteres descritos en el protólogo y el dibujo que acompaña la publicación original [Curtis's Botanical Magazine, vol. 102 (ser. 3, vol. 32): t. 6236] y el material tipo de esta especie no son suficientes para identificarla. Con la poca información que se cuenta, se puede decir que se aproxima a *Ipheion sessile* (Phil.) Traub. A pesar de esto, el nombre *T. leichtlinii* es usado por algunos botánicos chilenos para identificar otras plantas, de acuerdo a los ejemplares estudiados estas plantas pertenecen a *Tristagma bivalve*.

## Especies excluidas

*Tristagma lomorum* Ravenna, Onira 10(9): 25. 2005. TIPO: PERÚ. Culta in Santiago Chiliae ex bulbis in arenosis pr. fodina, ad Cachendo prov. Islay, civit. Arequipae, Nov. 1978, Ravenna 2009 (holotipo: Herb. Ravenna, not seen).

**Nota:** Se han buscado especímenes con características similares en herbarios de Perú sin ningún éxito. Con el conocimiento actual, esta especie queda fuera del rango de distribución de *Tristagma*.

*Tristagma mirabile* Ravenna, Onira 10(14): 46. 2005. TIPO: ARGENTINA. Neuquén, Dpto. Añelo, 15 km SE de Mina Escondida, 11.x.1982, Boelcke y Correa 8607 (holotipo: BAB

00000031!).

**Nota:** Luego de haber estudiado el material tipo y el protólogo no podemos corroborar que pertenezca al género *Tristagma*, por lo cual por el momento se prefiere excluirla hasta que se pueda volver a recolectar y estudiar a campo esta especie.

*Tristagma peregrinans* Ravenna, Pl. Life (Stanford) 34: 135. 1978. TIPO: URUGUAY. Cuchilla Negra. 0 km de ad occidentem vel septentriono occidentem. Tranqueras uruguayas. Ravenna 541 (holotipo: Herb. Ravenna, not seen)

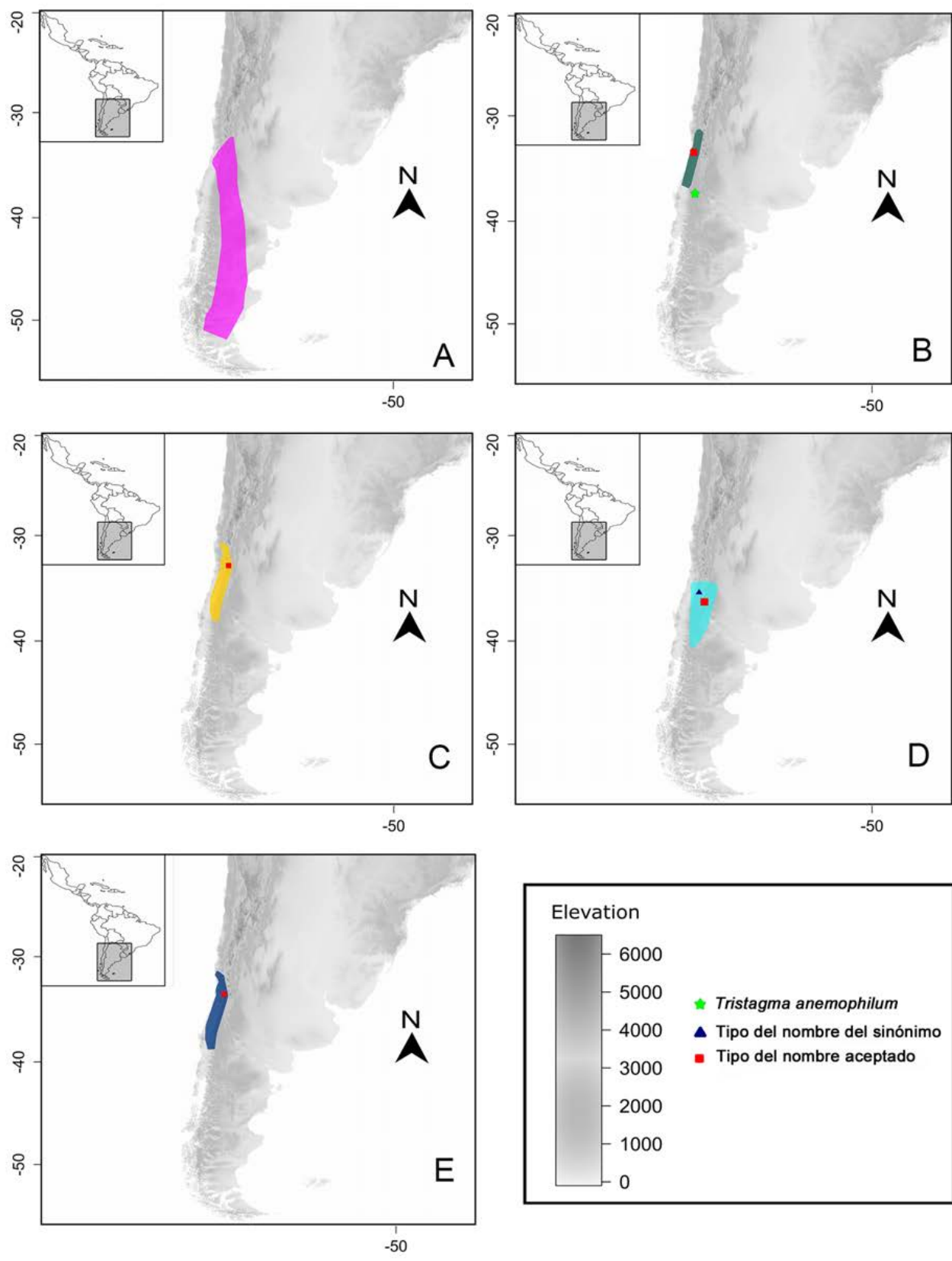
**Nota:** El material tipo no ha sido localizado, y la descripción y la lámina original parecen hacer referencia a *Ipheion uniflorum*.

*Tristagma yauriense* Ravenna, Onira 10(9): 24. 2005. TIPO: PERÚ. Culta in Santiago ex bulbis ad Puente Kero Yauri, viyit. Puno prov. Espinar collectis, xi.1977, Ravenna 1905. (holotipo: Herb. Ravenna, not seen; isotipo: BA no encontrado).

**Nota:** Se han buscado especímenes con características similares en herbarios de Perú sin ningún éxito. Con el conocimiento actual, esta especie queda fuera del rango de distribución de *Tristagma*.

*Tristagma subbiflora* (Bert. y Colla) Ravenna, Pl. Life (Stanford) 34: 135. 1978.  $\equiv$  *Allium subbiflorum* Colla (1836: 388). TIPO: "Chili in pascuis arenosis loco dicto las Tablas et Penelas prope Valparaíso" (no encontrado).

**Nota:** El dibujo 52 de Colla (1836) presenta caracteres que no coinciden con los caracteres diagnósticos de las especies de *Tristagma*: ej. tubo del perigonio está ausente, los estambres no están dispuestos en 2 series, etc., por lo cual se ha decidido excluirla del género.



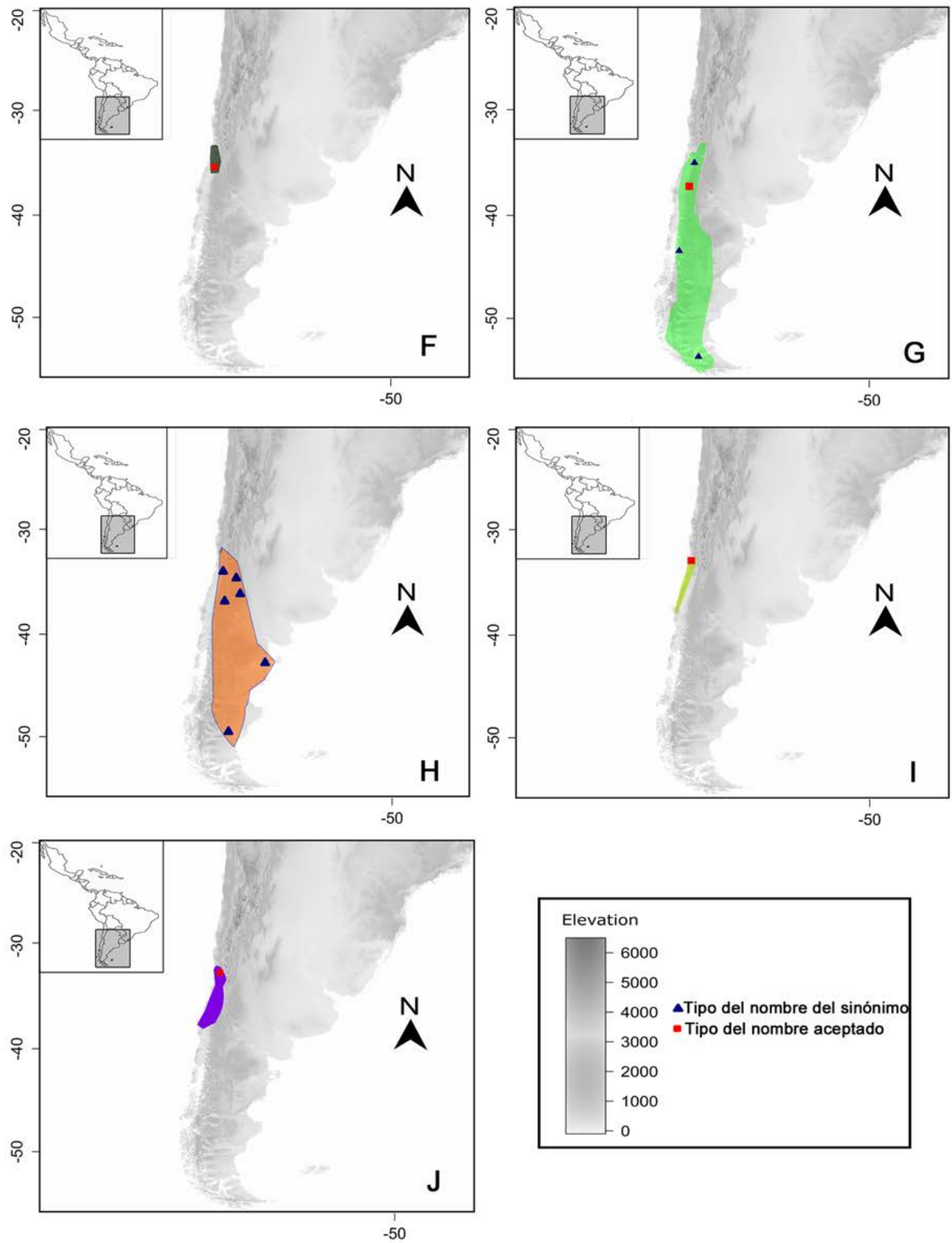


Figura 4.9: Mapas de distribución de las especies de *Tristagma*. A. *Tristagma ameghinoi* B. *T. berteroi* C. *T. bivalve* D. *T. circinatum* E. *T. gracile* F. *T. graminifolium* G. *T. nivale* H. *T. patagonicum* I. *T. porrifolium* J. *T. violaceum*

## Capítulo 5

# Patrones de distribución geográfica de las especies de *Tristagma*

*“La duda es la cuna de la verdadera ciencia”.*

E. L. Holmberg

# Introducción

La distribución de las especies suele estar determinada por tres factores: 1) el ambiente físico, 2) las interacciones biológicas y 3) el disturbio ambiental. En particular, la biogeografía es la ciencia que estudia la distribución geográfica de los seres vivos y los factores abióticos que la afectan. El concepto de patrón, suele ser central en ciencias biológicas, dado que implica alguna clase de repetición, y la posibilidad de encontrar estas repeticiones o patrones en la naturaleza en la mayoría de los casos evidencia la posibilidad de hacer predicciones. Una de las principales limitantes a la hora de definir los patrones de distribución de las especies es la falta de datos; en muchas regiones del mundo y para la gran mayoría de las especies, la información es escasa ([Newbold \*et al.\*, 2010](#)). En muchas ocasiones se cuenta con datos provenientes de colecciones de herbario sin embargo, estos datos generalmente presentan inexactitudes respecto a la localización de las especies ([Graham y Hijmans, 2006](#)) y no contienen datos referidos a la ausencia de las mismas ([Newbold \*et al.\*, 2010](#)). La mayor fuente de error suele producirse si asumimos que las especies están ausentes donde no hay registros de ellas ([Carvalho \*et al.\*, 2010](#)). Además, como es de amplio conocimiento para los exploradores de campo, los registros de ocurrencia pueden contener sesgos de distinta naturaleza:

- Espaciales (hacia sitios de fácil acceso).
- Taxonómicas (hacia las especies más conspicuas o de interés científico) .
- Temporales [por la irregularidad en la toma de registros a lo largo del tiempo ([Reddy y Dávalos, 2003](#))].

Asimismo, los registros pueden estar autocorrelacionados espacialmente (muchas recolecciones en localidades muy cercanas dentro de un área restringida), los métodos e intensidad de muestreo, pueden diferir dentro de una misma área de estudio ([Anderson \*et al.\*, 2003](#)); en botánica sistemática en particular, el esfuerzo de muestreo de alguien que estudia una familia o género específico no es el mismo que aquel que hace un relevamiento florístico lo cual puede llevar también a equivocaciones a la hora de utilizar la información geográfica presente en las colecciones botánicas.

Una de las metodologías que busca superar estas dificultades es el modelado de nicho. El



concepto de nicho ocupa un lugar central en la ecología, dado que la mayor parte de las construcciones conceptuales de esta disciplina, lo involucran. Sin embargo a pesar de ser una de las teorías más utilizadas, existen diversos conceptos e interpretaciones de los mismos (Illesi y Lopez de Casenave, 2005). El concepto utilizado en este capítulo es el desarrollado por Hutchinson (1957), que enuncia: dado que “Las especies tienen ciertas limitaciones o tolerancias al ambiente, el nicho de una especie es el espacio ambiental en el que la especie se desarrolla, el que puede ser referido a un espacio geográfico, donde tales condiciones ambientales ocurran”.

El modelado de nicho es un método que, en función de variables ambientales derivadas de localidades geográficas donde la especie fue observada y/o donde se ha detectado su ausencia, predice los ambientes adecuados para esa especie en un área determinada. De acuerdo a Soberon y Peterson (2005), los algoritmos de modelado, utilizan dimensiones ecológicas (por lo general variables climáticas) que, en regiones pequeñas, podrían coincidir con el área de distribución de las especies, y esta conclusión está sujeta a las condiciones particulares de cada especie analizada.

Uno de los métodos destacados en términos de exactitud y precisión es el modelado de distribuciones de Máxima Entropía [MAXENT, Phillips *et al.* (2006)], y en particular se utiliza cuando tiene pocos registros de la ocurrencia de las especies (dado que esta metodología se diferencia de otras porque no utiliza datos de ausencias, aunque si las predice). Este análisis modela la distribución geográfica de las especies, utilizando como datos sólo los sitios de presencia y las variables bioclimáticas asociadas a cada uno de esos puntos. Los datos conocidos sobre la distribución del organismo (variable dependiente) se asocian matemática o estadísticamente con diferentes variables ambientales (variables independientes). El resultado de este análisis representa una distribución potencial aproximada al nicho real de la especie dentro del área de estudio y las dimensiones ambientales consideradas (Phillips *et al.*, 2006).

Existen diversas aplicaciones del modelado de nicho. Se detallan a continuación las más importantes:

- Detección de áreas de distribución potenciales de especies desconocidas y por descubrir [ej.: Guisan *et al.* 2006]

- Detección de potenciales impactos ambientales en la distribución de especies [ej.: Thuiller et al. 2005]
- Determinación de endemismos y elección de áreas de conservación [ej.: Godoy-Bürki et al. (2014)]

## Regiones fitogeográficas

La vegetación en el extremo sur de la Patagonia está determinada por un marcado gradiente de precipitación, el origen principal de las precipitaciones en la Patagonia es de tipo frontal, fuertes vientos del oeste caracterizan el clima de la región. Estas masas de aire provenientes del Océano Pacífico atraviesan la cordillera de los Andes e ingresan en las mesetas orientales descargando su humedad a lo largo de este trayecto, determinando un acentuado gradiente pluviométrico O-E en la franja oriental de la cordillera y en el sector occidental de las sierras y mesetas con las que limita hacia el Este (Jobbágy et al., 1995). El abrupto gradiente de precipitación se ve reflejado en cambios en la vegetación representada por bosques desde húmedos a xéricos, hasta un semi–desierto como es la estepa patagónica. Hacia el sur, este gradiente se visualiza de sur a norte.

Siguiendo la clasificación de Cabrera y Willink (1973) podemos definir para el área de distribución del género *Tristagma* los siguientes Dominios y Provincias fitogeográficas (Fig. 5.1) estos límites también son utilizados por la clasificación de ecoregiones terrestres a nivel mundial establecida por Olson et al. (2001).

### Dominio Andino–Patagónico:

- Provincia Altoandina caracterizada por las altas montañas de la Cordillera Andina, las altitudes parten desde los 2000 msnm hacia arriba en su sector norte, hasta los 500 msnm en la isla Grande de Tierra del Fuego. El clima se caracteriza por ser frío todo el año y sus precipitaciones tienen forma de nieve o granizo, su temperatura media baja está compensada durante los días claros por la intensa radiación solar. Los suelos son sueltos, arenosos o pedregosos, totalmente inmaduros. La vegetación es pobre, las hierbas más tiernas crecen al abrigo de las rocas o bajo las matas de pastos donde quedan protegidas del viento y los herbívoros.

- Provincia Chilena Central: ocupa el centro de Chile con excepción de la Alta cordillera entre los paralelos 32°S y 38°S aproximadamente, donde predomina la vegetación arbustiva que forma matorrales y alterna con bosquecillos de poca altura.
- Provincia Patagónica: se extiende hacia el sur por la República Argentina desde el centro de la precordillera de Mendoza y se ensancha paulatinamente hasta ocupar la parte occidental de Neuquén y Río Negro, gran parte de Chubut, casi toda Santa Cruz y norte de Tierra del Fuego, penetrando en Chile en la Provincia de Aysen y en el estrecho de Magallanes). En esta provincia los suelos en general son petro-arenosos pobres en materia orgánica. El clima es seco, templado-frio, con vientos muy fuertes del oeste, nevadas en invierno y heladas casi todo el año. La Temperatura media varía desde 13.4 °C a 5 °C y la precipitación oscila entre 100 y 270 mm anuales, aunque aumenta cerca de 500 mm en el borde oriental de la provincia. La vegetación preponderante es la estepa arbustiva con predominio de matas en cojín.

#### Dominio Subantártico

- Provincia Subantártica el clima es templado y húmedo, la temperatura anual media es 9.5°C en la parte norte y 5.4°C en la parte sur. En algunas zonas de las vertientes occidentales andinas la precipitación anual puede exceder los 5000 mm. Hay lluvia todo el año en especial en verano, hacia el este una vez traspuesta la cordillera, la precipitación disminuye rápidamente (700 u 800 mm anuales). El tipo de vegetación dominante es el bosque caducifolio, pero también hay praderas y extensas regiones de turberas.

Morrone *et al.* (1996) aseguran que uno de los aspectos más interesantes de un trabajo sistemático es la obtención de patrones de distribución que sirvan de base para interpretar la historia biogeográfica del grupo. Los objetivos del presente capítulo son:

- Describir la distribución del género *Tristagma*.
- Determinar el área de distribución potencial de las especies de *Tristagma*.
- Establecer las variables de mayor influencia en la distribución de especies de *Tristagma*.
- Reconocer las regiones fitogeográficas en las cuales se distribuyen las especies.

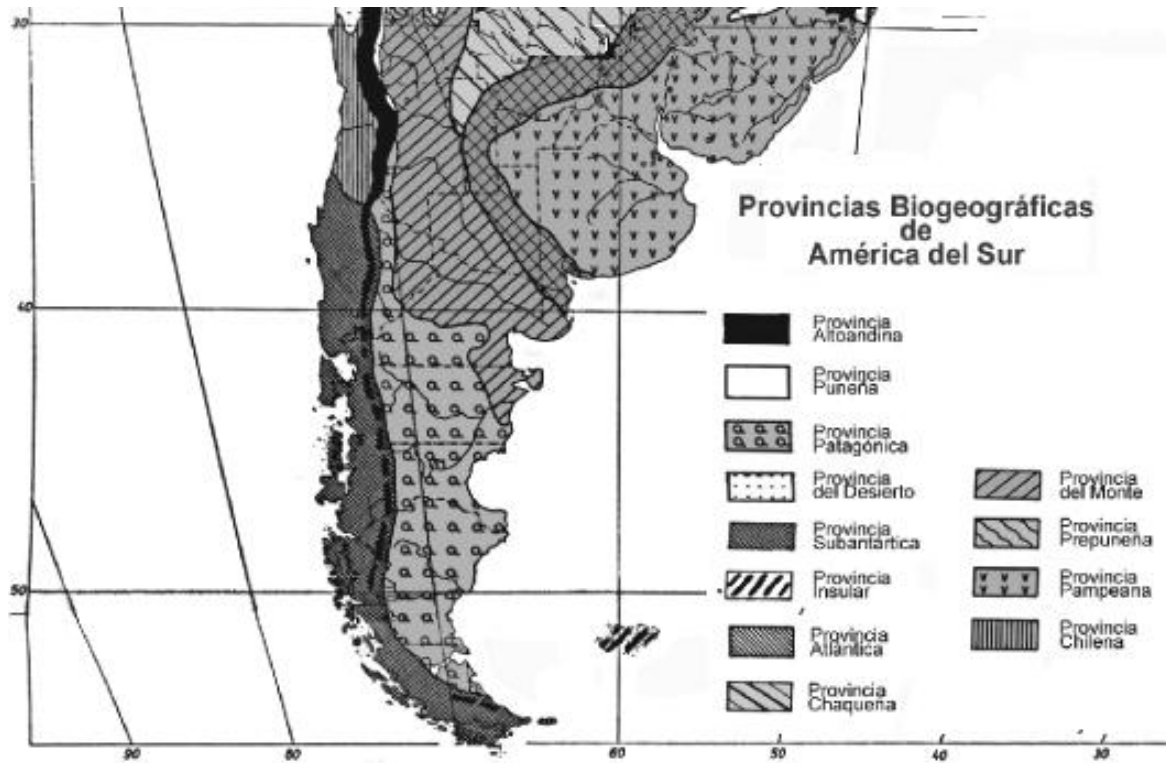


Figura 5.1: Selección de regiones biogeográficas descritas por [Cabrera y Willink \(1973\)](#) y representadas para el área de distribución del género *Tristagma*

## Materiales y Métodos

Nuestros datos de distribución incluyen la posición geográfica determinada por la longitud y latitud de los sitios de recolección obtenidos de 241 especímenes de herbario depositados en: AGUCH, B, BA, BAA, BAB, BAF, BM, BR, BREM, C, CGE, CONC, CORD, CUZ, E, FI, GOET, HAL, GH, HBG, HSP, HUSA, JE, K, L, LP, LZ, LY, MO, MERL, P, SGO, SI, TO, W, WAG, U, UPS, US, USM, Z [abreviaturas de los herbarios según [Thiers \(2016\)](#)]. Las coordenadas geográficas provienen de los datos obtenidos mediante GPS de colecciones recientes, o de localidades georeferenciadas utilizando [GOOGLE EARTH 6.0](#). Todos los ejemplares fueron cuidadosamente revisados a modo de corroborar las correctas determinaciones de los mismos.

Como datos de entrada de las condiciones climáticas actuales, se usaron 19 variables eco-climatológicas en 2.5 arc-minutos (5km<sup>2</sup>) desarrolladas por [Hijmans et al. \(2005\)](#) y descargadas del dataset de [WorldClim](#) [version 1.4 release 3, (Tabla 5.1)]. Este recurso es libre, gratuito y presenta cobertura mundial. Las capas bioclimáticas fueron recortadas hacia las

áreas circundantes de la distribución geográfica conocida para el género *Tristagma*. Todos los análisis fueron realizados en el entorno R (Team, 2016) utilizando el programa *dismo* (Hijmans *et al.*, 2011) que utiliza el programa *MAXENT* (version 3.1) y siguiendo las sugerencias de Hijmans y Elith (2016). Las predicciones se realizaron con 1000 replicas y las siguientes opciones: umbral de convergencia de 0,00001, número máximo de puntos de fondo de 10,000, multiplicador de regularización de 1 y prevalencia por defecto de 0.5. El modelo resultante se evaluó a través de la curva Operativa Característica operada por el Receptor (ROC) calculando el área bajo la curva [AUC, (Fielding y Bell, 1997)]. Esta curva describe la relación entre la proporción de presencias observadas correctamente predichas (sensibilidad) y la proporción de ausencias incorrectamente predichas (1-especificidad). A partir de esta curva se deriva el índice del área bajo la curva (AUC, por las siglas en ingles “area under the curve”). Los valores de AUC fluctúan entre 0 y 1, donde 0,5 señala que el modelo no tiene poder predictivo, 1 significa una predicción perfecta, y valores por debajo de 0,5 indican una relación menor que la esperada al azar (Guisan y Thuiller, 2005). La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables, donde el color verde señala las áreas con alta probabilidad ( $> 0,5$ ) de condiciones favorables para las especies consideradas y los tonos rosados claros indican una baja probabilidad ( $< 0,5$ ) de condiciones ambientales favorables para la especie. La valoración de la importancia de cada variable ambiental en la distribución de cada especie se estimó mediante el procedimiento conocido como Jackknife, que consiste en excluir una variable y ejecutar el modelo con el resto de las variables ambientales. De esta manera, se cuantifica el porcentaje el impacto de la variable excluida sobre los resultados finales del modelo, repitiéndose este proceso para el conjunto de variables.

Para el mapeo de la distribución del género sobre las regiones biogeográficas se empleó un esquema generado a partir de la clasificación de ecorregiones terrestres de Olson *et al.* (2001), donde los límites de las ecoregiones se basaron en Cabrera y Willink (1973) y que permite además la manipulación de datos en programas GIS. Para la construcción del mapa se utilizó la capa disponible en <http://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world> y las geo-localizaciones de los registros de *Tristagma* empleando el paquete “rgdal” (Bivand *et al.*, 2015) ejecutado en el entorno R (Team, 2016).

<b>Acrónimo</b>	<b>Variable ambiental</b>
Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Temperatura media del rango diurno [media mensual (temperatura máx-temperatura min)]
Bio3	Isotermicidad (=Bio2/Bio7*100)
Bio4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de temperatura anual (Bio5-Bio6)
Bio8	Temperatura media del cuartil más húmedo
Bio9	Temperatura media del cuartil más seco
Bio10	Temperatura media del cuartil más cálido
Bio11	Temperatura media del cuartil más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de las precipitaciones (coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del cuartil más húmedo
Bio17	Precipitación del cuartil más seco
Bio18	Precipitación del cuartil más cálido
Bio19	Precipitación del cuartil más frío

Tabla 5.1: Variables utilizadas para el modelo de la distribución de las especies de *Tristagma*

# Resultados

## Distribución geográfica actual

La distribución de *Tristagma* cubre aprox. 3000 km<sup>2</sup>, el límite norte es el paralelo 28°S en Chile (en Argentina sólo hasta 33°S), mientras que el límite sur se da en Tierra del Fuego (55°S). En cuanto a la distribución longitudinal se extiende desde la costa del Pacífico Sur (75°O), ocupa el centro de Chile y llega hasta la costa del Océano Atlántico en la Patagonia argentina (55°O). *Tristagma* posee especies que habitan desde el nivel del mar hasta los 3000 m.s.m. en la Cordillera de los Andes (ej: *T. ameghinoi*, *T. nivale* y *T. patagonicum*), y también incluye especies que son exclusivas de ambientes costeras en Chile (ej: *T. berteroi* y *T. gracile*). El género presenta su centro de diversidad específica en el centro de Chile, donde se encuentran distribuidas 9 de las 12 especies consideradas en esta tesis como parte del género (Fig. 5.2).

## Regiones fitogeográficas

En la Fig. 5.2 se georeferenciaron los puntos de distribución del género *Tristagma* sobre la ecoregiones de Olson *et al.* (2001). Como se puede observar, el género habita los dominios Andino-Patagónico y Subantártico. En la provincia Altoandina encontramos distribuidas a *T. bivalve* y *T. circinatum*, ambas especies exclusivamente distribuidas en la Cordillera de los Andes en zonas de altura (Fig. 5.3a y 5.3g), mientras que *T. nivale* también habita en esta provincia. Esta especie es la única del género que ha sido encontrada en Tierra del Fuego siendo su distribución el límite austral del género, donde habita en casi toda la superficie, excepto en el extremo norte y este. Es común encontrarla en lugares abiertos con suelo arenoso (Moore, 1983).

*Tristagma ameghinoi*, *T. patagonicum* (Fig. 5.3g) y *T. nivale* (Fig. 5.3e) se encuentran distribuidos ampliamente en la Provincia Patagónica, usualmente fueron reportados creciendo en el interior de matorralas que le sirven de protección.

La provincia Chilena Central es la que contiene la mayor diversidad de especies del género. En esta fitoregión encontramos distribuidas a: *Tristagma ameghinoi*, *T. berteroi*, *T. graci-*

le (Fig. 5.3c), *T. graminifolium* (Fig. 5.3b), *T. nivale*, *T. patagonicum*, *porrifolium* y *T. violaceum* (Fig. 5.3d).

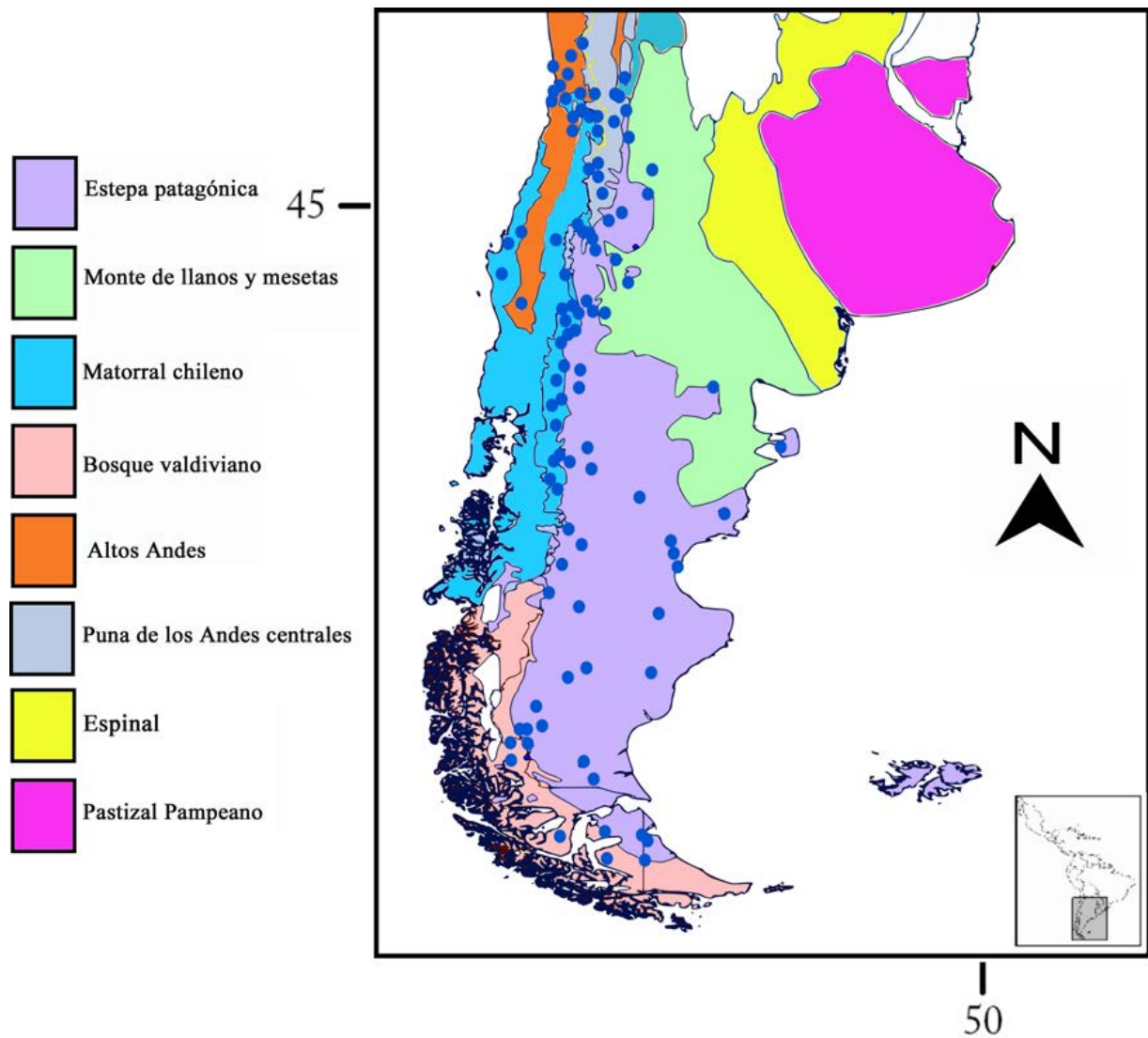


Figura 5.2: Distribución de todas las especies del género *Tristagma* sobre las ecoregiones descritas por Olson *et al.* (2001)





(a) *Tristagma bivalve*



(b) *Tristagma graminifolium*



(c) *Tristagma gracile*



(d) *Tristagma violaceum*



(e) *Tristagma nivale f. nivale*



(f) *Tristagma circinatum*



(g) *Tristagma patagonicum*

Figura 5.3: Imágenes de ambientes donde crecen especies de *Tristagma*

## Modelado de la distribución potencial actual

Se realizó el modelado de nicho ecológico para 7 especies de *Tristagma*, las especies fueron seleccionadas por la cantidad de localidades registradas. Para poder utilizar el modelado de nicho con los parámetros escogidos como mínimo se debe contar con 5 localidades (distintas) de presencia de cada especie, por lo cual se limitó el estudio sólo a las especies que contaran con esta condición. Las especies estudiadas fueron: *Tristagma ameghinoi*, *T. bivalve*, *T. circinatum*, *T. gracile*, *T. nivale*, *T. patagonicum* y *T. violaceum*. Los valores de AUC obtenidos para cada uno de los modelos, se muestran en la Tabla 5.2. Como se observa en las Figuras 5.4; 5.5; 5.6, 5.7; 5.8; 5.9 y 5.10, se puede concluir que la distribución potencial calculada coincide en la mayoría de los casos con los datos de presencia conocidos hasta el momento.

Especie	Presencias	AUC	BIO6	BIO4	BIO18	BIO9	BIO15	BIO19	BIO11	BIO8	BIO10
<i>T. ameghinoi</i>	24	0.94		14 %		15 %				65 %	
<i>T. bivalve</i>	16	0.99			25 %			13 %		50 %	
<i>T. circinatum</i>	6	0.92	32 %	20 %	25 %						
<i>T. gracile</i>	22	0.99			50 %		15 %	22 %			
<i>T. patagonicum</i>	83	0.94			35 %			16 %	14 %		
<i>T. nivale</i>	80	0.94		15 %						48 %	10 %
<i>T. violaceum</i>	10	0.98			58 %	18 %	16 %				

Tabla 5.2: Aporte de las variables climáticas a los modelos de distribución potencial

La única especie que presentó sobrepredicción es *Tristagma ameghinoi* (Fig. 5.4). Si bien, el modelo este de la cordillera de los Andes la predicción ajusta la conocida, al oeste (territorio chileno) la distribución potencial presenta una alta probabilidad de encontrarla en el centro de este país, esta especie fue reportada por primera vez para Chile en el año 2000 (Faundez y Macaya, 2000), y está muy poco representada en los herbarios chilenos, por lo cual quedaría corroborar su extensión.

Con respecto a las variables climáticas exploradas para modelar el nicho de las especies (Tabla 5.2), podemos concluir que en general las especies del género *Tristagma* se ven fuertemente influenciadas por la estación invernal, tanto por la temperatura (Bio8) como por las precipitaciones (Bio19) que se dan en las zonas fitogeográficas que habita el género. De manera negativa las precipitaciones en la estación cálida (es decir verano, Bio18) también influyen fuertemente la distribución de las especies. Asimismo, se puede observar que las variables que más influyen son las relacionadas a la energía que recibe (variables asociadas a la temperatura) y no tanto las relacionadas con la materia (variables asociadas a las pre-

cipitaciones).

Como he mencionado tanto *Tristagma bivalve* como *T. circinatum* se distribuyen exclusivamente en altitudes superiores a los 1500 m.s.m., en consecuencia, su distribución además de las variables climáticas también se ve influenciada por la elevación del terreno, variable que no estamos considerando para el modelado. A pesar de esto, el ajuste a la distribución conocida, resulta bastante preciso.

## Discusión

El área de distribución de las especies es una compleja expresión de su historia evolutiva y su ecología (Brown, 1995), determinada por factores que operan con diferentes intensidades y a diferentes escalas (Pearson y Dawson, 2003). La identificación y caracterización de “áreas de distribución” (Morrone, 2009) se ha señalado como el hilo conductor en el desarrollo del conocimiento biogeográfico (Lomolino *et al.*, 2010). Los avances presentados en este capítulo, consisten en una primera aproximación en la caracterización de las preferencias climáticas de las especies del género y un primer paso en estudios biogeográficos futuros. *Tristagma* posee una distribución restringida a la zona más austral del Hemisferio Sur. Las especies de este género han conquistado diversos ambientes, desde la costa hasta la cordillera, pasando por zonas de aridez como es la estepa patagónica y llegando a extenderse en la provincia fitogeográfica subantártica. De las especies modeladas, hay especies de distribución restringida que abarcan aproximadamente 500 km<sup>2</sup> (*T. bivalve*, *T. gracile* y *T. violaceum*), y especies de distribución más amplia que se distribuyen en extensiones de aproximadamente 2000 km<sup>2</sup> (*T. ameghinoi*). El conocimiento aportado es la primera aproximación a la localización de las especies de este género, hasta el momento desconocidas o reportadas de manera incompleta, como ya ha sido expuesto por Flores Toro (2012). Ha ocurrido que por falta de tratamientos taxonómicos o mala determinación, algunas especies se han catalogado de manera incorrecta como extintas o en peligro de extinción, de aquí, la importancia de seguir estudiando la distribución de las especies que componen al género *Tristagma* como los factores ambientales que influyen en su distribución. Se ha utilizado el modelado de nicho como herramienta descriptiva de la distribución potencial actual de las especies, sin embargo también es posible realizar modelados de condiciones futuras y pasadas, y es una herramienta esencial para la evaluación del efecto del cambio climático sobre las especies y ecosistemas (Dormann, 2007; Sinclair *et al.*, 2010).

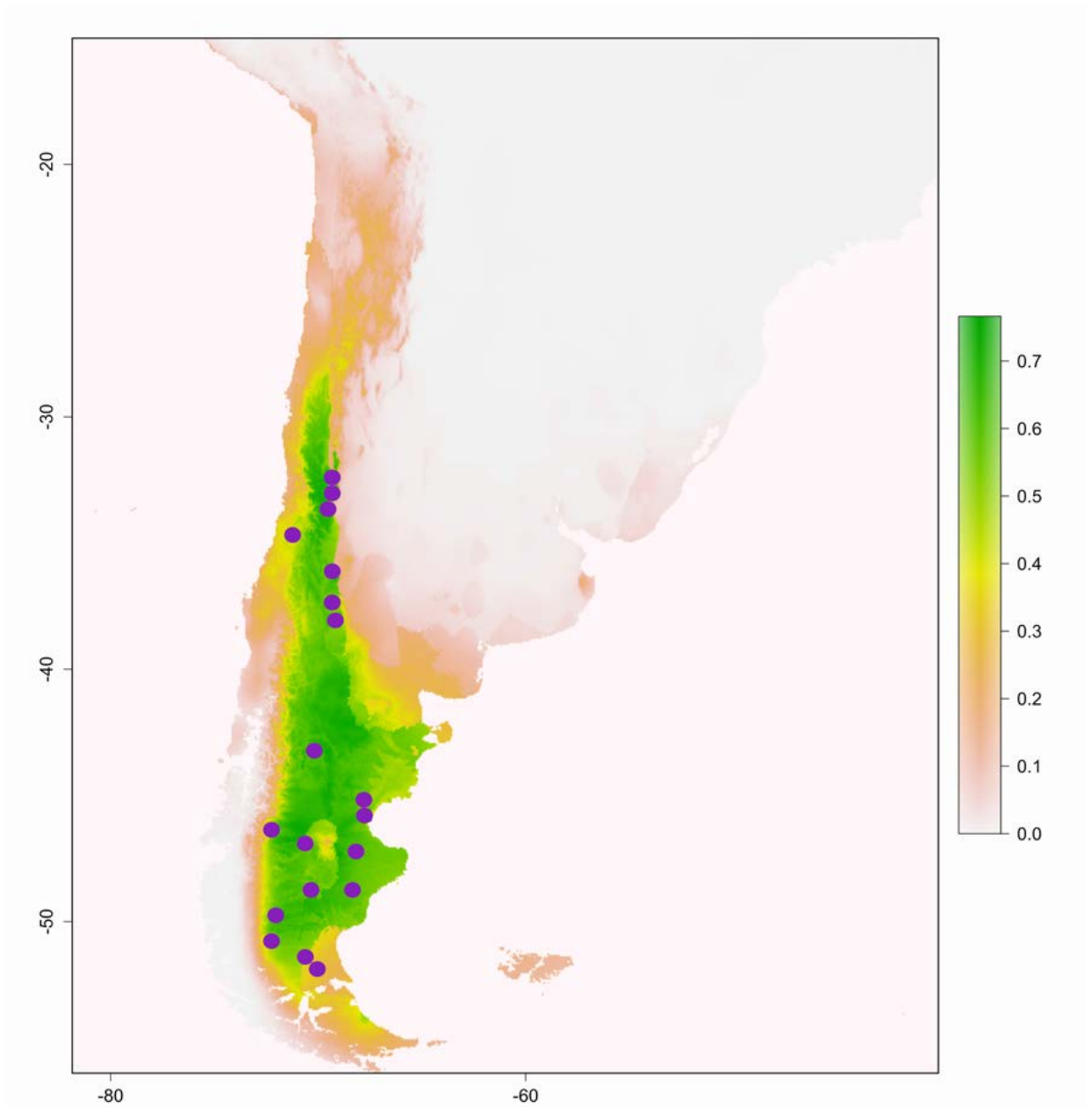


Figura 5.4: Modelo predictivo de distribución geográfica para *Tristagma ameghinoi* mostrando los hábitats adecuados para esta especie. Los círculos muestran el total de las localidades utilizadas. La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables.

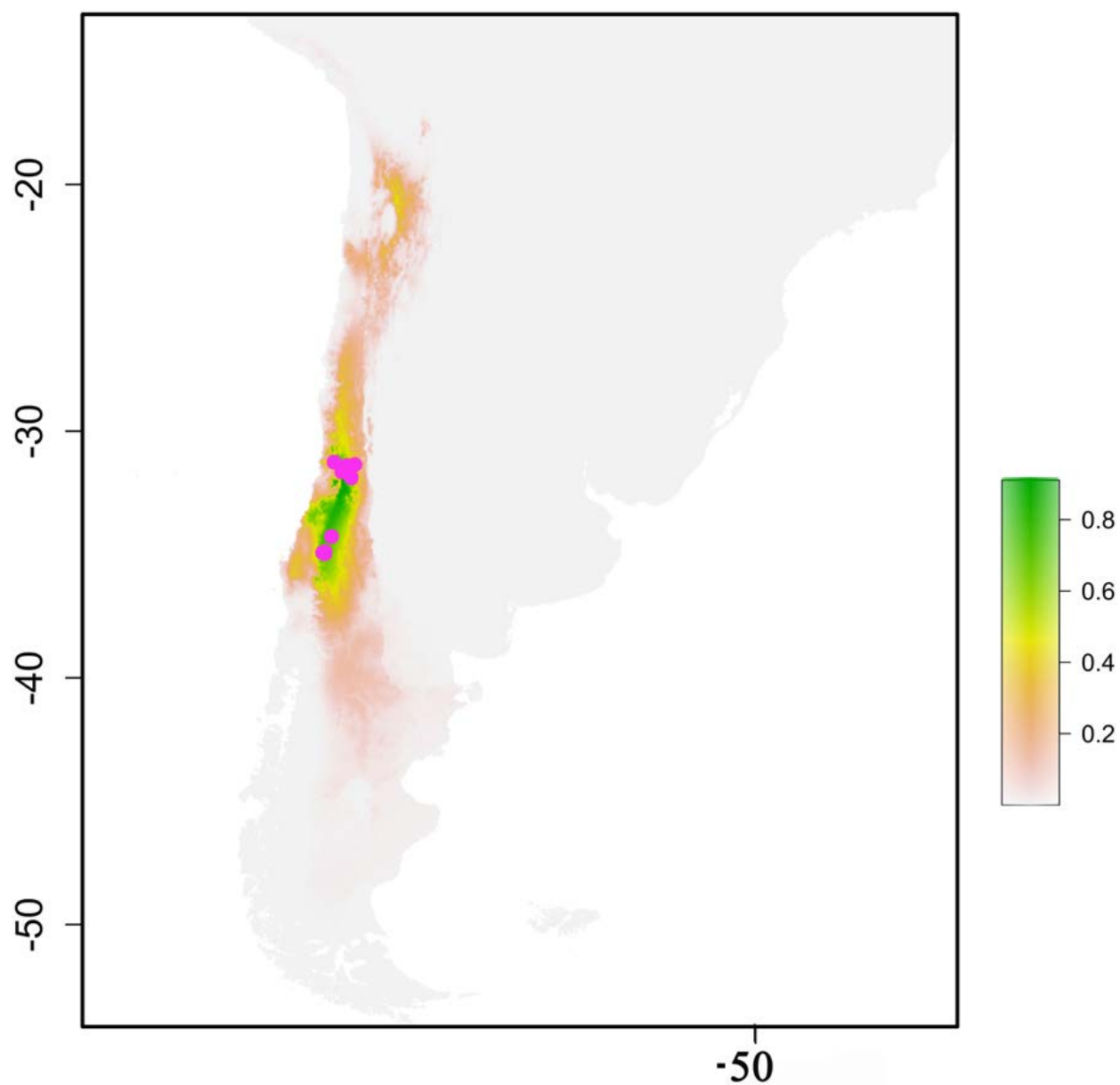


Figura 5.5: Modelo predictivo de distribución geográfica para *Tristagma bivalve* mostrando los hábitats adecuados para esta especie. Los círculos muestran el total de las localidades utilizadas. La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables.

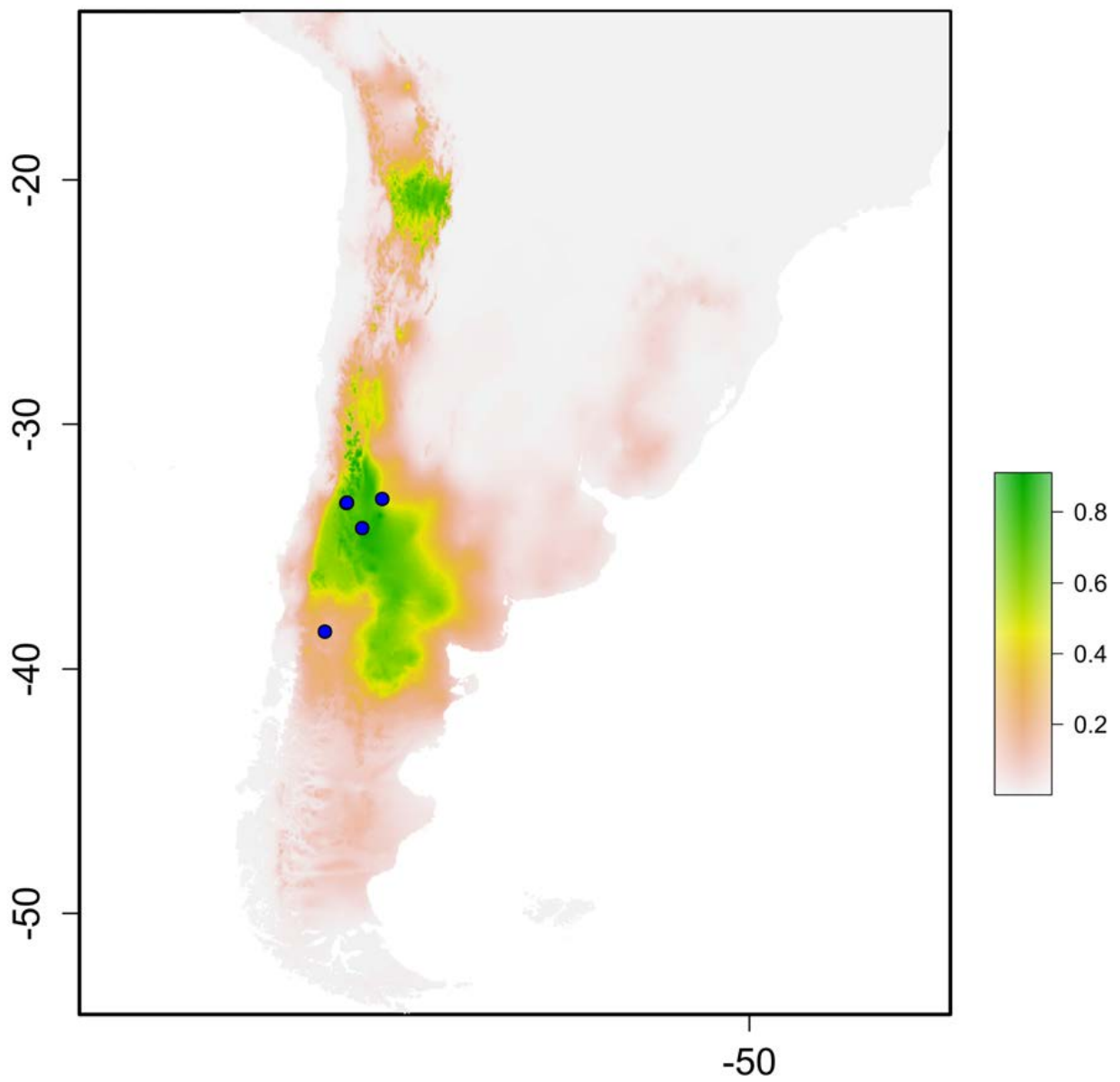


Figura 5.6: Modelo predictivo de distribución geográfica para *Tristagma circinatum* mostrando los hábitats adecuados para esta especie. Los círculos muestran el total de las localidades utilizadas. La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables.



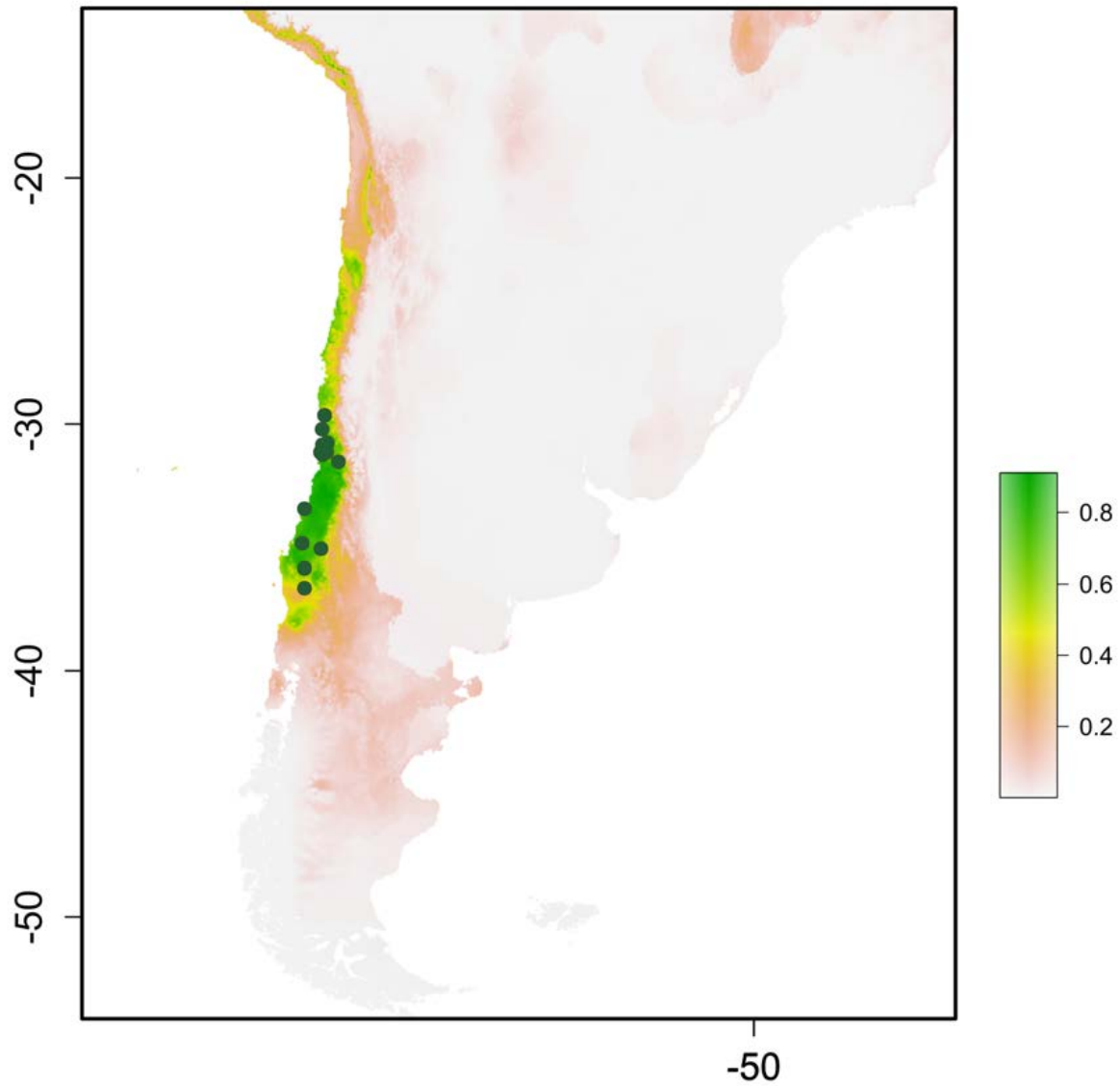


Figura 5.7: Modelo predictivo de distribución geográfica para *Tristagma gracile* mostrando los hábitats adecuados para esta especie. Los círculos muestran el total de las localidades utilizadas. La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables.

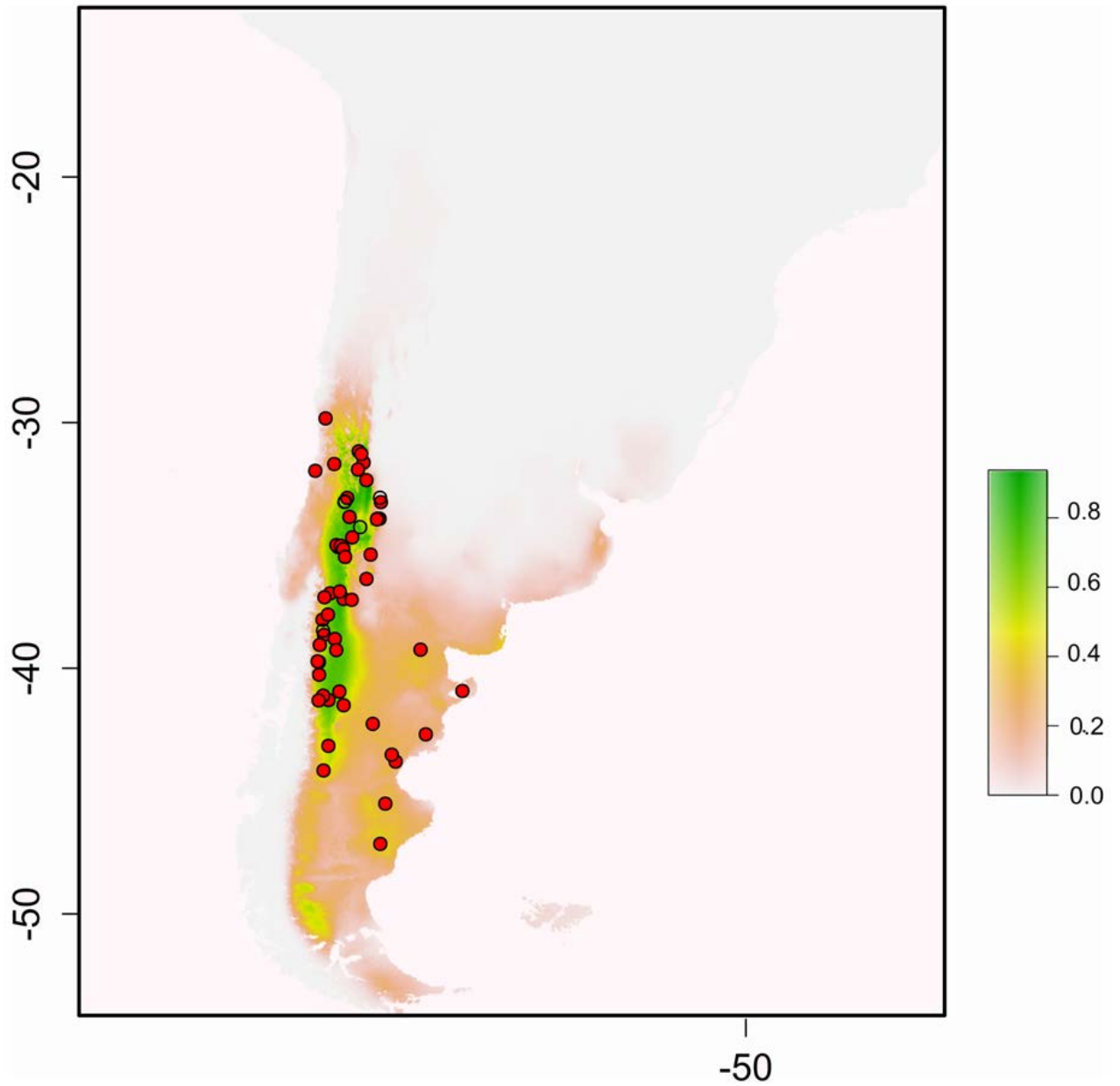


Figura 5.8: Modelo predictivo de distribución geográfica para *Tristagma patagonicum* mostrando los hábitats adecuados para esta especie. Los círculos muestran el total de las localidades utilizadas. La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables.

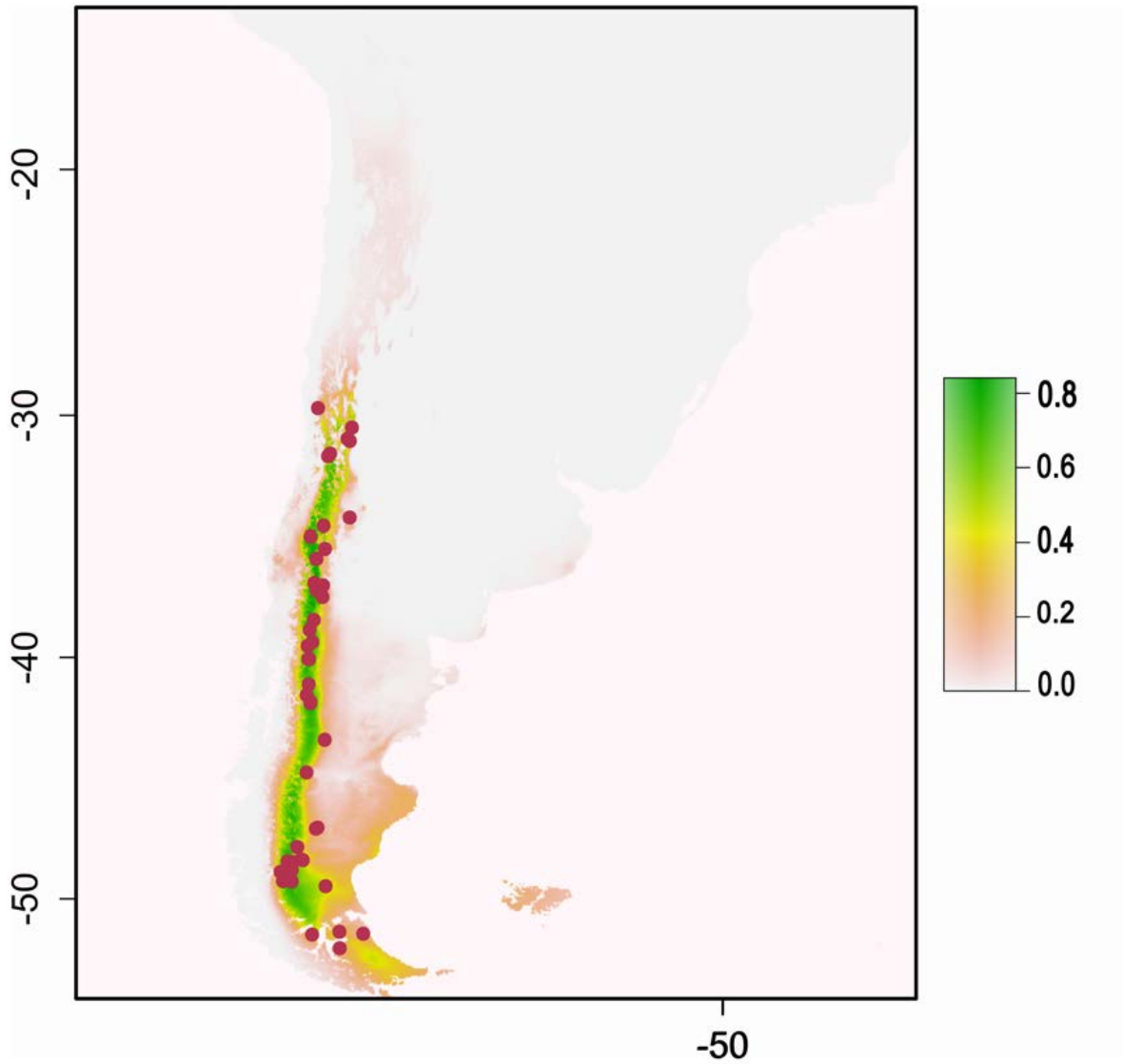


Figura 5.9: Modelo predictivo de distribución geográfica para *Tristagma nivale* mostrando los hábitats adecuados para esta especie. Los círculos muestran el total de las localidades utilizadas. La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables.

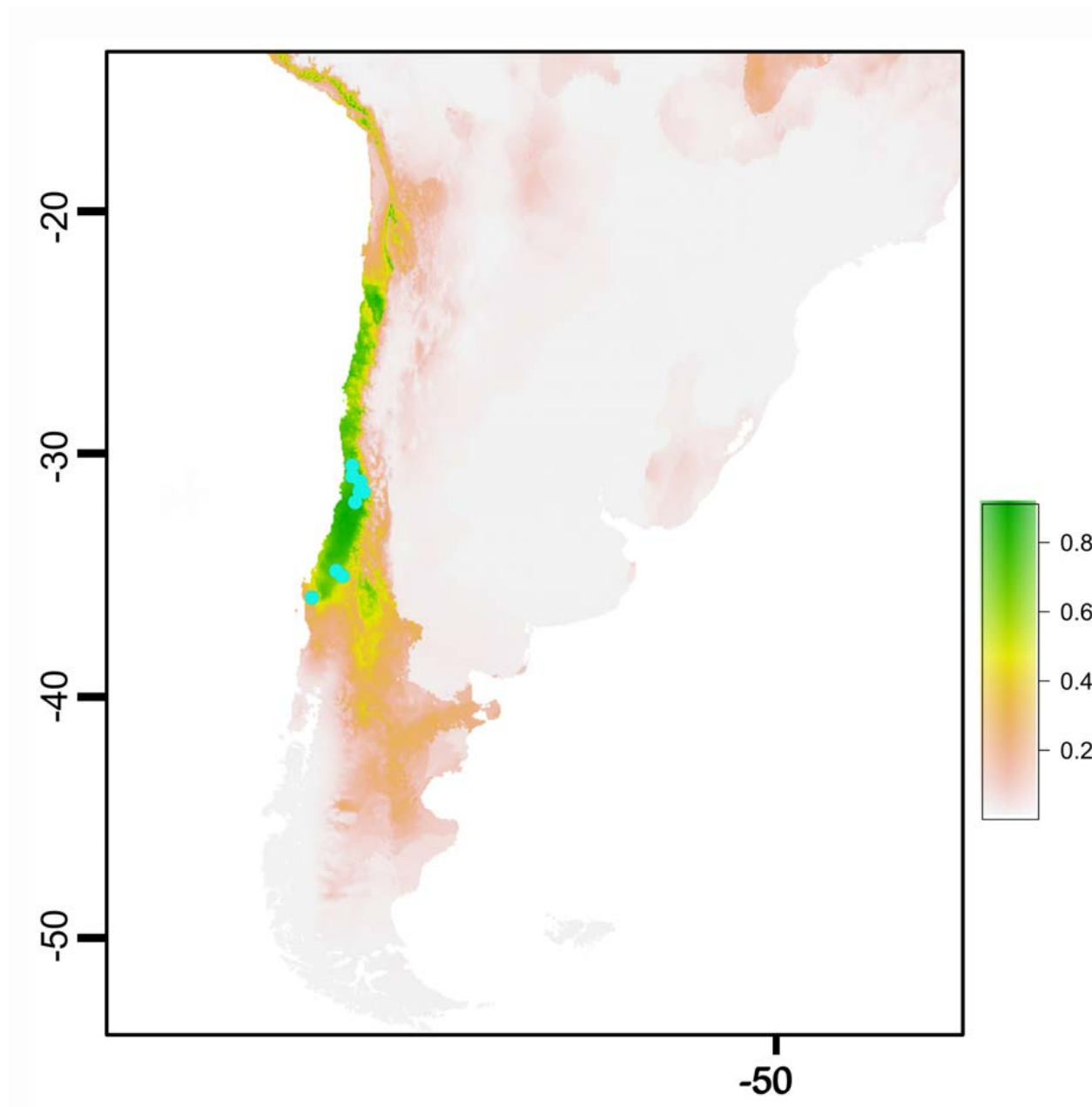


Figura 5.10: Modelo predictivo de distribución geográfica para *Tristagma violaceum* mostrando los hábitats adecuados para esta especie. Los círculos muestran el total de las localidades utilizadas. La paleta de colores indica la probabilidad predicha de condiciones favorables.

# Publicaciones ligadas a la tesis

## Publicaciones en Revistas Nacionales e Internacionales:

- Capítulo 1 de esta tesis: Sassone, A. B., Arroyo-Leuenberguer, S., y Giussani, L. M. (2014a). Nueva circunscripción de la tribu Leucocoryneae (Amaryllidaceae, Allioideae). *Darwiniana Nueva Serie*, 2(2):197–206
- Parte del Capítulo 1 de esta tesis: Sassone, A. B., Belgrano, M. J., y Guaglianone, E. R. (2015). The reinstatement of *Latace* Phil. (Amaryllidaceae, Allioideae). *Phytotaxa*, 239(3):253–263
- Capítulo 4 de esta Tesis: Arroyo-Leuenberger, S. C. y Sassone, A. B. (2016). An annotated checklist of the genus *Tristagma* (Amaryllidaceae, Allioideae). *Phytotaxa*, 277(1):21–35
- Capítulo 2 de esta Tesis: En preparación.

# Conclusiones generales

Este trabajo aporta nuevas evidencias para la comprensión de la historia evolutiva de la tribu Leucocoryneae y abarca un estudio exhaustivo morfológico, nomenclatural y taxonómico del género *Tristagma*. Es el deseo de la autora que los resultados aquí expuestos sirvan en el futuro para nuevos trabajos de filogenia, taxonomía, morfología, desarrollo y genética, los cuales permitirán obtener un conocimiento más amplio en este interesante grupo de Monocotiledoneas petaloideas.

- La tribu Leucocoryneae es monofilética y está compuesta por 6 géneros afines morfológicamente, con características que permiten la diferenciación entre ellos.
- Se proveen claves para discriminar entre las tribus de la subfamilia Allioideae y para diferenciar los géneros de Leucocoryneae.
- El género *Tristagma* es monofilético de acuerdo con el marcador nuclear ITS, siendo *Ipheion* su grupo hermano. Esta relación se ve apoyada por los caracteres morfológicos estudiados.
- Se reconocen 3 asociaciones de especies dentro del género *Tristagma* y caracteres diagnósticos para diferenciar las especies que lo componen.
- Como resultado del estudio taxonómico, se reconocen un total de 13 taxones, 12 especies y una forma, y se provee una clave para discriminarlas.
- Se designaron 13 lectotipos y un neotipo, y tres holotipos fueron identificados por primera vez.
- El género *Tristagma* se distribuye en aproximadamente 3000 m<sup>2</sup> en el centro y sur de Chile y desde Mendoza hasta Tierra del Fuego en Argentina, en regiones de poca

elevación como en la Cordillera de los Andes. Las variables climáticas que afectan la distribución de la mayoría de las especies son las precipitaciones y temperaturas de la estación invernal, como también se ven afectadas de manera negativa por el nivel de precipitaciones en la estación cálida.

- Las especies con mayor rango de distribución son: *T. patagonicum*, *T. nivale* y *T. ameghinoi*.

# Perspectivas

Durante el desarrollo de esta tesis, han surgido nuevos interrogantes, por lo cual se pretende continuar estudiando en profundidad las problemáticas que no pudieron ser resueltas hasta el momento.

- Realizar un análisis poblacional del clado formado por las especies de *Nothoscordum* secc. *Nothoscordum* + *Beauverdia* y con herramientas que permitan estudiar el origen parental de los individuos que producen los patrones de reticulación.
- Realizar viajes de exploración para incorporar a los análisis filogenéticos, individuos de *Ipheion sessile* proveniente de Chile, con el fin de corroborar la identidad de la misma y estudiar la disyunción geográfica presente en el género *Ipheion*.
- Realizar la datación a partir de la tasa de sustitución nucleotídica para establecer el origen geográfico y geológico de la tribu Leucocoryneae y en particular del género *Tristagma*.
- Exploración cariológica de las especies que aún no tienen número cromosómico reportado.
- Realizar un estudio biogeográfico de los géneros *Ipheion* y *Tristagma*.



# Bibliografía

# Bibliografía

- Aliscioni, S., Giussani, L., Zuloaga, F., y Kellogg, E. (2003). A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. *American Journal of Botany*, 90:796–821.
- Anderson, R. P., Lew, D., y Peterson, A. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162(3):211–232.
- Angiosperm Phylogeny Group (1998). An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85:531–553.
- Angiosperm Phylogeny Group II (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161:105–121.
- Arce, O., De Marco, N. E., y Santillán, M. R. (2009). Componentes principales y coordenadas principales: estudio comparativo basado en una aplicación a la taxonomía numérica. *Lilloa*, 46:10–33.
- Arroyo-Leuenberger, S. C. y Sassone, A. B. (2016). An annotated checklist of the genus *Tristagma* (Amaryllidaceae, Allioideae). *Phytotaxa*, 277(1):21–35.
- Baker, J. (1896). The genus *Brodiaea* and its allies. *The Gardeners' Chronicle*, 20:459.
- Baker, J. G. (1871). A revision of the genera and species of herbaceous capsular gamophyllous Liliaceae. *Journal of the Linnean Society*, 11:382.
- Baldini, R. y Guglielmone, L. (2012). Historical botanical collections in Latin America:

- the Italian contribution in the XIX century. *Webbia: Journal of Plant Taxonomy and Geography*, 67(1):3–12.
- Balzarini, M., González, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo, J., y Robledo, C. (2008). *Infostat: Manual del Usuario*. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.
- Bentham, G. y Hooker, J. D. (1862). *Genera plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita/auctoribus G. Bentham et J.D. Hooker*. Londini: Reeve & Co.
- Bentham, G. y Hooker, J. D. (1883). *Genera plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita/auctoribus G. Bentham et J.D. Hooker*. Vol. 3, volumen 3. Londini: Reeve & Co.
- Bivand, R., Keitt, T., y Rowlingson, B. (2015). rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press.
- Bryant, D. y Moulton, V. (2004). Neighbor-Net: an agglomerative method for the construction of phylogenetic networks. *Molecular Biology and Evolution*, 21(2):255–265.
- Bryant, D., Moulton, V., y Spillner, A. (2007). Consistency of the neighbor-net algorithm. *Algorithms for Molecular Biology*, 2(1):1–8.
- Cabrera, A. y Willink, A. (1973). *Biogeografía de America Latina Serie Biológica, Monografía 13*. Secretaria general de la Organizacion de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C.
- Cardoso, D. B. O. S., Queiroz, L. P. D., y Lima, H. C. D. (2014). A taxonomic revision of the South American papilionoid genus *Luetzelburgia* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 175:328–375.
- Carlquist, S. (1961). *Comparative plant anatomy*.
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Pressey, R. L., Crespo, E., y Possingham, H. P. (2010). Simulating the effects of using different types of species distribution data in reserve selection. *Biological Conservation*, 143(2):426–438.

- Castillo, J. (1986). Notes on the cultivation of South American bulbous plants. *Herbertia*, 42:58–70.
- Caviró, E. A. (2015). *Sistemática integrada del género Usnea Dill. Ex Adans. (Parmeliaceae) en la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Biológicas.
- Chase, M. W. y Reveal, J. L. (2009). A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(Table 1):122–127.
- Chase, M. W., Reveal, J. L., y Fay, M. F. (2009). A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161:132–136.
- Choi, H. J., Giussani, L. M., Jang, C. G., Oh, B. U., y Cota-Sánchez, J. H. (2012). Systematics of disjunct northeastern Asian and northern North American *Allium* (Amaryllidaceae). *Botany*, 90:491–508.
- Church, S. A. y Taylor, D. R. (2005). Speciation and hybridization among *Houstonia* (Rubiaceae) species: the influence of polyploidy on reticulate evolution. *American Journal of Botany*, 92(8):1372–1380.
- Contreras-Ramos, A. y Goyenechea, I. (2007). Capítulo 1: La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad. En Contreras-Ramos, A., Cardona, C. C., Goyenechea, I., e Iturbe, U., editores, *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*, pp. 11–22. UAEH.
- Crisci, J. V. y López Armengol, M. F. (1983). *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. OEA, Washington D.C.
- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press., New York.
- Crosa, O. (1972). Estudios cariológicos en el género *Nothoscordum* (Liliaceae). *Boletín de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Montevideo*, 122:3–8.

- Crosa, O. (1974). Un híbrido natural en el género *Nothoscordum* (Liliaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 15(4):471–477.
- Crosa, O. (1975). Las especies unifloras del género *Nothoscordum* Kunth y el género *Ipheion* Raf. de la tribu Allieae (Liliaceae). *Darwiniana*, 19:335–344.
- Crosa, O. (1981). Los cromosomas de cinco especies del género *Tristagma* (Liliaceae). *Darwiniana*, 23:361–366.
- Crosa, O. (2002). Presencia de *Ipheion tweedieanum* (Baker) Traub (Alliaceae) en Uruguay. *Agrociencia*, 6(1):92–97.
- Crosa, O. (2004). Segunda especie y justificación del género *Zoellnerallium* (Alliaceae). *Darwiniana*, 42:165–168.
- Dahlgren, R., Clifford, H., y Yeo, P. F. (1985). *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- De Queiroz, K. (2005). Different species problems and their resolution. *BioEssays*, 27(12):1263–1269.
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6):879–886.
- Delprete, P. G., Forneris, G., y Pistarino, A. (2002). Carlo Bertero (1789-1831) in the New World. *Sida*, 20(2):621–644.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M., y Robledo, C. (2012). InfoStat versión 2012.
- Dormann, C. F. (2007). Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, 8(5):387–397.
- Doyle, J. J. y Doyle, J. L. (1987). A rapid DNA isolation procedure from small quantities of fresh leaf tissues. *Phytochemical Bulletin*, 19:11–15.
- Dusén, P. (1900). *Die Gefasspflanzen der Magellanslander; nebst einem Beitrage zur Flora der Ostküste von Patagonien*. *Svenska expeditionen till Magellanslanderna*. Stockholmo.

- Dutilh, J. (2009). Neotropical Alliaceae. En Illiken, W. M., Klitgård, B., y Baracat, A., editores, *Neotropikey - Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*.
- Engler, H. G. (1887). Liliaceae. En *Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Duncker und Humboldt*, p. 57.
- Escobar, I. (2012). *Sistemática de la tribu Gilliesieae Lindl. (Alliaceae), sobre la base de evidencias morfoanatómicas, citológicas y moleculares*. Tesis doctoral, Universidad de Concepción.
- Escobar, I., Ruiz, E., y Baeza, C. (2012). Estudios cariotípicos en especies de Gilliesieae Lindl. (Gilliesioideae- Alliaceae) de Chile central. *Gayana Bot*, vol. 69(2):240–250.
- Escobar L., M. D., Andrade-López, J., Farias, I. P., y Hrbek, T. (2015). Delimiting evolutionarily significant units of the fish, *Piaractus brachypomus* (Characiformes: Serrasalminidae), from the Orinoco and Amazon River Basins with Insight on Routes of Historical Connectivity. *Journal of Heredity*, pp. 428–438.
- Faundez, L. Y. y Macaya, J. (2000). New records for the flora of Chile: *Magallana porifolia* Cav., *Tristagma ameghinoi* (Speg.) Speg. and *Tristagma patagonicum* (Baker) Traub. *Gayana Botanica*, 57:97–99.
- Fay, M. F. y Chase, M. W. (1996). Resurrection of Themidaceae for the *Brodiaea* alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthoideae. *Taxon*, pp. 441–451.
- Fay, M. F., Rudall, P., y Chase, M. W. (2006). Molecular studies of subfamily Gilliesioideae (Alliaceae). *Aliso*, 22:367–371.
- Fielding, A. y Bell, J. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservatio*, pp. 38–49.
- Flores Toro, L. d. L. (2012). *Estudio fitosociológico de varias áreas disyuntas del norte de la región de Valparaíso (Chile); sintaxonomía de la vegetación mediterránea y su interés para la conservación*. Tesis doctoral, Universidad de Santiago de Compostela.

- Fritsch, R. M. y Friesen, N. (2002). Evolution, Domestication and Taxonomy. En Rabinowitch, H. R. y Currah, L., editores, *Allium Crop Science: Recent Advances*, pp. 5–30. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Fuentes, F. (1929). Índice y comentario sobre las Liliáceas chilenas. *Boletín del Museo Nacional de Chile*, 12:105–126.
- Gandoger, M. (1912). Manipulas plantarum novarum praecipue Americae australioris. *Bulletin de la société Botanique de France*, 59:704–710.
- Gandoger, M. (1919). Sertum Plantarum Novarum. *Bulletin de la Société botanique de France*, 66:292.
- García, N. P. (2013). *Inferencia espacial y predicción de la distribución de plantas: un estudio a diferentes escalas*. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona.
- Gay, C. (1853). *Triteleia*. *Flora Chilena*, 6:115–120.
- Ghasemi, Asghar and Zahediasl, Saleh and others (2012). Normality tests for statistical analysis: a guide for non-statisticians. *International journal of endocrinology and metabolism*, 10(2):486–489.
- Giussani, L. M., Zuloaga, F. O., Quarín, C. L., Cota-Sánchez, J. H., Ubayasena, K., y Morroné, O. (2009). Phylogenetic Relationships in the Genus *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): An Assessment of the Quadrifaria and Virgata Informal Groups. *Systematic Botany*, 34:32–43.
- Godoy-Bürki, A. C., Ortega-Baes, P., Sajama, J. M., y Aagesen, L. (2014). Conservation priorities in the Southern Central Andes: Mismatch between endemism and diversity hotspots in the regional flora. *Biodiversity and Conservation*, 23:81–107.
- Goldblatt, P. y Henrich, J. E. (1987). Notes on *Cipura* (Iridaceae) in South and Central America, and a New Species from Venezuela. *Missouri Botanical Garden*, 74(2):333–340.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., y Nixon, K. C. (2008). Tnt, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5):774–786.

- Gower, J. C. (1966). Technique for the calculation of canonical variates. *Biometrika*, 53:588–590.
- Graham, C. H. y Hijmans, R. J. (2006). A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 15(6):578–587.
- Graham, R. (1833). Description of several New or Rare Plants which have lately flowered in the neighborhood of Edinburgh, and chiefly in the Royal Botanical Garden. *Edinburgh New Philosophical Journal*, 14:174–175.
- Grau, J. (1998). Zwischen Idianern, Räubern und rauchenden Vulkanen- Poeppig im südlichen Chile. En Morawtz, W. y Röser, M., editores, *Eduard Friederich Poeppig 1798-1868*, pp. 41–49. Universität Leipzig, Leipzig, Germany.
- Greene, E. L. (1890). Series of Paper Relating to Botany and Botanists. *Pittonia*, 2:57.
- Greimler, J., Hermanowski, B., y Jang, C.-G. (2004). A re-evaluation of morphological characters in european gentianella section gentianella (gentianaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 248(1/4):143–169.
- Grisebach, A. H. R. (1879). Symbolae ad Floram argentinam. *Abh Königl Ges Wiss Göttingen*, 24:318–319.
- Guaglianone, E. R. (1972). Sinopsis de las especies de *Ipheion* Raf. y *Nothoscordum* Kunth (Liliáceas) de Entre Rios y regiones vecinas. *Darwiniana*, 17:159–240.
- Guaglianone, E. R. (1973). *Nothoscordum andinum*, especie de Liliaceae nueva para la flora argentina. *Darwiniana*, 18:31–36.
- Guaglianone, E. R. (2009). Alliaceae. En Kiesling, R., editor, *Flora de San Juan*, volumen 4, pp. 367–376. Editorial Fundación Universidad Nacional de San Juan, Buenos Aires.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9):993–1009.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT.



- Hennig, W. (1968). Ribonucleic acid synthesis of the y-chromosome of *Drosophila hydei*. *Journal of molecular biology*, 38(2):227–239.
- Herter, W. G. (1943). *Beauverdia* genus novum Liliacearum. *Boissiera*, 7:505–512.
- Hiepko, P. (1987). The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history. *Englera*, 8:219–252.
- Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P. G., y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. En *International Journal of Climatology*, volumen 25, pp. 1965–1978.
- Hijmans, R. y Elith, J. (2016). Species distribution modeling with R.
- Hijmans, R., Phillips, S., Leathwick, J., y Elith, J. (2011). Package ‘dismo’.
- Hoover, R. F. (1939a). A definition of the genus *Brodiaea*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 66:161–166.
- Hoover, R. F. (1939b). A revision of the genus *Brodiaea*. *American Midland Naturalist*, 22:551–574.
- Hörandl, E. y Stuessy, T. F. (2010). Paraphyletic groups as natural units of biological classification. *Taxon*, 59(6):1641–1653.
- Hudson, D. H. y Bryant, D. (2006). Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies. *Molecular Biology and Evolution*, 23:254–267.
- Huelsenbeck, J. P. y Ronquist, F. (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8):754–755.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F., Nielsen, R., y Bollback, J. P. (2001). Bayesian Inference of Phylogeny and Its Impact on Evolutionary Biology. *Science*, 294(2001):2310–2314.
- Husband, B. C., Baldwin, S. J., y Suda, J. (2013). The Incidence of Polyploidy in Natural Plant Populations: Major Patterns and Evolutionary Processes. En Leitch, I. J., Greilhuber, J., Dolezel, J., y Wendel, J. F., editores, *Plant Genome Diversity Volume 2*, pp. 255–276. Springer-Verlag, Wien.

- Huson, D., Steel, M., y Whitfield, J. (2006). Reducing Distortion in Phylogenetic Networks. *Algorithms in Bioinformatics*, 4175:150–161.
- Huson, D. H. y Bryant, D. (2014). Estimating phylogenetic trees and networks using Splits-Tree4.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22:415–427.
- Hutchinson, J. (1939). The tribe Gilliesieae of Amaryllidaceae. *Herbertia*, 6:136–145.
- Hutchinson, J. (1959). *The families of flowering plants*. Oxford, ed. 2. edici
- Illesi, F. A. y Lopez de Casenave, J. (2005). El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral*, 15:131–148.
- Ito, M., Kawamoto, A., Kita, Y., Yukawa, T., y Kurita, S. (1999). Phylogenetic Relationships of Amaryllidaceae Based on *matK* Sequence Data. *Journal of Plant Research*, 112:207–216.
- Jara-Arancio, P., Arroyo, M. T. K., Guerrero, P. C., Hinojosa, L. F., Arancio, G., y Méndez, M. A. (2014). Phylogenetic perspectives on biome shifts in *Leucocoryne* (Alliaceae) in relation to climatic niche evolution in western South America. *Journal of Biogeography*, 41:328–338.
- Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M., y León, R. J. C. (1995). Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, 5(1):47–53.
- Karst, L. y Wilson, C. A. (2012). Phylogeny of the new world genus *Sisyrinchium* (Iridaceae) based on analyses of plastid and nuclear DNA sequence data. *Systematic Botany*, 37:87–95.
- Klaas, M. y Friesen, N. (2002). Molecular markers in *Allium*. En Rabinowitch, H. y Curren, L., editores, *Allium Crop Science: Recent Advances*, pp. 159–185. CABI Publishing, Wallingford, UK.

- Kondorosi, E., Roudier, F., y Gendreau, E. (2000). Plant cell-size control: growing by ploidy? *Current Opinion in Plant Biology*, 3(6):488–492.
- Krause, K. (1930). Liliaceae. En Engler, A. y Prantl, K., editores, *In Die natürlichen Pflanzenfamilien II*. Engelmann, Leipzig, Germany. 2 ed.
- Kunth, C. S. (1843). *Enumeratio Plantarum Omnium Hucusque Cognitarum, Secundum Familias Naturales Disposita, Adjectis Characteribus, Differntiis et Synonymis 4 ed.* Stuttgartiae et Tubingae.
- Kuntze, O. (1891). *Revisio generum plantarum.*; volumen 2. A. Felix [etc.].
- Kwembeya, E. G., Bjorå, C. S., Stedje, B., y Nordal, I. (2007). Phylogenetic relationships in the genus *Crinum* (Amaryllidaceae) with emphasis on tropical African species: Evidence from *trnL-F* and nuclear ITS DNA sequence data. *Taxon*, 56(3):801–810.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). Numerical ecology: second English edition. *Developments in environmental modelling*, 20.
- Leitch, A. R. y Leitch, I. J. (2008). Genomic Plasticity and the Diversity of Polyploid Plants. *Science*, 320(5875):481–483.
- Levy, D. y Pachter, L. (2011). The neighbor-net algorithm. *Advances in Applied Mathematics*, 47(2):240–258.
- Lindley, J. (1829). *Edwards's botanical register*, volumen 15. Ridgway, James.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Whittaker, R. J., y Brown, J. H. (2010). *Biogeography*. Sunderland, Sinauer.
- Maddison, W. P. y Knowles, L. L. (2006). Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Systematic biology*, 55(1):21–30.
- Martcorena, C. y Quezada, M. (1985). Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica*, 42(1-157).

- Mashayekhi, S. y Travis Columbus, J. (2014). Evolution of leaf blade anatomy in *Allium* (Amaryllidaceae) subgenus *Amerallium* with a focus on the North American species. *American Journal of Botany*, 101(1):63–85.
- Mayr, E. (1969). *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York.
- McNeill, J. (2014). Holotype specimens and type citations: General issues. *Taxon*, 63(5):1112–1113.
- McNeill, J., Barrie, F., Buck, W., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D., Herendeen, P., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme van Reine, W., Smith, G., Wiersema, J., y Turland, N. (2012). International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, July 2011.
- Meerow, A., Guy, C., Li, Q., y Yang, S. (2000). Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences. *Systematic Botany*, 25(4):708–726.
- Meerow, A. W., Reveal, J. L., Snijman, D. A., y Dutilh, J. H. (2007). Proposal to conserve the name Amaryllidaceae against Alliaceae, a “superconservation” proposal. *Molecular Ecology*, 56:1299–1300.
- Meric, C. y Dane, F. (2005). Determination of ploidy levels in *Ipheion uniflorum* (R. C. Graham) Rafin (Liliaceae). *Acta Biologica Hungarica*, 56(1-2):129–36.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., y Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. En *Gateway Computing Environments Workshop, GCE*.
- Molares, S. y Ladio, A. H. (2015). Complejos vegetales comestibles y medicinales en la Patagonia Argentina: Sus componentes y posibles procesos asociados. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, 14(3):237–250.
- Montes, L. y Nuciari, M. C. (1987). *Nothoscordum montevidense* sensu lato: New Polyploid Cytotypes in Argentina. *Aliso*, 11(4):635–640.

- Moore, D. M. (1983). *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson Ltd., Shrewsbury, Shropshire, UK.
- Moore, H. (1953). The genus *Milla* (Amaryllidaceae-Allieae) and its allies. *Gentes Herbarum*, 8:262–294.
- Morrone, J., Espinosa, D., y Llorente, J. (1996). *Manual de biogeografía histórica*. UNAM, México.
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. Columbia University Press., York.
- Muñoz-Schick, M. y Moreira-Muñoz, A. (2000). Los géneros endémicos de monocotiledóneas de Chile. URL: <http://www.chlorischile.cl/Monocotiledoneas/Principialbot.htm>, Visitado en el año 2016.
- Newbold, T., Wilkins, J. S., Moré, M., Benitez-vieyra, S., Sérsic, A. N., Cocucci, A. A., Maciel-mata, C. A., Manríquez-morán, N., Octavio-aguilar, P., Sánchez-rojas, G., Moré, M., Moré, M., Cocucci, A. A., Sérsic, A. N., y Barboza, G. E. (2010). How many species concepts are there? *The Guardian*, 34(1):58–60.
- Nguyen, N. H., Driscoll, H. E., y Specht, C. D. (2008). A molecular phylogeny of the wild onions (*Allium*; Alliaceae) with a focus on the western North American center of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(3):1157–1172.
- Nieto Feliner, G. y Rosselló, J. A. (2007). Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44:911–919.
- Nobis, M., Klichowska, E., Nowak, A., Gudkova, P. D., y Rola, K. (2016). Multivariate morphometric analysis of the *Stipa turkestanica* group (Poaceae: *Stipa* sect. *Stipa*). *Plant Systematics and Evolution*, 302(2):137–153.
- Núñez, O. (1990). Evolución cariotípica en el género *Nothoscordum*. *Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 5:55–61.

- Nuñez, O., Frayssinet, N., Rodriguez, R., y Jones, K. (1974). Cytogenetic studies in the genus *Nothoscordum* Kunth: the *N. inodorum* polyploidy complex. *Caryologia*, 27:403–441.
- Ochoa, J. J. y Ladio, A. H. (2015). Current use of wild plants with edible underground storage organs in a rural population of Patagonia: between tradition and change. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 11(1):70.
- Ohri, D., Fritsch, R. M., y Hanelt, P. (1998). Systematics and Plant Evolution of genome size in *Allium* (Alliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 210:57–86.
- Olmstead, R. y Sweere, J. (1994). Combining data in phylogenetic systematics – an empirical approach using 3 molecular data sets in the Solanaceae. *Systematic Biology*, 43:467–48.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D’amico, J. a., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., y Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11):933.
- Pearson, R. G. y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5):361–371.
- Peña, C. (2011). Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología*, 18(2):265–267.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3):231–259.
- Pires, J. C. y Sytsma, K. J. (2002). A phylogenetic evaluation of a biosystematic framework: *Brodiaea* and related petaloid monocots (Themidaceae). *American Journal of Botany*, 89(8):1342–1359.
- Poeppig, E. F. (1833). Fragmentum Synopseos Plantarum Phanerogamum ab Auctore Annis MDCCCXXVII ad MDCCCXXIX in Chile lectarum. *Typis Elberti, Lipsiae*, p. 8.

- Posada, D. (2008). jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25(7):1253–1256.
- Preston, R. E. (2013). A Revision of *Brodiaea coronaria* (Asparagaceae: Brodiaeoideae): Morphometric Analysis and Recognition of New and Emended Taxa. *Systematic Botany*, 38:1012–1028.
- Prychid, C. y Rudall, P. J. (1999). Calcium Oxalate Crystals in Monocotyledons: A Review of their Structure and Systematics. *Annals of Botany*, 84:725–739.
- Rafinesque, C. (1836). *FLora Telluriana*, volumen 2. H. Probasco, Philadelphia.
- Rahn, K. (1998). Alliaceae. En Kubitzki, K., editor, *The Families and Genera of Vascular Plants*, pp. 70–78. Springer.
- Rambaut, A. y Drummond, A. J. (2013). Tracer v1.6, Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ravenna, P. (2005a). A remarkable new species of *Tristagma*, sect. *Ipheion* (Alliaceae) from the Argentine Patagonia. *Onira*, 10(14):46–47.
- Ravenna, P. F. (1967). *Nothoscordum felipponei* Beauv. *Plant Life (Stanford)*, 23:49–52.
- Ravenna, P. F. (1968). *Nothoscordum* notes. *Plant Life (Stanford)*, 24:57–58.
- Ravenna, P. F. (1969). Amaryllidaceae. En Correa, M. N., editor, *Flora Patagónica*, p. 149. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.
- Ravenna, P. F. (1971). Contribution to South American Amaryllidaceae IV. *Plant Life (Stanford)*, 27(61):89.
- Ravenna, P. F. (1978). Studies in the Allieae II. *Plant Life (Stanford)*, 34:130–151.
- Ravenna, P. F. (2000). *Nothoscordum* subgen. *Latace* and the illegitimacy of *Zoellnerallium* (Alliaceae). *Onira*, 4(4):15–18.
- Ravenna, P. F. (2001a). New or critical *Tristagma* species (Alliaceae). *Onira*, 6(3):24–33.

- Ravenna, P. F. (2001b). New or noteworthy *Leucocoryne* species (Alliaceae) - III. *Onira*, 5(11):42–43.
- Ravenna, P. F. (2001c). New species of *Nothoscordum* (Alliaceae) - XVII. *Onira*, 5(11):52–53.
- Ravenna, P. F. (2005b). Two new *Tristagma* species from Peru and first record of the genus in this country (Alliaceae). *Onira*, 10(9):24–26.
- Ravenna, P. F., Teillier, S. Macaya, J. Rodríguez, R., y Zöllner, O. (1998). Categorías de conservación de las plantas bulbosas nativas de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 47:47–68.
- Reddy, S. y Dávalos, L. (2003). Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography*, 30(1719):1727.
- Reiche, K. (1893). Beiträge zur Kenntnis der Liliaceae-Gilliesiae. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 16:262–277.
- Rendle, A. B. (1904). Mr Hesketh Prichard's Patagonian plants. *Journal of Botany, British and Foreign*, 42:325.
- Rohlf, F. J. (1972). An empirical comparison of three ordination techniques in numerical taxonomy. *Systematic Biology*, 21(3):271–280.
- Rudall, P. J., Bateman, R. M., Fay, M. F., y Eastman, A. (2002). Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers. *American Journal of Botany*, 89(12):1867–1883.
- Sassone, A. B., Arroyo-Leuenberguer, S., y Giussani, L. M. (2014a). Nueva circunscripción de la tribu Leucocoryneae (Amaryllidaceae, Allioideae). *Darwiniana Nueva Serie*, 2(2):197–206.
- Sassone, A. B., Belgrano, M. J., y Guaglianone, E. R. (2015). The reinstatement of *Latace* Phil. (Amaryllidaceae, Allioideae). *Phytotaxa*, 239(3):253–263.
- Sassone, A. B., Giussani, L., y Arroyo-Leuenberger, S. (en prensa). Lectotypification, the correct author citation of *Ipheion uniflorum* (Amaryllidaceae, Allioideae) and a new synonym. *Annales Botanici Fennici*.



- Sassone, A. B., Giussani, L. M., y Guaglianone, E. R. (2013). Multivariate studies of *Ipeheion* (Amaryllidaceae, Allioideae) and related genera. *Plant Systematics and Evolution*, 299:1561–1575.
- Sassone, A. B., Giussani, L. M., y Guaglianone, E. R. (2014b). *Beauverdia*, a resurrected Genus of Amaryllidaceae (Allioideae, Gilliesieae). 39(3):767–775.
- Sassone, A. B., López, A., y Giussani, L. M. (en prep.). Nuclear DNA content of tribe Leucocoryneae (Amaryllidaceae, Alloideae).
- Seberg, O., Petersen, G., Davis, J. I., Chris Pires, J., Stevenson, D. W., Chase, M. W., Fay, M. F., Devey, D. S., Jørgensen, T., Sytsma, K. J., y Pillon, Y. (2012). Phylogeny of the Asparagales based on three plastid and two mitochondrial genes. *American Journal of Botany*, 99(5):875–889.
- Shaw, J., Lickey, E. B., Beck, J. T., Farmer, S. B., Liu, W., Miller, J., Siripun, K. C., Winder, C. T., Schilling, E. E., y 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(1):142–166.
- Simpson, M. G. y Simpson, M. G. (2010). Plant Systematics: An Overview. En *Plant Systematics*, pp. 3–16.
- Sinclair, S. J., White, M. D., y Newell, G. R. (2010). How useful are species distribution models for managing biodiversity under future climates? *Ecology and Society*, 15(1).
- Sneath, Peter HA and Sokal, Robert R and others (1973). *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. San Francisco, W.H. Freeman and Company., San Francisco.
- Soberon, J. y Peterson, T. A. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species ' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1–10.
- Souza, G. (2012). *Filogenia molecular, citotaxonomia e evolução cariotípica da subfamília Gilliesioideae (Alliaceae)*. Tese do doutorado, Universidade Federal de Pernambuco.

- Souza, G., Crosa, O., y Guerra, M. (2015). Karyological, morphological, and phylogenetic diversification in *Leucocoryne* lindl (alliioideae, amaryllidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 301(8):2013–2023.
- Souza, G., Crosa, O., Speranza, P., y Guerra, M. (2016a). Phylogenetic relations in tribe Leucocoryneae (Amaryllidaceae, Alliioidea) and the validation of *Zoellnerallium* based on DNA sequences and cytomolecular data. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182:811–824.
- Souza, G., Vanzela, A. L. L., Crosa, O., y Guerra, M. (2016b). Interstitial telomeric sites and Robertsonian translocations in species of *Ipheion* and *Nothoscordum* (Amaryllidaceae). *Genetica*.
- Souza, L. G. R., Crosa, O., y Guerra, M. (2010). Karyological circumscription of *Ipheion* Rafinesque (Gilliesioideae, Alliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 287(Crosa 1975):119–127.
- Souza, L. G. R., Crosa, O., Speranza, P., y Guerra, M. (2012). Cytogenetic and molecular evidence suggest multiple origins and geographical parthenogenesis in *Nothoscordum gracile* (Alliaceae). *Annals of Botany*, 109(M):987–999.
- Souza, L. G. R., Crosa, O., Winge, H., y Guerra, M. (2009). The karyotype of *Nothoscordum arenarium* Herter (Gilliesioideae, Alliaceae): A populational and cytomolecular analysis. *Genetics and Molecular Biology*, 32:111–116.
- Spegazzini, C. (1902). Nova Addenda ad floram Patagonicam. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 7:171–172.
- Stafford, G. y Rønsted, N. (2015). Phylogenetic hypothesis for the southern African genus *Tulbaghia* L. (Amaryllidaceae, Alliioideae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *South African Journal of Botany*, 98:201.
- Stearn, W. T. (1943). *The Welsh onion and the ever-ready onion*. "The Gardeners Chronicle", London.

- Stearn, W. T. (1992). How many species of allium are known? *Curtis's Botanical Magazine*, 9(4):180–182.
- Stearn, W. T. (2013). *Botanical latin*. Nmero Ed. 4. Newton Abbot., Singapore.
- Takhtajan, A. (1997). *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., y Kumar, S. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28(10):2731–2739.
- Tamura, M. N. (1995). A karyological review of the orders Asparagales and Liliales (Monocotyledonae). *Feddes Repertorium*, 106((1995)):83–111.
- Team, R. C. (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Thiers, B. (2016). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponible en <http://sweetgum.nybg.org/ih>.
- Traub, H. P. (1953). Amaryllid Notes. *Plant Life (Stanford)*, 9:68–69.
- Traub, H. P. (1963). *Tristagma* Poepp. *Plant Life (Stanford)*, 19:60–61.
- Traub, H. P. (1968). Amaryllis notes. *Plant Life (Stanford)*, 24:49.
- Traub, H. P. (1972). The order Alliales. *Plant Life (Stanford)*, 28:129–132.
- Traub, H. P. y Moldenke, H. (1955). The genus *Ipheion*: diagnosis, key to species and synonymy. *Plant Life (Stanford)*, 11:125–130.
- Traub, H. P. y Moldenke, Harold N. Whitaker, T. W. (1976). Tribe Gilliesieae, family Alliaceae, order Alliales. *Plant Life (Stanford)*, 32:124–126.
- Vosa, C. G. (2000). A revised cytotaxonomy of the genus *Tulbaghia* (Alliaceae). *Caryologia*, 53:83–112.

- Vosa, C. G. (2007). *Prototulbaghia*, a new genus of the Alliaceae family from the Leolo Mountains in Sekhukhuneland. *South Africa. Caryologia*, 60:273–278.
- Zarrei, M., Wilkin, P., Fay, M., Ingrouille, M., Zarre, S., y Chase, M. (2009). Molecular systematics of *Gagea* and *Lloydia* (liliaceae; liliales): implications of analyses of nuclear ribosomal and plastid dna sequences for infrageneric classification. *Annals of botany*, 104:125–142.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., y Belgrano, M. (2008). Catálogo de las plantas vasculares del cono sur. vol. 1, pteridophyta, gymnospermae y monocotyledonae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard*, 107:175–193.

# Apéndice 1

## Exsiccata

En la siguiente lista sólo se han identificado los especímenes estudiados con el primer colector, sin embargo la mayoría de los viajes de recolección botánica incluyen varios exploradores.

### *Tristagma ameghinoi* (Speg.) Speg

ARGENTINA. **Pcia. Chubut.** 10 km W de Gastre. 7/11/1972. *Correa, M. N. 4796* (SI-044585); 4 km al S del Portezuelo. 8/11/1972. *Correa, M. N. 4815\** (SI 044581, 044590); Salina El Molle, en borde de salina. 8/11/1972. *Correa, M. N. 4799* (SI 44582, 044588). **Dpto. Escalante.** Comodoro Rivadavia. 25/10/1965. *De Marco de Kreibohm, E. 298\** (SI 044579); Rada Tilly. Blanco Norte. 18/11/1969. *Guerrero, A. 18\** (LP 004245); **Dpto. Languiño** Co. Lonco Trapial, en la intersección del camino a la salina en Pampa de Agnia. 9/11/1972. *Correa, M. N. 4869\** (SI 044592); **Pcia. Mendoza.** Río Salado Superior. Portezuelo Ancho. /11/1892. *Kurtz, F. s.n.* (BAF 7255). Sierra del Plata 6/12/1926 *King, D. O. 83* (BAB); **Dpto. Las Heras.** *Ruiz Leal, A. 4051\** (MERL); Villavicencio en la variante. 30/11/1972. *Roig, F. A. 7447\** (MERL); **Dpto. Luján de Cuyo,** dentro del Centro de Esquí Vallecitos. 20/1/1998. *Herrera, S. M. E. 454* (SI 044542); Placetas Bayas (Luna Blanca). 5/1/1937. *Ruiz Leal, A. 4310* (MERL); Los Vallecitos 5/1/1950. *Semper, J. s.n. \** (MERL 13069); Vallecitos, centro de esquí. 8/12/2014. *Zuloaga, F. O. 15321 \** (SI, MU); **Dpto. Malargüe.** Cerro Los Fósiles, Valle de las Leñas. 4/5/1986 *Herrera 454\** (SI); Alto Valle del Calmuco. 14/2/1942. *Burkart, A. s.n.\** (SI 13866, 044583); Portezuelo Ancho-Bajada (turbales). 3/2/1990. *Lagiglia, H.A. 8466* (SI); **Tunuyán.** *Ruiz Leal, A. 2384\** (MERL, LIL); **Pcia. Neuquén.** Parque Nacional Nahuel Huapi. Ea. Fortín Chacabuco. 4/11/1949. *Boelcke, O.*

3558\* (BAB). **Dpto. Añelo** Sa. Auca Mahuida, 1000 m al W de la Antena Repetidora. 19/11/1982. *Rossow, R. A. 1599\** (BAB); **Dto. Pehuénches** Sa. Auca Mahuida, camino del Co. Bao a la Repet. de TV. 16/10/1982. *Correa, M. N. 8758 \** (BAB); **Dpto. Lácar**. Cerro Chapelco. 12/1/1972. *Cabrera, A. L. 21920\** (LP 004940); **Pcia. Santa Cruz**. Entre el Río Bote y el Río Perro. 1/11/1909. *Massey, J.R. 5* (BAF); 21/10/1944 *Blake, M. E. 416\** (SI 044584); **Dpto. Deseado** borde de la ría Deseado frente a Isla Quinta. 17/11/1963. *Correa, M. N. 2565\** (BAA, BAB); Tehuelches 29/9/1929. *Donat, A. 165* (SI 044589, BM); Güer Aike a 2 km de Chimen Aike. 29/10/1985. *León, R. 3697\** (BAA, SI); Güer Aike. Río Gallegos 10/12/1975. *Arroyo, S. C. 20b* (TBPA 402, BAB); Río Gallegos, Cerro los conventos, cumbre a 200 m. 4/12/1950 *Sleumer, H. O. 968* (LIL); Güer Aike Ruta 83 a Esperanza. *Correa, M. N. 2879\** (BAB); Lago Argentino. Entre el Río Bote y Río Perro. 1/11/1909 *Molina Massey, E. 5* (SI 044586); **Dpto. Lago Buenos Aires**. Pampa Verdún sobre Ruta Provincial n° 43 29/10/2005. *Cocucci, A. A. 3629* (CORD). Ruta Nacional n° 40 subida Sumich entre Perito Moreno y Bajo Caracoles. 31/10/2005. *Cocucci, A. A. 3648\** (CORD, SI 044578, CTES). **Dto. Magallanes**. 2/10/1913. *sin colector* (SI 35382, 044587); **Dpto. Río Chico**. Estancia La Primitiva a 25 km al N de Gdor. Gregores sobre Ruta Provincial n° 25 3/11/2005 *Cocucci, A. A. 3675\** (CTES, CORD, SI 044580).

CHILE. **Región Metropolitana**. Santiago. Cerro San Ramón, Los Azules 20/11/1955 *Schlegel, F. 925* (CONC); **XI Región de Aisén**. Cerros al sur de Chile Chico, ladera baja de exposición sur 17/10/1995 *Faúndez, L. s.n.* (SGO); **VII Región del Maule**. *Beckett 4208 \** (SGO).

***Tristagma berteroi* (Kunth) S. Arroyo y Sassone.**

CHILE. **IV Región de Coquimbo**. Limarí. Llano del Totoral. /11/1932 *Jaffuel, F. 3011\** (CONC); **V Región de Valparaíso**. Valparaíso. Viña del Mar. Hda. 7 Hermanas. 26/7/1936 *Behn, K. s.n.\** (CONC 20528); Valparaíso. 31/8/1962 *Behn, K. s.n.* (CONC 26885); Laguna Verde, Bahía. 08/08/2003. *Ramírez Mourguet, L.* (AGUCH 53049); **Región Metropolitana**. Santiago. Peñalolen. /10/1920. *Jaffuel, F. 672\** (CONC); **VIII Región del Biobío**. Ñuble. Nebuco (estepa de Acacia Caven). 22/9/1978 *Rodríguez, R. 133* (CONC 88196).

***Tristagma anemophilum* Ravenna**

ARGENTINA. **Pcia. Neuquén. Dto. Minas.** Valle Superior del Arroyo Atreuco. 2/2/1964, *Boelcke, O. 11523\** (SI 447, BAA, BAB).

***Tristagma bivalve* (Lindl.) Traub**

CHILE. Sin datos. *Sin colector\** (BAF 7261); **Región de Valparaíso.** Los Andes. Portillo, a orillas de la Laguna del Inca. 11/11/1981. *Marticorena, C. 1740\** (CONC); **Región Metropolitana.** De vuelta desde Bahía Catalina a Pintué. 24/09/2000. *Muñoz-Schick, M. 4122\** (SGO 146571); Santuario Yerba Loca. *Muñoz, C. 86* (AGUCH 69320); Desde Santiago a Farellones. Curva n° 33. 23/10/2015. *Giussani, L. M. 624\** (SI); Ruta G-25. Cajón del Maipo. Casi Lo Valdés. *Giussani, L. M. 631\** (SI); Maipo . San Jose de Maipo. Cajón del río Morales. 12/10/1989. *Saavedra, F. 277*; Chacabuco. Altos de Chicauma. 22/10/2006 *García, N. 3018\** (CONC); Cordillera . Estación de Ski El Colorado. 11/12/2001 *Aedo, C. 7108\** (CONC); Maipo. Lagunillas, int. de San José de Maipo. /10/1936 *Garaventa, A. 5626\** (CONC); Maipo. Lo Valdés. /07/1956 *Levi, U. s.n.* (CONC 146403); Ídem. /02/1946 *Vidal, C. s.n.\** (CONC 146386); Ídem. 3/9/1960. *Schlegel, F. 2760\** (CONC); Santiago. Cerro Abanico. /11/1930. *Grandjot, K. s.n.\** (CONC 146409); Santiago. En Cerro San Ramón. /02/1932. *Grandjot, K. s.n.* (CONC 1099); Ídem. *dic – 50 Vidal, P. s.n.* (CONC 146392); Santiago. Las Condes. 8/10/1912. *Rudolph, C.A. s.n.* (CONC 146395); Santiago. Macul. /10/1925. *Jaffuel, F. 669* (CONC 88204); Santiago. Río Colorado, Termas del Tupungato. 19/9/1928. *Garaventa, A. 314* (CONC 146401); Ídem. 19/9/1928 *Looser, G. 755* (CONC 88191); **VII Región del Maule.** Vilches, Reserva Nacional Lircay, sendero Lircay bifurcación Enladrillado-laguna El Alto. *Moreira-Muñoz, A. 1087\** (SGO); Linares. Achibueno, precordillera de Linares. 23/10/2002 *Macaya, J. 3*; **VIII Región del Biobío.** Ñuble. Chillán. 25/1/1936. *Pfister, A. s.n.* (CONC 7751); Ídem. 19/12/1948. *Pfister, A. s.n.\** (CONC 8733); Valle Las Trancas *Giussani, L. M. 647\** (SI); Ídem. Shangri-Lá. 5/12/1992. *Rodríguez Ríos, R. 2953\** (CONC); Ídem. *Rodríguez Ríos, R. 2966\** (CONC); Ídem. Piri-gallo. 6/12/1992. *Rodríguez Ríos, R. 3018\** (CONC); Ídem. Termas de Chillán 10/1/1945. *Pfister, A. 944\** (CONC); Ídem. Termas de Chillán, cerca de fumarolas. 23/11/1990. *Bohlen, C. 1040*; Ídem. Termas de Chillán, camino a la Garganta del Diablo. 2/1/1966. *Gleisner, G. 146 \** (CONC); Ídem. 20/11/1991. *Taylor, C. M. 10849*; Ídem. 5/2/1931. *Johnston, M.I. 2082* (CONC 88203).

### ***Tristagma circinatum* (Sandw.) Traub**

ARGENTINA. **Pcia. Mendoza. Malargüe.** Camino desde Las Leñas hacia Valle Hermoso. 14/11/2014. *Sassone, A. B. 34* (SI, MERL); Portezuelo Ancho. 13/1/1971. *Ruiz Leal, A. s.n.\** (SI 97042, 4387); Ídem. 13/1/1971. *Ruiz Leal, A. s.n.* (SI 97043, 4386); 30 km al oeste de los Molles. 19/1/1975. *Fabris, H. A. 8501* (SI 453, LP); RP 222, de las Leñas a Valle Hermoso. 4/12/2014. *Zuloaga, F. O. 15199\** (SI, MU); Ruta Provincial 222, entre Las Leñas y Valle Hermoso. 22/11/2010. *Zuloaga, F. O. 12356\** (SI 044572); Ruta provincial n° 222: camino a Valle Encantado. 14/1/2003. *Cocucci, A. A. 2294\** (CTES, CORD, SI 044573); Valle de Las Leñas. 7/12/1971. *Ruiz Leal, A. s.n.* (SI 37452, 4385); Valle de las Leñas, Portezuelo ancho a Valle Encantado. 11/2/1987. *Kiesling, R. 6749* (SI 024583); Ídem. 15/1/1971. *Sosa, G. s.n.\** (MERL 27308); Valle Hermoso, cerros al este de la laguna del Valle. 6/1/1993. *Medán, D. 748\** (BAA); **Pcia. Neuquén Dto. Lácar.** C° Chapelco. 17/11/1969. *Eskuche, U.G. 1253\** (SI 044574). Cerro Colohuincul, near San Martín de los Andes. 17/12/1926. *Comber 879\** (SI).; Parque Nacional Nahuel Huapi. Cerro Blanco. 17/12/1995. *Ferreyra, M. 427\** (BCRU);

CHILE. **VI Región de O'Higgins.** Colchagua. Termas del Flaco. Sector huellas de dinosaurios, hacia la cumbre. 27/12/1994. *Baeza, C. M. 298* (CONC); km desde Termas de Cauquenes a Reserva Cipreses. 04/09/1999 *Muñoz-Schick, M. 3987\**(SGO).

### ***Tristagma gracile* (Phil.) Traub**

CHILE. **IV Región de Coquimbo.** Choapa . Fundo Palo Colorado. 20/7/1938. *Grandjot, K. s.n.* (CONC 146411); **IX Región de la Araucanía.** Malleco. Mininco. 6/9/1952. *Schwabe s.n.* (CONC 12623); **V Región de Valparaíso.** Petorca. Zapallar. 23/9/1909. *Johow, T. s.n.* (CONC 146397); Ídem. /09/1909. *Gunckel, L. H. s.n.* (CONC 146391); /08/1908. *Gunckel, L. H. s.n.\** (CONC 146404); +/- 15 km NE de Zapallar. 11/09/1982. *Boelcke, O. 16833\** (BAB); Zapallar, Pueblo. 04/11/2003. *Costamailere, A. T. 36*(AGUCH 58602); Ídem. 31/08/2003. *Bemangel, D.* (AGUCH 54998); Quillota. Palos Quemados. 8/10/1935. *Grandjot, K. s.n.* (CONC 146406); Quilpué. Camino a Marga-Marga. 4/8/1940. *Behn, K. s.n.* (CONC 20514); Valparaíso. El Cricket. 18/9/1932. *Garaventa, A. 4586\** (CONC 88190); Ídem. Limache, canal en la quebrada de Almendro. 28/8/1916. *Behn, K. s.n.* (CONC 20513); Ídem. Paso Hondo, Quilphué. 28/7/1931. *Jaffuel, F. 1750* (CONC 88349); Ídem. Quebrada



de Lúcumo. 28/8/1916. *Behn, K. s.n.* (CONC 26805); Ídem. Quilpué. /08/1933. *Grandjot, K. 1000a\** (CONC); Ídem. Quilpué. /08/1933. *Grandjot, K. s.n.* (CONC 130263); Ídem. Quintero. 8/2/1951. *Ritcher, G. s.n.* (CONC 146384); Ídem. 18/9/1950. *Gunckel, L. H. 19328* (CONC 146387); 28/8/1916. *Behn, K. s.n.* (CONC 26711); Quintero. /09/1923. *Werdermann, E. 6\** (SI, BM); El Melón. *Godoy, J. 10* (AGUCH 70006); Casablanca, Estero. 17/09/2001. *Straub, J. s.n.* (AGUCH 47733); **Región Metropolitana.** Valdivia de Paine. *Pino, V. 5* (AGUCH 66536); Altos de Cantillana. *Melibosky, M.*(AGUCH 69361); Laguna de Aculeo, riberas sur. 16/11/2001. *Claveria, S.* (AGUCH 22176); Cauquenes, Maule. /9/1966. *Schilling, M.* (AGUCH 5220); **VI Región de O'Higgins.** Chimbarongo. Tierra Blanca. *Miranda, L.* (AGUCH 68019); Navidad. *Olivares, C.* (AGUCH 67395); San Vicente de Taguatagua, Ciudad. *Hernández, C. 55* (AGUCH 44836); **VII Región del Maule.** Constitución (Los Molinos). 25/9/1921. *Baeza, V. M. s.n.* (CONC 146383); **VIII Región del Biobío.** Ñuble. Cerro Cayumanqui, cerca de la cumbre. 22/10/1981. *Ugarte, E. 179 \**(CONC); Ñuble. Cordillera de Chillan. Atacalco Diguillín. 20/9/1935. *Pfister, A. s.n.\** (CONC 2048); Las Tablas 5/10/1931 *Garaventa, A. 1904* (CONC 88194); Lautaro. /12/1918. *Hollermayer, R.P.A. 47b* (CONC 146399); Camino a Reserva del Ñuble. valle del Río Diguillín. Zona de pradera pedregosa. *Giussani, L. M. 650\** (SI).

### ***Tristagma graminifolium* (Phil.) Ravenna**

CHILE. **Región Metropolitana.** Santiago. Cerro Pan de Azúcar. 10/8/1935. *Grandjot, K. s.n.\** (CONC 146274); Cerro de Renca. 27/8/1933. *Grandjot, K. s.n.* (CONC 146277). Ídem. 14/9/1939 *Grandjot, K. 4422*; /08/1883. *Philippi, F. s.n.*; 27/8/1933. *Grandjot, K. s.n.* (CONC 146282); Ídem. 23/08/1931. *Garaventa, A. 5279\** (CONC); Idem. 25/10/2015. *Giussani, L. M. 637* (SI); Ídem. Cerro N.O. 10/9/1935. *Montero, G. 2440* (CONC); Cerro San Ignacio. /07/1935. *Grandjot, K. s.n.\** (CONC 130288).

### ***Tristagma nivale* Poeppig**

ARGENTINA. **Pcia. Chubut.** Ea. Pepita. Lago Fontana. 24/11/1949. *Soriano, A. 3950\**(BAB); Valle de Avilas. 20/3/1901 *Illin, N. 216* (SI 044549); **Dpto. Futaleufú.** C° Huemules camino hacia Lago Bueno (margen derecha). 16/11/2001. *Kutschker, A. 148* (SI 044544); Corcovado. //1901. *Illin, N. s.n.\** (LP 11734, 004937). Esquel hacia Tecka. 9/11/2001. *Kiesling,*

*R. 9974* (SI 044553); Mina Huemules. 28/11/1992. *Kutschker, A. s.n.* (SI 66550, 044543); Ruta Prov. 44, de Corcovado a Lago Vintter. 24/11/2013. *Zuloaga, F. O. 14851* (SI, MU); 24/11/2013. *Zuloaga, F. O. 14855* (SI); **Dpto. Tehuelches.** RP 19, de Río Pico a Atilio Viglione 30/11/2015. *Zuloaga, F. O. 15589* (SI); 30/11/2015 *Zuloaga, F. O. 15594* (SI); *Grosso, S. 8403* (SI 024574); **Pcia. Neuquén.** Pino Hachado, Primeros Pinos. 9/12/1990. *Roig, F. A. 13117* (MERL); **Dto. Aluminé.** Pasando Primeros Pinos, +/- 10 km al W, RP. 13 11/12/1985. *Correa, M. N. 9187\** (BAB); Sainuco. 7/12/1981. *Cabrera, A. L. 32876* (SI 024577); Villa Pehuenia, cerro Batea Mahuida. 26/11/2013. *Zuloaga, F. O. 14884* (SI, MU); Volcán Batea Mahuida, cumbre 6/12/2015. *Zuloaga, F. O. 15706* (SI); **Dpto. Catán Lil.** Paso de Rahué. 9/12/1981. *Cabrera, A. L. 32986\** (SI 044548); **Dpto, Lácar.** San Martín de los Andes, Cerro Chapelco. 11/12/1963. *Schajovskoy, S. s.n.* (SI 25635, 024575); Idem. 25/11/1997. *Delucchi, G. 1163* (LP 009690); Ídem, próximo final aerosilla. 17/12/1986. *Sánchez, M. I. 822\** (BAB); Ídem. 16/1/1973. *Cabrera, A. L. 23038* \*(LP 004939); Ídem, en el filo encima del refugio. 23/2/1974. *Correa, M. N. 5931\** (BAB); Cordón Chapelco-Refugio. 8/12/1977. *Gentili, M. 668* (BAB); RP63, Paso del Córdoba hacia San Martín de los andes. 5/12/2015. *Zuloaga, F. O. 15691* (SI); Pque Lanin, ladera N de los cerros del valle con exp. al S. 8/11/1956. *Ruiz Leal, A. 18126\** (MERL); **Dpto. Loncopué** Copahue, camino a Las Maquinitas. 27/11/2014. *Zuloaga, F. O. 15014* (SI, MU); **Dpto. Los Lagos.** Cerro Colorado, subida a la Torre. 3/11/1942. *Diem, J. 406* (SI-044547); Huechulafquen. /01/1896. *Gunckel, L. H. 13307* (CONC); **Dpto. Minas.** De Laguna Varvarco Campos a Pichi Neuquén. 1/12/2014. *Zuloaga, F. O. 15138* (SI, MU); **Dpto. Ñorquín.** Copahué, serranías al NW del pueblo. 22/1/2002. *Ezcurra, C. 3199* (SI 024573, BCRU); **Pcia. Río Negro.** Pque. Nac. Nahuel Huapi. Cerro Ventana. 28/10/1949. *Boelcke, O. 3414\** (BAB); **Pcia. Río Negro. Dpto. Bariloche.** Cerro Catedral. 13/11/1968. *Cabrera, A. L. 19502\** (LP 004249); Cerro Estrato. 17/11/1940. *Neumeyer, J. J. 353* (LP 004935); Cerro Otto. 17/10/1949. *Boelcke, O. 3691\** (BAA); Ídem. Piedras Blancas. 15/11/1951. *Diem, J. 1953* (BAB); Cima del C°Challhuaco. Ladera pedregosa de exposición E. 5/1/2011. *Zavala-Gallo, L. 102\** (SI); El Bolsón, subida al Cerro Piltriquitrón. 17/11/2012. *Zuloaga, F. O. 13844\** (SI, MU); en roquedales altoandinos. 2/12/2015. *Zuloaga, F. O. 15633* (SI); Parque Nac. Nahuel Huapi. Cerro Meta. Ladera Este. 19/12/1993. *Ferreyra, R. A. 154* (BCRU), Parque Nacional Nahuel Huapi, mallines superiores del Valle del R. Ñireco. 12/1/1946. *Boelcke, O.*

1852 (SI 044552); **Dpto. Santa Cruz. Lago Argentino.** Cerro El Calafate. 20/12/1950. *Sleumer, H. O. 1197* (LIL); Estancia Anita, Cerro Huiliche, 2º Laberinto. 14/12/2001. *Guerriero, C. 421\** (SI 024576, 044551); Río Santa Cruz y RN 40, a orillas del río, debajo del Puente (ex Balsa Charles Fuhr). 10/12/2012. *Sede, S. M. 633* (SI); RN 9, 6 km luego de cruzar el río Bote en dir a El Calafate . 11/12/2012. *Sede, S. M. 652* (SI); RP 15, de El Calafate a Ea. La Anita, a 10 km de El Calafate, al costado de la ruta. 11/12/2012. *Sede, S. M. 641\** (SI); **Dpto. Lago Buenos Aires.** RP 41, de Los Antiguos a Lago Posadas, a 15,6 km de Los Antiguos. 7/12/2012. *Sede, S. M. 583* (SI); **Dpto. Río Chico.** Lago Cardiel, Ea. La Siberia, a 10 km del casco en dir a la costa del lago. Médanos y zonas bajas. 9/12/2012. *Sede, S. M. 613* (SI); RN40, de Gdor. Gregores a Lago Cardiel, ladera arenosa pedregosa. 9/12/2012. *Sede, S. M. 610* (SI); **Pcia. Tierra del Fuego.** Estancia Los Flamencos. Laguna Miranda behind houses w. facing cliffs over lake just west of houses. 12/11/1970. *Goodall, R. N. P. 2514\** (SI 044550); Top of Cabo Domingo. 11/12/1965. *Goodall, R. N. P. 203\** (LP 004938); Viamonte. 16/12/1965. *Goodall, R. N. P. 222* (SI 004936); Vicuña. 18/11/1930. *Donat, A. 312\** (SI 044546).

CHILE. Ambuco, Cerro Pirque. 12/12/1941. *Junge, C. s.n.* (CONC 6808); Cord. de Santiago. 1861. *Sin colector\** (BAF 7247); Península de Brunswick. Reserva Forestal Laguna El Parillar (al norte). 18/2/1993. *Henriquez 128* (CONC); Río Colorado. 31/1/1965. *Zöllner, O. 4390* (CONC); Tierra del Fuego, Cordón Baquedano. Sector Río del Oro. 19/11/1993. *Pisano, E. 6896* (CONC); Culta in Santiago ex loco Andes La Parva./10/1998. *Ravenna, P. F. 3070* (BA); **IV Región de Coquimbo.** Elqui. Dpto. Illapel, Cerro Curimahuida, 10 km east of Matancilla, and 3-4 km east of Mina Sánchez. 23/11/1938. *Morrison, J. L. 16663\** (SI); **Región Metropolitana.** Santiago. Cordillera-Potrero Grande 9/11/1933 *Behn, K. s.n.* (CONC 20571); Vicuña. 17/9/1926. *Barros, E. 1288*; Santiago. Piuquencillos, Valle del Río Colorado. 10/12/1942. *Pisano, E. 1654* (CONC); Quebrada de Macul. 18/10/1942. *Pisano, E. 1590* (CONC); **IX Región de la Araucanía.** Volcán Llaima. Refugios. /11/1956. *Montero, G. 4785* (CONC); Ídem. 5/1/1943. *Gunckel, L. H. 14252* (CONC); Cautín. Chenuco. Volcan Llaima. 5/1/1958. *Montero, O. 5765*; Malleco. Curacautin. Cordillera de las Raíces. 24/12/1971. *Montero, G. 8684*; Victoria. Camino de Curacautina Lonquimay, km 46. 26/12/1968. *Ricardi, M. 5638/1799*; **V Región de Valparaíso.** Aconcagua. Los Maitenes. 31/12/1965. *Zöllner, O. s.n.* (CONC 146376); **VIII Región del Biobío.** Ter-

mas de Chillán-camino de subida al volcán. 30/12/1957 *Pfister, A. 23714* (CONC); Ñuble. Nevados de Chillán, Pirigallo. 6/12/1992. *Rodríguez Ríos, R. 3017* (CONC); Termas de Chillán. /12/2001. *Cavieres, L. A. 3704*; Ídem. 9/1/1945. *Pfister, A. 943* (CONC); Ídem. 23/11/1990. *Bohlen, C. 1038 \** (CONC); **XII Región de Magallanes.** Magallanes. San José. /01/1955. *Magens, O. 18* (CONC); Tierra del Fuego. Sector Río Paralelo, Forestal Tillium. Cerro López, cúspide y ladera este. 18/2/1995. *Pisano, E. 8245* (CONC); Última Esperanza. Cordillera de Paine. 14/2/1992. *Bohlen, C. 92-358* (CONC).

***Tristagma nivale f. australe* (Neger ex Dusen) Ravenna.** ARGENTINA. 15/12/1901. *Koslowsky, J. 66\** (BAF, SI); **Pcia. Chubut. Dpto. Río Senguerr..** Lago Fontana, Estancia “Pepita”. 23/2/1947. *Soriano, A. 2633* (BAB, SI 024570); Valle del lago Blanco. 15/12/1902. *Koslowsky, J. 14* (BAF); **Pcia. Santa Cruz.** Cerro Corona. Estanc. El Rincón. Lago Belgrano 23/12/1940. *Spegazzini, R. A. s.n.* (BAB 61356) Estanc. “La Guillermina. Río Lista”. 13/12/1940. *Spegazzini, R. A. s.n.* (BAB 61241); **Dpto. Güer Aike.** Ea. Las Viscachas, Co. sin nombre, ladera E. 29/1/1977. *Arroyo, S. C. s.n.\** (TBPA 2664, BAB); Ea. Stag River, meseta Latorre, Co. Puta Gruesa. 24/1/1978. *Roig, F. A. s.n.* (TBPA 2982, BAB); **Dpto. Lago Argentino.** Cerro Frías. 19/11/2013. *Zuloaga, F. O. 14739* (SI, MU); **Dpto. Lago Argentino.** El Calafate, Cerro Huiliches. 23/11/2012. *Zuloaga, F. O. 14044\** (SI, MU); La Cumbre. Sierra Baguales, estepa de altura 650-800m. 3/12/1978. *Pisano, E. 4714 \** (BAB); Ea. La Verdadera Argentina. Ladera sur oeste del cerro con picos, frente al casco. 12/12/2012. *Sede, S. M. 675\** (SI). **Pcia. Tierra del Fuego. Dpto. Río Grande.** Cabo Domingo, a 17 km N Río Grande. 18/11/1971 *Boelcke, O. 15038* (BAB).

CHILE. **IX Región de la Araucanía.** Malleco. Curacautin. Cordillera de las Raíces. La Esplanada o arenal. 17/12/1976. *Montero, G. 10332* (CONC); Parque Nacional Torres del Paine. Cerro Diente. 16/12/1975. *Arroyo, M. T. K. 850868* (CONC); /11/1930. *Donat, A. 313* (LIL 50852); Tierra del Fuego. Cerro Las Onas, Est. Tres Arroyos, San Sebastián. 11/11/1992. *Pisano, A. 6729* (CONC); Ídem. Isla Navarino. /01/1966. *Tsujii, T. 395* (CONC); Última Esperanza. Ea. Cerro Castillo, Por. 6 Afuera, S. Cazador. 14/12/1975. *TBPA 536\** (SI); Última Esperanza. Sierra Baguales, Ea. La Cumbre, Co Sin Nombre. 18/12/1975. *Boelcke, O. s.n.\** (TBPA 746, BAB); Sierra Baguales, Ea. La Cumbre, Co Sin Nombre. 19/12/1975. *Boelcke, O. s.n.* (TBPA 764, BAB)\*; Ídem. 13/12/2000. *Domínguez,*

*E. 273* (CONC); Ídem. Campo Estancia Vieja. 17/11/1986. *Landero, A. 606-B\** (CONC); Ídem. Sierra del Toro. 10/2/1992 *Arroyo, M. T. K. 92-180* (CONC).

***Tristagma patagonicum* (Baker) Traub**

ARGENTINA. Patagonia. *Capt. Middleton \** (K). **Pcia. Chubut.** //1899. *Illin, N. s.n.* (LP 11669, 009708); /12/1903. *Spegazzini, C. L. 73* (BAB 10469); Alrededores del Lago Blanco. *Koslowsky, J. 12430\** (SI 044541, 044569, BAB); Lago Blanco. 21/10/1903. *Koslowsky, J. s.n.* (BAF 7257); Lago Blanco. 15/11/1902. *Koslowsky, J. s.n.* (BAF 7258); Región del Río Corcovado. Valle de Avilas. 20/3/1901. *Illin, N. 303* (SI 024586); Río Aysen /12/1900. *Burmeister, C. s.n.* (LP 19357, 009707); Valle de Avilas. /03/1901 *Illin, N. s.n.* (BAF 7260); Valle de la Laguna Blanca 15/11/1902 *Koslowsky, J. 65* (SI 044564); Valle del Lago Blanco. 20/10/1903. *Koslowsky, J. s.n.* (SI 35411); Ídem. *Koslowsky, J. 376\** (BA); Ídem. Cuestas salinas. *Koslowsky, J. 341 \**(BA); **Dpto. Biedma** Península de Valdés, punta Pardelas. 10/10/1982. *Nicora, E. G. 8399* (SI 044561); Playa El fracaso. Península de Valdés. 26/10/1977 *Bertiller, M. 604* (BAB); Sitio 1. El Riacho. 18/10/1977 *Bertiller, M. 428* (BAB); Cushamen. Lago Cholila. 21/10/2005. *Cocucci, A. A. 3487* (CORD, SI); **Dpto. Escalante.** Campo Escalante. 1/11/1964. *De Marco de Kreibohm, E. 147\** (SI 044539); Campo Escalante. 1/11/1964. *Kreibohm, E. 174* (LIL); Cañadón Perdido. 19/10/1965. *De Marco de Kreibohm, E. 297* (LP 009699); Estancia Begoña, 30 km al NW de Comodoro Rivadavia. 9/11/1946. *Soriano, A. 2054* (BAB 0929); Ruta Provincial n°27 hacia Río Chico a unos 10 km del cruce con la Ruta Nacional n°3. 26/10/2005. *Cocucci, A. A. 3577* (CORD, SI 044559); **Dpto. Florentino Ameghino.** Estancia Lochiel, 30 km al oeste de Camarones. 22/10/1946. *Soriano, A. 1966* (BAB, SI 044568, 044570); **Dpto. Futaleufú.** Entre Tecka y Corcovado, estepa de neneo. 22/10/2005. *Cocucci, A. A. 3497* (CORD, SI, CTES); Ídem. //1900 – 1. *Illin, N. s.n.* (LP 11741, 009691); Cordón Huemules (sector de la mina-gamelas). 16/11/2001. *Kutschker, A. 149* (SI 044566); Esquel. 6/10/1953 *Burkart, A. 19084* (SI 044562); Ídem. 18/10/1953. *Burkart, A. 19153\** (SI 044563); Ídem, Cerro La Hoya. 20/12/2009. *Rafael, M. G. 48* (SI-024585); Ídem. 20/12/2009. *Rafael, M. G. 49* (SI 024537); Esquel. Faldeos SE. 22/9/1953. *Soriano, A. 4424* (BAB); **Dpto. Languineo.** Región del Río Corcovado. 02/1903. *Illin, N. 133* (SI 35410, 044565, BM); Ruta 12, entre Gualjaina y Paso del Sapo, a 15 km de Gualjaina cerca del cruce a Cushamen. 31/10/2008. *Biganzoli, F.*

1891 (SI 024590); Sobre ruta n°62, 90 km al Oeste de Pampa de Agnia, entre Tecka y P. de Agnia. 23/10/2005. *Cocucci, A. A. 3512* (CORD, CTES); Tecka. 12/11/1949. *Soriano, A. 3808\** (BAB); Paso de Indios, Agnia cerca de Cajón de Ginebra chico. 23/10/2005. *Cocucci, A. A. 3517\** (CORD, SI, CTES); Paso de Indios Cerca de El Pajarito. 23/10/2005. *Cocucci, A. A. 3522* (CORD); Los Altares, 15 km camino a Los Indios. 9/11/1972 *Correa, M. N. 4841\** (BAB); **Dpto. Río Senguerr.** Estancia Pepita. Alto Río Senguerr, Ruta 57, a 16 km de Alto Río Senguerr. 6/12/2012. *Sede, S. M. 565* (SI); **Pcia. Mendoza.** Sierra del Plata. 6/12/1926. *King, D. O. 218* (LP 009694, BM); Camino a centro de ski Vallecitos. 11/11/2014. *Sassone, A. B. 25\** (SI, MERL); Los Vallecitos. //1950. *Semper, J. s.n.* (MERL 13814); Camino a Cerro Nevado. Entrando por Puesto San Carlos. 15/11/2014. *Sassone, A. B. 37* (SI), **Malargüe.** Pasando Castillos de Pincheira. 21/11/2010. *Zuloaga, F. O. 12319* (SI 044554); Portezuelo del Choique. 23/11/2001. *Prina, A. O. 1406* (SI 024580); Sierra del Nevado, portezuelo del Blanco al E-NE del Co. Perro atado. 11/12/1973. *Boelcke, O. 15828* (SI 450). Sierras de Chachahuén, Co. Agua del Tundúque. 20/11/2001. *Prina, A. O. 1254* (SI 024579); San Carlos Laguna del Diamante. 15/1/1952. *Serra, L. 87* (LP); **Dpto. San Rafael.** Calmu-Co. 15/1/1971. *Covas, G. s.n.* (MERL 10846); Co. Nevado, laderas alrededor de la Cienaguita. 8/12/1973. *Boelcke, O. 15696\** (SI 449); Hotel Termas del Sosneado. 22/11/2010. *Zuloaga, F. O. 12384\** (SI 044555); Ídem. 13/11/2014. *Sassone, A. B. 28\** (SI, MERL); Maleza en vereda abandonada calle Paz bordeando el ferrocarril. 2/9/1982. *Roig, F. A. 10906* (MERL); Tunuyán, Ruta Provincial 94 de Manzano Histórico a Portillo Argentino. 7/12/2014. *Zuloaga, F. O. 15283\** (SI); Tupungato. Novillo Muerto. 28/9/1953. *Roig, F. A. 218\** (MERL); Cerro Mallín de la Mocka. /01/1942. *Jones, D. F. 66* (LP 009693); Plaza Huincul (F.C.S.). 30/9/1939 *sin colector* (LIL 103264); **Pcia. Neuquén.** Prados andinos. 7/12/1969. *Eskuche, U. G. 1252* (SI 024588); **Dpto. Aluminé.** Villa Pehuenia, cerro Batea Mahuida. 26/11/2013. *Zuloaga, F. O. 14882* (SI, MU); Volcán Batea Mahuida, laguna del Volcán. 6/12/2015. *Zuloaga, F. O. 15713* (SI). **Dpto. Añelo.** Sa. Auca Mahuida. /11/1953. *Fabris, H. A. 903\** (LP 009698, SI); **Dpto. Chos Malal,** cajón del Arroyo del Cruce. 27/1/1964. *Boelcke, O. 11237* (BAB); Domuyo, Arroyo Covunco, inicio de picada al Domuyo. 31/12/1999. *Ezcurra, C. 2782\** (BCRU); **Dpto. Chos Malal.** Parque Provincial Tromen. Vn. Tromen. 15/12/1994. *Chiapella, J. 397\** (BCRU); Ruta Prov. 37, entrada sur al Parque Provincial Tromen. 3/12/2014. *Zuloaga, F. O. 15175\** (SI, MU); Collón Curá A casi 3 km de

Piedra del Aguila. 18/10/2005. *Cocucci, A. A. 3454* (SI, CTES, CORD); Dpto. Huiliches. Cerro Chapelco. 23/11/1995. *Delucchi, G. 1174* (LP 009687); Estancia Las Breñas. Paso Cerrado. Ladera Este. 17/1/2001. *Biganzoli, F. 1214\** (SI 044538); Parque Nacional Lanín, Pampa Hui-Hui. 11/11/1969. *Eskuche, U. G. 1251\** (SI 044540); **Dpto. Lácar.** Bajada a Paso Flores. 10/12/1981. *Cabrera, A. L. 33005\** (SI); Cerro Chapelco. 24/2/1997. *Delucchi, G. 1658\** (LP 004248); Ídem. 16/1/1973. *Cabrera, A. L. 23040\** (LP 004246); Cordón Chapelco-Refugio. 8/12/1977. *Gentili, M. 670* (BAB); San Martín de los Andes. 8/10/1974. *Asseguín Sánchez, M. L. 429\** (SI 044577); Loncopué De Zapala a Caviahue. 11/11/2001. *Kiesling, R. 9983\** (SI); **Los Lagos** Cerro al Este de Puerto Manzano. 10/12/1944. *Diem, J. 880* (SI 044558); Ea. Fortín Chacabuco. 21/11/1967. *Correa, M. N. 3787* (BAB); Nahuel Huapi, Ea. F. Chacabuco. 10/10/1962. *Vallerini, M. C. 151\** (BAA); **Minas.** Desvío de la Ruta Provincial 43, hacia El Tacho. 27/11/2010. *Zuloaga, F. O. 12534\** (SI 044556); Minas Laguna de Atreuco, lomadas. 2/2/1964. *Boelcke, O. 11542\**(SI 448, BAB, BAA); **Dpto. Picunches** Paso Pino Hachado, entre Ao. Litrán y límite con Chile. 10/12/1980. *Correa, M. N. 8105* (BAB); **Dpto. Zapala.** Bosque Petrificado. 5/11/1975. *Boelcke, O. s.n.* (BAA 11483), oeste de Zapala. 25/10/1972. *Schajovskoy, S. s.n.* (SI 35404); Parque Nacional Laguna Blanca. 7/10/2014. *Sassone, A. B. 21* (SI); **Pcia. Río Negro.** Cuenca del Río Manso, camino al Cerro Bonete, P.N. Nahuel Huapi. 4/11/1968. *Dimitri, M. J. s.n.* (BA 90699); El Bolsón. 19/9/1938. *Rasp, A. E. 101* (SI 4383); **Dpto. Bariloche.** Parque Nacional Nahuel Huapi, Lago Gutiérrez, costa N. 11/10/1974. *Richencq, C. 184* (SI 451); Parque Nacional Nahuel Huapi, mallines superiores del Valle del R. Ñireco. 21/1/1946 *Boelcke, O. 1857* (SI 024578); Valle río Fayel. 12/11/1945. *Meyer, T. 9354\** (LIL); Bariloche. Cerro Otto, filo al lgo Guitierrez. 11/11/1951. *Diem, J. 1946\** (BAB); Bariloche, El Bolsón, subida al Cerro Piltriquitrón. 17/11/2012. *Zuloaga, F. O. 13854\** (SI, MU); Ídem. 2/12/2015. *Zuloaga, F. O. 15635* (SI); Cerro Otto. 17/10/1949. *Boelcke, O. 3689\** (BAB); Parque Nacional Nahuel Huapi. Cerro Pelado. Arenal. Ladera Este. 10/12/1995. *Ferreyra, M. 420* (BCRU); Río Nihuaú, picada al refugio del Cerro Meta. 22/12/1993. *Ezcurra, C. 706* (BCRU); Ruta 258, a 45 km de Bariloche camino a Esquel. 24/11/2006. *Morrone, O. 5642* (SI 044560); **Dpto. Pilcaniyeu.** Ea. San Ramón, potrero Chulotes. 10/11/1964. *Correa, M. N. 3119\** (BAB); 15/10/2013. *Cocucci, A. A. 5291* (CORD, SI''); **Dpto. Valcheta.** Somuncurá, camino Laguna Raimunda-laguna Paraguay. 23/11/1975. *Correa, M. N. 6284\** (BAB); **Pcia. Santa**

**Cruz.** Sin datos. Pat. 10-97 Bis. *Spegazzini, C. L. s.n.* (LP 11740, 009709); Perito Moreno. /11/1973. *Ulibarri, E. A. 809* (SI 024587); **Dpto. Deseado.** Caleta Olivia. 22/9/1929. *Donat, A. 161* (SI 024589); Tehuelches, Costa Sud. /10/1928. *Donat, A. 192 \** (SI 044567); **Dpto. Lago Buenos Aires.** Ruta Nacional n°40 subida Sumich entre Perito Moreno y Bajo Caracoles. 31/10/2005. *Cocucci, A. A. 3649* (SI, CTES, CORD); **Dpto. Magallanes.** San Julián. 22/10/1944. *Blake, M. E. 413\** (SI 024581).

CHILE. **Región Metropolitana.** Santiago. Cerro San Cristobal. 10/11/1951. *Gunckel, L. H. 21356\** (CONC); **IV Región de Coquimbo.** Limarí. Ovalle, Fray Jorge. /11/1958. *Schlegel, F. 4346*; **X Región de Los Lagos.** Paso Internacional Pino Hachado camino a Liucura, ruta 181, Reserva Nacional Alto BioBio. 18/11/2006. *Morrone, O. 5516\** (SI); **XI Región de Aisén.** Cumbres de los cerros al Sur de Chile Chico 17/10/1995 *Faúndez, L. s.n.* (SGO).

#### ***Tristagma porrifolium* (Poepp.) Traub**

CHILE. **V Región de Valparaíso.** Reñaca. 22/8/1931. *Jaffuel, F. s.n.\** (CONC 88352); Quilpué. /08/1933, *Grandjot, K. s.n.\** (SI 35380); Viña del Mar. 23/08/1895. *Buchtien, O. 972 \** (BAF); **Región Metropolitana.** Santiago. Berg im Maipo-Tal bei San Gabriel. /11/1938. *Grandjot, K. 3526\** (SI); **VIII Región del Biobío.** Arauco. Cordillera de Nahuelbuta. Reserva Forestal Pino Huacho. 24/11/1978. *Martcorena, A. s.n.* (CONC 88199); Ñuble. Atacalco. Cerro Castillo-El Mirador. 19/9/1952. *Pfister, A. s.n.\** (CONC 12599).

#### ***Tristagma violaceum* (Kunth) Traub**

CHILE. **IV Región de Coquimbo.** Choapa. Reserva Nacional Las Chinchillas. Quebrada El Cobre. 19/8/2006. *Pfanzelt, S. 166\** (CONC 164252); **V Región de Valparaíso.** Peñalolén. 28/10/1928. *Looser, G. s.n.* (CONC 134617); Cuesta de Chacabuco. /10/1936. *Grandjot, K. s.n.\** (CONC 146408); Cerro Cantillana. Portezuelo del Boquerón. 15/9/2003. *Martcorena, A. 591\** (CONC); Petorca. Caquisto. 22/9/1954. *Schlegel, F. 211\** (CONC 88188); Petorca. Las Palmas de Pedegua. 18/9/1933. *Grandjot, K. s.n.\** (CONC 146410); Cajón de San Pedro, camino que une Mina Pronosticada con Co. Campanitas. 17/08/2001. *Moreira-Muñoz, A. 542\** (SGO); **Región Metropolitana.** Santiago. Cerro de Renca. /10/1937. *Grandjot,*



*K. 3030*; **Región Metropolitana**. Santiago. Mina Las Arañas. Valle Largo de las Condes. /11/1937. *Grandjot, K. 3188\** (CONC 146390); Quebrada de Ramón 20/8/1911 *Gunckel, L. H. s.n.\** (CONC 146402); **VI Región de O'Higgins**. San Vicente de Taguatagua, Ciudad. *Reyes, A. 8* (AGUCH 45021); **VII Región del Maule**. Linares. 3/10/2008. *Mieres, G. s.n.\** (CONC 173282); Alto Jahuel, Pueblo. 13/09/2003 *Alvial Ibañez, D.* (AGUCH 49497); El Parron. 23/08/2003. *Maureira E., Y. 2* (AGUCH 54513); **VIII Región del Biobío**. Concepción. Parque Hualpén. 15/10/1980. *Arriagada, J. E. s.n.\** (CONC); Concepción. Hualqui. Pichaco. 09/10/1938. *Junge, C. s.n.\** (CONC 6644); Ñuble. Depto: Chillán. Atacalco, 2 km antes del puente sobre el río Digillín. 15/10/1970 *Weldt, E. 517* (CONC); Camino a Reserva del Ñuble. Valle del Río Digullin. .28/10/2015. *Giussani, L. M. 652\** (SI); **IX Región de la Araucanía**. Malleco. Parque Nacional de Nahuelbuta, Piedra del Aguila. 17/11/1985. *Rodríguez Ríos, R. 2033*(CONC).