



CARACTERÍSTICAS MORFO-ARQUITECTURALES Y FENOLÓGICAS DE *UGNI MOLINAE* (MYRTACEAE): UNA ESPECIE ARBUSTIVA ANDINO-PATAGÓNICA CON FRUTOS COMESTIBLES

MORPHO-ARCHITECTURAL AND PHENOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *UGNI MOLINAE* (MYRTACEAE): AN ANDEAN PATAGONIAN SHRUB SPECIES WITH EDIBLE FRUITS

Brisa Serena Guenuleo¹, Sergio Torrego¹, Sonia Stefe¹, Francisco Javier Neranzi¹, Exequiel Luis Nehuen Moncunill¹, Santiago Naón¹, María Luz Cardozo¹, Eduardo Enrique Martínez¹, Juan José Ochoa¹ y Javier Guido Puntieri^{1,2,*}

1. Universidad Nacional de Río Negro, Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural, Río Negro, Argentina.
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina.

*jpuntieri@unrn.edu.ar

Citar este artículo

GUENULEO, B. S., S. TORREGO, S. STEFE, F. J. NERANZI, E. L. N. MONCUNILL, S. NAÓN, M. L. CARDOZO, E. E. MARTÍNEZ, J. J. OCHOA y J. G. PUNTIERI. 2020. Características morfo-arquitecturales y fenológicas de *Ugni molinae* (Myrtaceae): una especie arbustiva andino-patagónica con frutos comestibles. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 55: 215-230.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v55.n2.26034>

Recibido: 28 Octubre 2019

Aceptado: 18 Febrero 2020

Publicado: 30 Junio 2020

Editora: Ana María González

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: *Ugni molinae* (Myrtaceae) is a shrub species native to southern Chile – where it is known as “murta” or “murtilla” – and Argentina. This study was aimed at providing morpho-architectural information about *U. molinae* so as to promote its cultivation and introduction in productive systems of Argentina.

M&M: Observations of *U. molinae* were performed at different scales (plants, foliated axes and annual shoots) for plants developed in natural populations and plants derived from seeds and stem cuttings sampled at the Lago Puelo National Park and its surroundings (Chubut province, Argentina) and grown in nurseries for five years.

Results: Short annual shoots of *U. molinae* complete their extension without branching, whereas long annual shoots may, as they extend, develop branches from intermediate and/or distal nodes. Flowering may start from the second or third year after seed germination or cut rooting. Most flowers develop at the end of spring from basal nodes of growing shoots. Plant structure changes from a clearly hierarchical to a non-hierarchical architecture in the first years of growth.

Conclusions: *Ugni molinae* may be multiplied easily from stem cuttings and seed germination. A short internode and small green leaves associated with it are clear markers of a limit between two successive annual shoots. More detailed studies about the development and productivity of this species in Argentina are necessary in order to evaluate the factibility of its inclusion in productive systems.

KEY WORDS

Annual shoots, berries, Myrtaceae, Patagonia, plant architecture, *Ugni*.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Ugni molinae* (Myrtaceae) es una especie arbustiva nativa del sur de Chile – donde se la conoce como “murta” o “murtilla” – y de Argentina. Este estudio tiene como objetivo aportar información morfo-arquitectural de *U. molinae*, y así promover su cultivo e introducción en sistemas productivos de Argentina.

M&M: Se realizaron observaciones de *U. molinae* a diferentes niveles (planta completa, ejes y brotes anuales) sobre plantas desarrolladas en poblaciones naturales y plantas derivadas de semillas o de enraizamiento de estacas y mantenidas en viveros por cinco años.

Resultados: Los brotes cortos de *U. molinae* completan su extensión sin ramificarse, mientras que los brotes de mayor longitud pueden ramificarse durante su alargamiento a partir de nudos intermedios y/o distales. El inicio de la floración se produce a partir del segundo al tercer año desde la germinación de una semilla o del enraizamiento de una estaca. La mayoría de las flores se forman a fines de la primavera a partir de nudos basales de brotes en alargamiento. La arquitectura de las plantas cambia desde claramente jerárquica a no-jerárquica en los primeros años de desarrollo.

Conclusiones: *Ugni molinae* puede multiplicarse con facilidad a partir del enraizamiento de estacas o de germinación de semillas. El desarrollo de un entrenudo corto asociado a hojas verdes pequeñas es un claro indicador del límite entre brotes anuales sucesivos. Se necesitan estudios más detallados acerca del desarrollo y la productividad de esta especie en la Argentina para evaluar su inclusión en sistemas productivos.

PALABRAS CLAVE

Arquitectura de plantas, brotes anuales, fruta fina, Myrtaceae, Patagonia, *Ugni*.

INTRODUCCIÓN

La producción de fruta fina está en aumento a nivel mundial y va asociada, a menudo, a inversiones en innovación tecnológica con alto rendimiento comercial (Agosin & Bravo Ortega, 2009). Entre los factores que inciden en este aumento se encuentran el creciente conocimiento y valoración de las propiedades bioactivas (e.g. antioxidantes) de los frutos. No menos importantes son las nuevas formas de procesamiento y embalaje de material vegetal – por ejemplo mediante deshidratación, molienda y envasado al vacío – que extienden la duración post-cosecha del producto y posibilitan su comercialización a nivel global (Invenire, 2008). La principal región productora de frutas finas de la Patagonia argentina ocupa la zona sur-occidental de la provincia de Río Negro y la zona nor-occidental de la provincia de Chubut, que integran la región geopolítica conocida como Comarca Andina del Paralelo 42° S (CAP42). Esta región presenta valles a relativamente baja altitud (<400 m s.n.m.) y con condiciones climáticas adecuadas para la producción de gran variedad de plantas. Las principales localidades de estos valles son El Bolsón, El Hoyo, Epuypén y Lago Puelo (Seibert, 1982; Fig. 1). Los establecimientos productivos de la CAP42 proveen de frutas finas a otras localidades patagónicas y algunos productos (frescos o elaborados) son distribuidos a otras regiones de la Argentina y del mundo. Entre las especies más cultivadas en la CAP42 para la producción de frutas finas se encuentran: *Prunus avium* L. (cereza), *Rubus idaeus* L. (frambuesa), *Ribes nigrum* L. (casís), *Ribes rubrum* L. (corinto) y *Ribes uva-crispa* L. (grosella). Otros frutales producidos en menor escala son: *Fragaria x ananassa* (frutilla), *Rubus ursinus* x *R. idaeus* (boysenberry) y *Vaccinium corymbosum* L. (arándano). Además, se realizan recolecciones de frutos en poblaciones naturales de las especies exóticas invasoras *Rubus ulmifolius* Schott (murra) y *Rosa rubiginosa* L. (rosa mosqueta). Todas las especies nombradas anteriormente fueron introducidas en la Patagonia desde otras regiones del mundo (Damascos & Gallopin, 1992; De Michellis, 2011).

Varias especies nativas de la CAP42 y sus alrededores desarrollan frutos comestibles, algunos de ellos de alta calidad (Damascos, 2011;

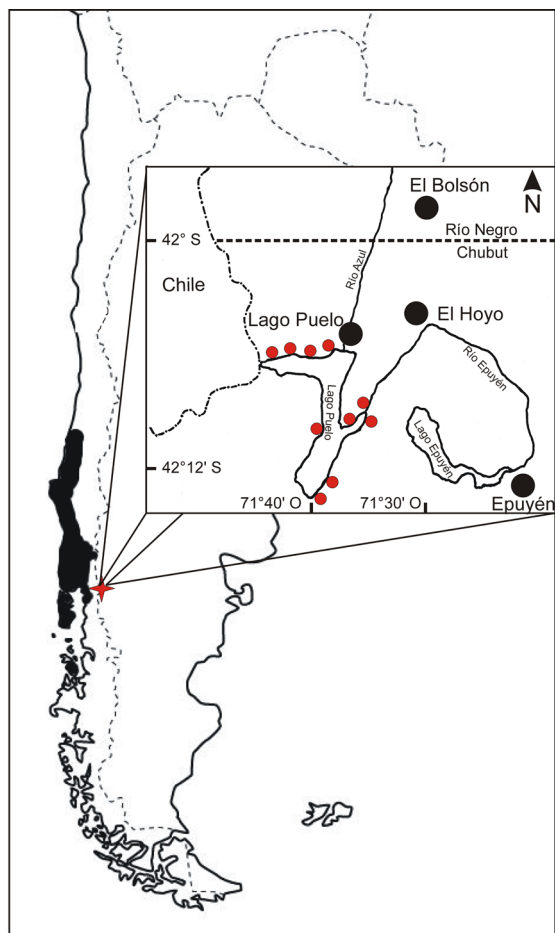


Fig. 1. Distribución de *Ugni molinae* en Chile (área en negro) y en Argentina (estrella). En el detalle se ilustra la zona central de la Comarca Andina del Paralelo 42, con sus localidades principales (círculos grandes) y se indican las áreas donde se observaron y muestrearon esquejes y semillas para el presente estudio (círculos pequeños).

Alonso, 2012; Giordani *et al.*, 2017), pero ninguna de estas especies forma parte de los sistemas productivos tradicionales. El aprovechamiento con fines comerciales de algunas de ellas se ha iniciado recientemente, aunque la mayoría de estos emprendimientos están centrados en actividades extractivas sobre poblaciones espontáneas (Ochoa *et al.*, 2019). Estas actividades, en general informales, acarrear consecuencias imprevisibles para las poblaciones naturales de las especies vegetales involucradas y las comunidades de las que forman

parte. Una de las especies patagónicas productoras de frutos comestibles es *Ugni molinae* Turcz. (Myrtaceae), conocida como “murta” o “murtilla” en castellano, y como “uñi” en mapuzungun, la lengua del pueblo mapuche (Fig. 2). Esta especie se distribuye ampliamente en bosques lluviosos y en bosques esclerófilos del centro-sur de Chile (Landrum, 1988; Moreno-Chacón *et al.*, 2018); también está presente en Argentina, donde su distribución aparentemente está acotada a la cuenca del lago Puelo (provincia de Chubut), entre 192 y 400 m de altitud. Se la ha citado para la región del Lago Nahuel Huapi, sin precisiones sobre la localidad (Landrum, 1988), y fue mencionada para la zona del Lago Tromen aunque no se dispone de material de herbario respaldatorio (Movia & Rotman, 1988).

Ugni molinae es una mirtácea arbustiva que crece hasta 2 m de altura. Se distingue de las restantes ocho especies de mirtáceas patagónicas por el valor cultural y comercial de sus bayas como fuente de alimento y por la importancia medicinal de sus hojas (Seguel *et al.*, 2000, 2009; Águila Chacón & Nahuelhual Muñoz, 2008; Delporte *et al.*, 2007). Debido a sus exquisitos aroma y sabor y a sus propiedades medicinales, los frutos de *U. molinae* han sido y son aprovechados en Chile por el pueblo mapuche y por pobladores rurales en general (de Mösbach, 1992; Muñoz *et al.*, 2015). Su elevado contenido de compuestos bioactivos (compuestos fenólicos, proantocianidinas, flavonoides y carotenoides, etc.; Suwalsky *et al.*, 2006; Augusto *et al.*, 2014; Junqueira-Goncalves *et al.*, 2015; Arancibia-Radich *et al.*, 2019) la posicionan favorablemente frente a otras especies arbustivas productoras de frutas finas y muy difundidas desde hace varias décadas, como los arándanos (*Vaccinium macrocarpon* Ait. y *Vaccinium corymbosus*). En Chile se han registrado dos cultivares de *U. molinae* los cuales están siendo establecidos en cultivos comerciales (López *et al.*, 2018). Las posibilidades de aprovechamiento actual de las poblaciones espontáneas de *U. molinae* en Argentina son bajas debido, por un lado, a la distribución limitada de esas poblaciones. Por otro lado, se trata de una especie casi desconocida en Argentina donde, si bien el nombre “murta” le resulta familiar a muchas personas, en la mayoría de los casos no se lo vincula con una especie nativa de la Patagonia.

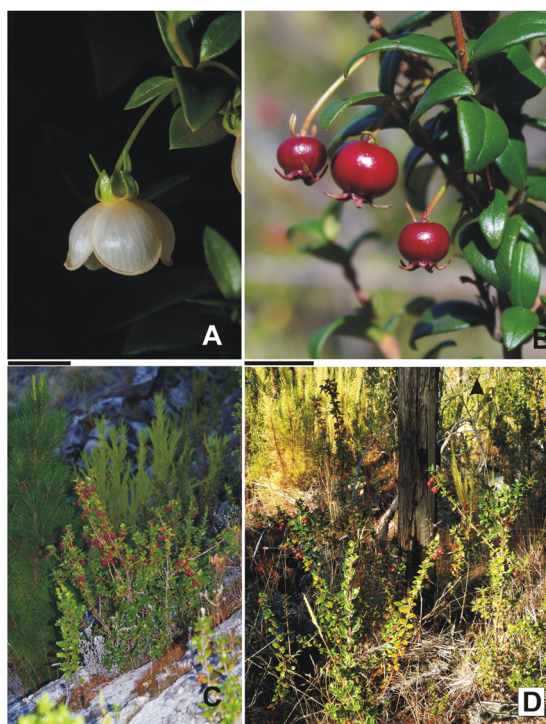


Fig. 2. *Ugni molinae*. **A:** Flor. **B:** frutos. **C:** plantas desarrolladas en sustrato rocoso. **D:** plantas en bosque de ciprés de la cordillera. Escalas= A-B: 1 cm, C-D: 10 cm.

El estudio del desarrollo arquitectural de una especie aporta significativamente a la comprensión de sus reglas endógenas de desarrollo (Barthélémy & Caraglio, 2007). También proporciona elementos de juicio respecto de la sanidad de una planta y de sus crecimientos pasado y futuro. En el campo del cultivo de plantas con fines productivos, el conocimiento arquitectural contribuye en la definición de criterios objetivos para seleccionar ejemplares de una población y reproducirlos con miras a la domesticación. La aplicación de esta perspectiva sobre especies frutales de diversas regiones del mundo ha aportado en la comprensión de las variaciones estructurales de las plantas por efectos genéticos y/o ambientales, y en la predicción de sus respuestas ante cambios climáticos (Sabatier & Barthélémy, 2001; Costes *et al.*, 2006; Fourcaud *et al.*, 2008; Laurie *et al.*, 2008; Jannoyer *et al.*, 2009). Los estudios sobre *U. molinae* realizados en las últimas décadas se han focalizado en la

productividad y mantenimiento de las plantas, la calidad de los frutos y su comercialización (Valdebenito *et al.*, 2003; Águila Chacón, 2008; Scheuermann *et al.*, 2013; López *et al.*, 2018). Las variaciones ontogenéticas en la arquitectura de esta especie, por otro lado, no habían sido abordadas hasta ahora. El presente estudio es una contribución al conocimiento de las características arquitecturales básicas, del desarrollo y la fenología de *U. molinae* para promover su cultivo e introducción en sistemas productivos de frutas finas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material de estudio

Se incluye información sobre *U. molinae* obtenida a partir de varias fuentes. En primer lugar, se evaluaron el tamaño y la germinación de semillas obtenidas a partir de frutos cosechados en el Parque Nacional Lago Puelo (PNLP, Provincia de Chubut) y se evaluó el patrón de ramificación de las plantas derivadas de esas semillas. En segundo lugar, se midió el tamaño de plantas derivadas de estacas obtenidas en poblaciones naturales del PNL P y se analizó la estructura de yemas terminales y axilares de esas plantas. Por último, se tomaron registros morfo-arquitecturales y fenológicos sobre ejemplares de tamaños variados ubicados dentro del área de distribución natural de *U. molinae* en Argentina. De esta manera se abarcaron diferentes fases ontogenéticas de esta especie y se sintetizaron aspectos destacados de su arquitectura en cada etapa de desarrollo.

Semillas, germinación y plántulas

En mayo de 2015 se cosecharon 150 frutos de dos poblaciones naturales de *U. molinae* dentro del PNL P. Se extrajeron las semillas de esos frutos mediante tamizado a través de dos grosores de malla: 500 micrones (con lo cual se separaron la epidermis de la pulpa y las semillas) y 200 micrones (para separar la pulpa de las semillas). Para evaluar la masa de una semilla, las semillas secas fueron reunidas en 13 grupos de 100, los que fueron pesados con una precisión de 0,0001 g. La capacidad de germinación a corto plazo de las semillas se obtuvo a partir de 400 semillas. El mismo día en que las semillas fueron extraídas de los frutos, se las colocó en ocho placas de Petri de vidrio esterilizadas, provistas de

algodón y dos discos de papel de filtro en su interior y humedecidas con agua destilada. Las placas fueron envueltas con papel film y colocadas en estufa a 20°C. Se aportó más agua destilada cada vez que se percibió un descenso marcado en la humedad dentro de cada placa. Cada cuatro días, las placas fueron revisadas bajo microscopio estereoscópico y se retiraron las semillas germinadas (con radícula emergida) o infectadas con hongos (presencia de hifas en la cubierta seminal). Transcurridos 49 días sin que se registraran nuevas germinaciones, se dio por concluido el ensayo y se determinaron los porcentajes de: semillas germinadas, semillas infectadas con hongos, semillas completas no germinadas y semillas incompletas. Se denominó semilla completa a aquella en la cual se diferenció tejido de reserva consistente en su interior luego de practicarle un corte transversal bajo microscopio estereoscópico. Se consideraron semillas incompletas aquellas que carecían de ese tejido de reserva (en general huecas o con contenido fluido). Se obtuvieron los porcentajes de germinación acumulados.

Doscientas plántulas extraídas de las placas de Petri fueron plantadas en macetas individuales de 250 cm³ con sustrato formado por la mezcla de tierra forestal derivada de ceniza volcánica y arena de sedimentos fluviales (50/50). Esas plantas fueron mantenidas en el invernadero de la Sede Andina de la Universidad Nacional de Río Negro, donde fueron regadas por aspersión de forma automática. En noviembre de 2015, 162 de estas plantas fueron trasladadas al Vivero Forestal de Mallín Ahogado (Subsecretaría de Recursos Forestales, Provincia de Río Negro) y trasvasadas a envases de 1 litro con sustrato compuesto por una parte de mantillo de bosque, una parte de compost de materiales vegetales diversos y una parte de tierra negra tamizada. El riego en el vivero se realizó entre una y dos veces por semana por inundación en un sistema de fosas y canales. En abril de 2016 se evaluó el patrón de ramificación de las plántulas mediante el registro de la posición de las ramas derivadas del eje principal en una muestra de 50 plántulas seleccionadas de entre aquellas que no sufrieron daño evidente por efecto de heladas. Debido a que los efectos de las heladas sobre las plántulas fueron más pronunciados en etapas de desarrollo posteriores, no se realizaron evaluaciones cuantitativas posteriores en estas plantas.

Desarrollo de plantas derivadas de esquejes y estructura de yemas

Se obtuvieron esquejes de poblaciones naturales del PNLP en febrero de 2015. Por no disponerse de información previa acerca de las probabilidades de enraizamiento de estacas obtenidas en diferentes posiciones, el muestreo de esquejes fue aleatorio, evitándose sólo aquellos con daño evidente. Los esquejes fueron trasladados en una heladera de campaña a 7°C hasta El Bolsón, donde fueron ubicados en heladera a 5°C hasta su procesamiento, al día siguiente. A partir de esos esquejes, se cortaron estacas compuestas de 3 ó 4 nudos, dejándose en cada estaca un par de hojas verdes en pie. Las estacas fueron dispuestas en bandejas plásticas conteniendo sustrato de tierra forestal, las que fueron ubicadas en ambiente cerrado a 25°C de temperatura promedio y cubiertas con polietileno a fin de conservar la humedad. Se les aportó iluminación por medio de cuatro tubos fluorescentes Grolux (Silvania®) de 1,2 m de longitud. En junio de 2015 se levantaron las estacas; las 64 estacas que desarrollaron raíces (73% del total) fueron colocadas en condiciones similares a las plántulas, y en abril de 2016 fueron trasvasadas a macetas de 3 litros en sustrato similar al utilizado para las plántulas. En mayo de 2018, 52 plantas derivadas de estacas fueron plantadas en canteros asignados a tal fin en la Intendencia del Parque Nacional Lago Puelo, en hileras y con distancia mínima entre plantas de 50 cm.

Al final de los períodos de crecimiento 2014-2015, 2015-2016 y 2018-2019, se midieron la altura y el diámetro basal alcanzados por cada planta derivada de un esqueje. Utilizando un marcador indeleble de punta fina, se señaló una de las dos hojas del nudo más distal desarrollado al final de las estaciones de crecimiento 2014-2015, 2015-2016 y 2018-2019. Este tipo de marcación fue aplicada en una especie emparentada (*Luma apiculata* (DC.) Burret) sin que se evidenciaran efectos perjudiciales significativos sobre la hoja marcada o sobre el eje correspondiente (Puntieri *et al.*, 2018). Por otro lado, esta técnica resulta de gran utilidad en plantas que, como *U. molinae*, mantienen las hojas de un brote en pie hasta después de transcurrido un año desde el alargamiento de ese brote. De esta forma fue posible, por un lado, verificar la periodicidad anual del crecimiento primario y, por otro lado, reconocer indicadores morfológicos de

los límites entre brotes anuales. Conjuntamente con estas observaciones, se tomaron registros de la altura de las plantas, del diámetro basal del tallo y de la presencia de flores y frutos. Entre los años 2015 y 2020, se registraron los tiempos de inicio del crecimiento primario de los ejes, y de las formaciones de flores y frutos de estos ejemplares.

Observaciones a campo

Entre los años 2013 y 2019 se recorrió toda el área de distribución de *U. molinae* en Argentina y se observaron con detalle cientos de ejemplares de esta especie en todas sus fases de desarrollo. Sobre plantas de edad desconocida, se realizaron observaciones sobre los tamaños y la morfología de los brotes anuales según su posición en la planta, se tomaron registros fotográficos de las estructuras aéreas y subterráneas y se elaboraron dibujos semi-esquemáticos representativos de algunas de las estructuras observadas. De esta forma se obtuvo una síntesis de los atributos que, en base a la observación de un número elevado de ejemplares, se pueden considerar característicos de la arquitectura de esta especie. Asimismo, las observaciones de plantas a campo permitieron suplementar la información fenológica obtenida sobre los ejemplares obtenidos a partir de estacas.

Con el objetivo de evaluar cualitativamente la estructura de las yemas de *U. molinae*, se disectaron bajo microscopio estereoscópico (40 x, Leica EZ4) cinco yemas apicales y cinco yemas axilares obtenidas de diferentes plantas desarrolladas en poblaciones naturales entre los meses de mayo y junio. Esta intensidad de muestreo se consideró adecuada para el objetivo mencionado, habida cuenta del bajo nivel de variación intraespecífica en la estructura cualitativa de las yemas que se ha observado en estudios sobre otras especies (Stecconi *et al.*, 2017).

RESULTADOS

Semillas y germinación

El peso promedio por semilla fue de 0,85 mg (error estándar = 0,035 mg). El 38,7% de las 400 semillas extraídas de frutos recolectados a campo germinaron durante el ensayo en laboratorio, en tanto que el 53,5% de esas semillas no germinaron pese a que se las categorizó como semillas

completas. De las semillas restantes el 6% se consideraron semillas incompletas y el 1,8% fueron invadidas por hongos durante el ensayo.

Morfología de hojas, yemas y brotes anuales

La lámina de las hojas de *U. molinae* es discolora, sub-coriácea a coriácea, ovada a elíptico-lanceolada, apiculada, de borde entero, márgenes algo revolutos y base cuneada a obtusa. La lámina mide hasta 50 mm y el peciolo hasta 7 mm de longitud. Una yema apical de *U. molinae* consta de una secuencia lineal de primordios de entrenudos, nudos y nomofilos; estas yemas no presentan hojas modificadas (catafilos) formando la cubierta externa. Los primordios de hojas que componen una yema apical se desarrollan en nomofilos al producirse la brotación, de modo que las yemas apicales de esta especie pueden ser descritas como yemas desnudas (Fig. 3A). El aspecto externo de las yemas apicales es marcadamente variable debido a la dificultad en definir de forma objetiva cuáles son las hojas más distales de un brote y cuáles son los primordios más proximales de la yema apical de ese brote. Las yemas axilares difieren de las yemas apicales por el hecho de que los primordios del nudo proximal de una yema axilar, los profilos, cubren por completo a los restantes primordios de esa yema (Fig. 3B). Los profilos son notablemente más pequeños y consistentes que los nomofilos próximos a ellos, razón por la cual se los puede describir como catafilos, y a las yemas axilares como yemas escamosas.

Una vez finalizado su alargamiento, un brote anual de *U. molinae* está formado, muy a menudo, por una secuencia no ramificada de nudos y entrenudos. El desarrollo de ramas a partir de un brote anual que está en proceso de alargamiento, es decir la *ramificación inmediata*, sólo se ha observado en brotes que superan 15 cm de longitud aproximadamente (Fig. 4A). Las ramas inmediatas derivan de los nudos intermedios de tales brotes y el tamaño de éstas aumenta desde los extremos proximal y distal hacia la porción media del brote portador (ramificación mesótoma; Barthélémy & Caraglio, 2007). Es frecuente que un brote desarrolle una o varias ramas distales cortas en verano, luego de su pico principal de crecimiento pero antes del reposo de otoño-invierno; esta ramificación puede ser descripta

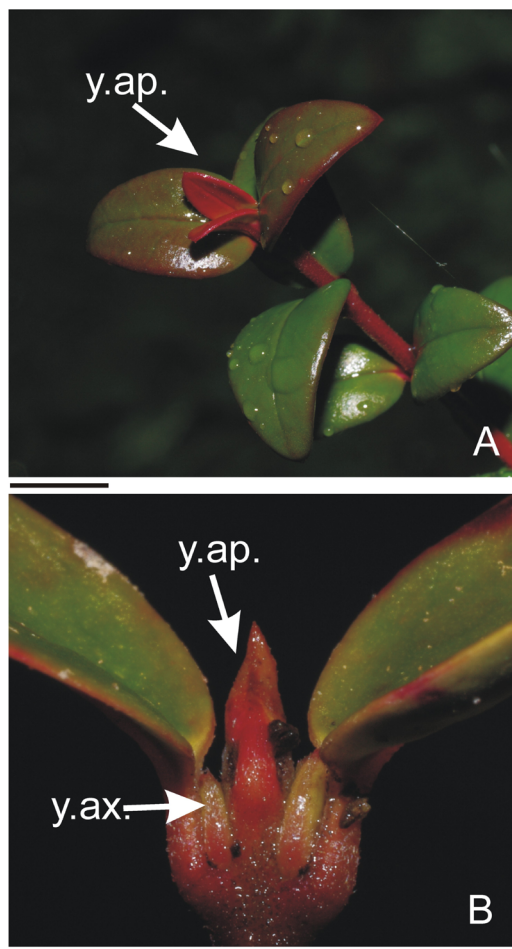


Fig. 3. Yemas de *Ugni molinae*. Extremos distales de brotes en invierno. Abreviaturas= y.ap.: yema apical; y.ax.: yema axilar. Escalas= A: 1 cm, B: 5 mm.

como *ramificación diferida en menos de un año* (Fig. 4B). Transcurrido el período otoño-invierno luego del alargamiento de un brote anual, éste puede emitir una o varias ramas a partir de nudos distales, es decir, *ramificación diferida en un año*. Los brotes anuales más cortos pueden no ramificarse, desarrollar flores a partir de algunos de sus nudos basales (Fig. 4C), o desarrollar una sola rama distal diferida en un año, la que constituye un relevo del eje portador luego de la muerte del meristema apical. Un brote anual puede desarrollar ramas luego de transcurridos dos o más años desde su alargamiento, tratándose de

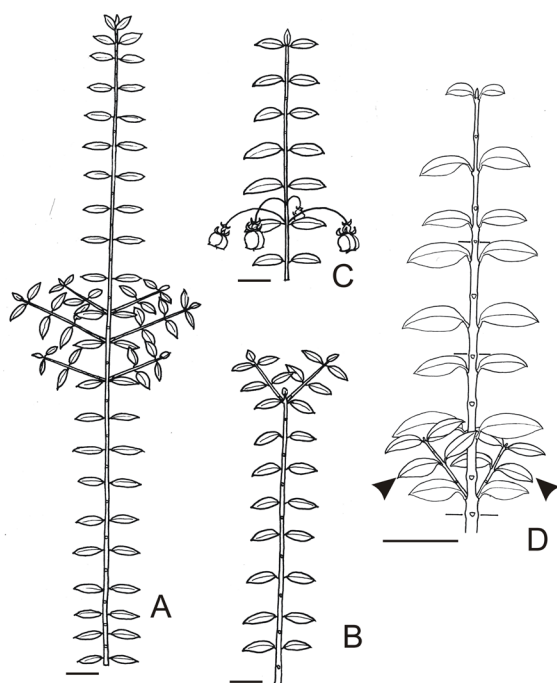


Fig. 4. Brotes anuales de *Ugni molinae*. **A:** brote con ramificación inmediata y mesótota. **B:** brote con ramificación diferida en menos de un año. **C:** brote que desarrolló flores durante su alargamiento. **D:** brote de tres años con ramificación diferida en más de un año (flechas); las líneas horizontales indican límites entre dos brotes anuales sucesivos. Sólo se han ilustrado las hojas de dos ortósticos de cada brote. Escalas= 2 cm.

ramificación diferida en más de un año (Fig. 4D). Las marcaciones de hojas permitieron verificar que el despliegue de hojas en *U. molinae* se interrumpe en el período otoño-invierno.

En la tabla 1 se resumen los datos de longitud del brote anual principal y del diámetro basal del tallo en tres estaciones de crecimiento para las plantas de *U. molinae* derivadas de estacas.

Límites inter-anales

El crecimiento primario de todos los brotes anuales de *U. molinae* se inicia con el desarrollo de por lo menos un entrenudo mucho más corto que los entrenudos precedentes y subsiguientes (Fig. 5A). Por lo general, las dos hojas asociadas a ese entrenudo corto son más pequeñas y ovadas que las hojas siguientes del mismo brote. Al desprenderse

Tabla 1. Longitud del brote anual principal y diámetro basal del tallo de plantas de *Ugni molinae* en los años de desarrollo 1 (2015), 2 (2016) y 4 (2018) desde su enraizamiento a partir de estacas. Abreviaturas= Prom.: Promedio; CV: coeficiente de variación; N: número de ejemplares evaluados.

	Año	Prom. (mm)	CV (%)	N
Longitud	2015	68,2	66	64
	2016	220,7	48	64
	2018	467,2	32	52
Diámetro	2015	1,7	33	64
	2016	2,2	28	64
	2018	5,5	38	52

una hoja del tallo se visualiza una cicatriz de forma aproximadamente semicircular en la superficie de éste; el tamaño de esa cicatriz es proporcional al tamaño de la hoja que se desprendió. En el caso de los límites entre dos brotes anuales sucesivos separados por una yema apical, pueden presentarse dos o tres entrenudos cortos asociados a hojas relativamente pequeñas. Se han observado hojas muy pequeñas en nudos intermedios de brotes anuales pero asociadas a entrenudos largos (probablemente relacionado con mermas en la tasa de alargamiento de los brotes anuales).

El color y la textura de la superficie del tallo suelen ser útiles en la identificación del límite entre dos brotes anuales sucesivos, ya que la epidermis del tallo de un brote anual se resquebraja y comienza a ser reemplazada por la peridermis al inicio de la estación de crecimiento subsiguiente a aquella en la que ocurrió el alargamiento de ese brote. Esto permite diferenciar a los brotes anuales más añosos (con epidermis discontinua) de los más jóvenes (con epidermis continua; Fig. 5B).

La presencia de ramas es otro indicador del límite entre dos brotes anuales. Las ramas más persistentes formadas por un brote anual suelen estar inmediatamente por debajo de los límites entre brotes sucesivos y forman parte de la ramificación diferida en un año (Fig. 5A). No obstante, en el caso de brotes vigorosos debe tenerse presente que pueden formarse, como se señaló más arriba, ramas inmediatas a partir de nudos intermedios. Por otro lado, cuando se trata de un eje de bajo

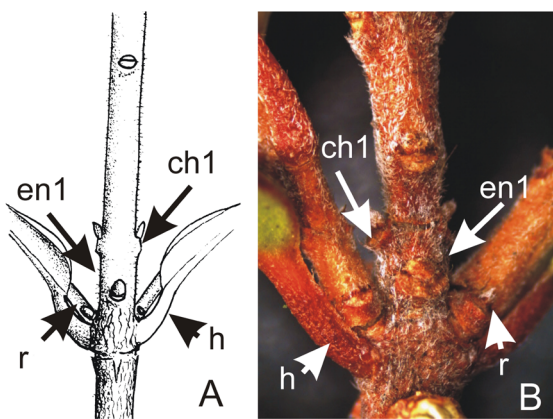


Fig. 5. Límites entre brotes anuales en *Ugni molinae*. **A:** Esquema de una porción de eje con un límite entre dos brotes anuales sucesivos (algunas hojas no se ilustraron para mejorar la visualización del límite). Se evidencia el inicio del desprendimiento del súber en la porción distal del brote más viejo. **B:** Fotografía del límite entre dos brotes anuales. Abreviaturas= ch1: cicatriz de una de las hojas del primer nudo del brote anual más reciente; en1: primer entrenudo del brote anual más reciente; h: hoja del penúltimo nudo del brote anual más viejo; r: rama del penúltimo nudo del brote anual más viejo. Escalas= 3 mm.

crecimiento, es común encontrar secuencias de brotes anuales desprovistos totalmente de ramas, invalidando el criterio de la presencia de ramas para la identificación del límite entre dos brotes.

Transcurridos dos o tres años desde el alargamiento de un brote anual, el súber tiende a desprenderse espontáneamente, con lo cual se pierden las cicatrices dejadas por las hojas y se dificulta la identificación de los límites entre brotes anuales.

Arquitectura y tipos de ejes en relación con las fases ontogénicas

Las plantas de *U. molinae* de entre uno y tres años desde la germinación se caracterizan por tener una arquitectura claramente jerárquica (Fig. 6A). Se diferencian tres categorías de ejes: tronco, ramas principales y ramas secundarias. El tronco es vertical y sus hojas se disponen de forma decusada. Las ramas principales derivan del tercio basal del tronco, se disponen de forma horizontal o con su extremo

distal curvado hacia arriba, y sus hojas tienden a disponerse en un plano por curvatura de los pecíolos. Las ramas secundarias son ejes cortos derivados del tronco o de una rama principal y pueden disponerse de forma horizontal o curvadas hacia la vertical. Dentro de los primeros cuatro años desde la germinación, las plantas de *U. molinae* pasan a la fase adulta, definida por el inicio de la producción de flores (ver detalles en la próxima sección). En esta fase de desarrollo se producen cambios estructurales significativos en las plantas de *U. molinae*, que se describen en los siguientes párrafos.

El primero de estos cambios reside en la generación de una arquitectura menos jerárquica que en la fase anterior, lo que se relaciona con la disminución drástica en el tamaño de los brotes anuales del tronco. A juzgar por su tamaño y su orientación, las ramas de posición distal sobre los brotes anuales del tronco compiten por la dominancia con el brote que continúa la línea de alargamiento del tronco (Fig. 6B). En esta instancia, es frecuente la abscisión espontánea del ápice del brote más distal del eje más alto, en tanto que las ramas derivadas de la porción distal de ese eje tienden a crecer de forma casi vertical (Fig. 6C). También se observan casos en los cuales el eje principal entra en dormancia mientras desarrolla ramas distales codominantes; el eje principal puede brotar semanas o meses después. La consecuencia más evidente de este cambio es la formación de un sistema de ramificación aérea cada vez menos jerárquico. En esta fase de desarrollo, todas las ramas, ya sean cortas o largas, muestran una clara tendencia al desarrollo vertical. La observación externa muchas veces no permite visualizar que un eje vertical está compuesto de una sucesión de ramas-relevo (ramificación pseudomonopodial; Barthélémy & Caraglio, 2007); esto puede verificarse a partir de la realización de un corte longitudinal y de la observación de la trayectoria de la médula del tallo (Fig. 6D). La distinción entre las ramas principales y las ramas cortas, evidente en las plantas juveniles, se va volviendo menos definida a medida que avanza el desarrollo de la planta.

El segundo cambio significativo en la arquitectura de las plantas adultas reside en la formación de una nueva categoría de ejes. Se trata de rizomas derivados de la base del tronco cerca de la superficie del suelo pero por debajo de la misma, siguiendo un recorrido horizontal de longitud variable (de entre 5 y 30 cm; Fig. 7A). En su extremo distal estos

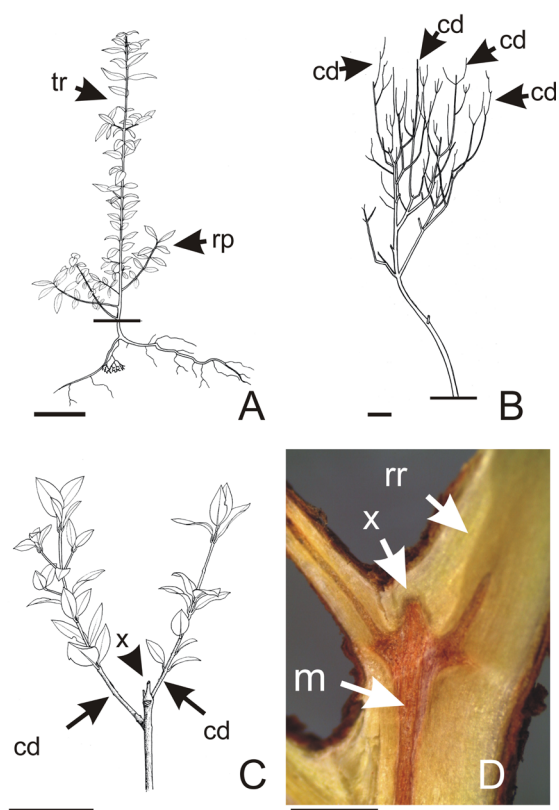


Fig. 6. Arquitectura de *Ugni molinae*. **A:** Ilustración de un ejemplar juvenil al finalizar el segundo período de crecimiento desde la germinación. La línea horizontal marca el nivel del suelo. **B:** Ilustración de la porción aérea de un ejemplar en fase de desarrollo avanzada (no se ilustraron las hojas para mejorar la visualización de la estructura del tallo). **C:** Detalle del extremo distal de B. **D:** Fotografía del extremo distal de un tallo cortado longitudinalmente en el que se evidencia el origen axilar de la continuación de un eje. Abreviaturas= cd: ramas codominantes; m: médula; rp: rama principal; rr: rama relevo; tr: tronco; x: ápice seco del brote portador. Escalas= A-C: 5 cm; D: 5 mm.

ejes se enderezan y pasan a tener desarrollo aéreo, reiterando la arquitectura jerárquica de las plantas juveniles (es decir, con un eje principal vertical y ejes laterales horizontales). También se pueden formar ramas verticales con iguales características a partir de las porciones horizontales de un rizoma (Fig. 7B).

La fase adulta de *U. molinae* es seguida de una fase en la cual se producen muertes parciales en

la porción distal de la copa y, simultáneamente, el inicio de brotes verticales a partir de la base del tallo (subterránea o aérea); algunos de estos brotes se asemejan, por su vigor, a brotes de plantas juveniles, por lo que se los puede calificar como reiteraciones totales (Barthélémy & Caraglio, 2007). Estas reiteraciones pueden incluir brotes anuales que, hasta donde se ha podido observar, pueden alcanzar 50 cm de longitud y crecen entre los ejes más añosos, algunos de ellos secos. Como resultado, aumenta la densidad de ramas de la planta.

Desarrollo de flores

Las flores en *U. molinae* se pueden desarrollar en brotes de diferentes tamaños y ubicación en la planta. Son solitarias: se forma una flor en la axila de cada hoja. Siendo que la filotaxis en esta especie es mayoritariamente opuesta, se producen, como máximo, dos flores por nudo (Fig. 4C). En la mayoría de los brotes floríferos, las flores se desarrollan a partir de nudos proximales, pero también puede haber nudos floríferos en posiciones intermedias a distales (ver más abajo en la sección *Fenología*). Los brotes floríferos son variables en longitud y número de nudos. Dado que en los brotes cortos los nudos se encuentran muy próximos entre sí, sus flores y frutos parecieran disponerse en inflorescencias plurifloras. Es común observar varias ramas cortas floríferas derivadas de un mismo brote largo vertical o inclinado (Fig. 8).

Fenología

Tanto en las plantas de *U. molinae* desarrolladas dentro de su área de distribución natural en Argentina, como en aquellas establecidas fuera de esa área a lo largo de este estudio, el período de alargamiento de los brotes se inició en el mes de octubre. A fines de ese mes se diferencian claramente las primeras hojas de los brotes nuevos, así como las primeras yemas florales derivadas de esos brotes. El alargamiento de los brotes puede abarcar sólo un mes o extenderse hasta fines del verano (datos de los autores no publicados). Las flores derivadas de los nudos proximales de los brotes anuales alcanzan la antesis en diciembre. Los brotes de mayor tamaño pueden continuar produciendo flores a partir de nudos más distales, de modo que el período de floración de una planta de *U. molinae* puede extenderse hasta enero-febrero. Los frutos alcanzan la madurez entre febrero y abril.

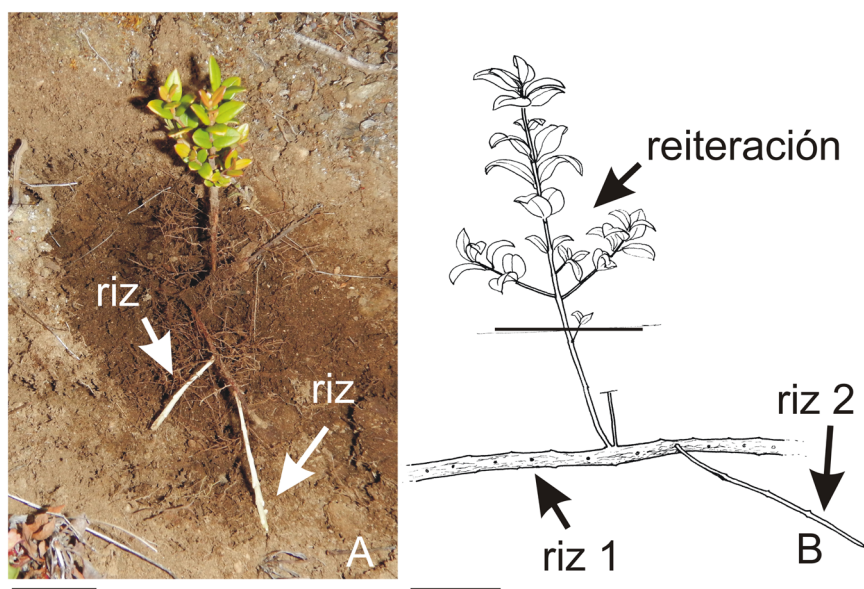


Fig. 7. Rizomas en *Ugni molinae*. **A:** Fotografía de la porción basal de una planta cuyos rizomas han sido desenterrados. **B:** Ilustración de una porción de rizoma del cual han derivado dos sistemas de ejes aéreos (uno de ellos cortado) con estructura jerárquica (reiteración); la línea horizontal marca el nivel de la superficie del suelo. Abreviaturas= riz 1: rizoma de primer orden; riz 2: rizoma de segundo orden. Escalas= 5 cm.



Fig. 8. Brotes reproductivos en *Ugni molinae*. **A:** Extremo de un eje largo con un brote distal reproductivo. Las flechas señalan entrenudos cortos correspondientes a límites entre brotes anuales sucesivos. **B:** Extremo de un eje largo con varias ramas cortas portadoras de frutos. Escalas= 2 cm.

DISCUSIÓN

Desarrollo y arquitectura de U. molinae

En el presente estudio se verifica que el crecimiento primario de *U. molinae* sigue un patrón estacional o, por lo menos, que la expansión de sus hojas se detiene en el período otoño-invierno. Un brote puede alargarse entre 1 cm y 58 cm en un período primavera-verano. Dado que sus yemas apicales son desnudas, la observación de un brote en un instante no permite determinar si el brote en cuestión se encuentra en proceso de alargamiento o en reposo. Las detenciones del alargamiento se pueden visualizar a partir de marcadores morfológicos de los límites entre los brotes anuales más distales de los ejes; los marcadores más evidentes son la presencia de uno o varios entrenudos cortos y, asociados a éstos, hojas pequeñas. También aportan en este sentido el cambio de textura entre la epidermis caulinar y el súber y la presencia de ramas derivadas de un nudo cercano y proximal respecto de un límite. Tanto las variaciones en el tamaño de los brotes anuales como los marcadores morfológicos de los límites entre brotes anuales se asemejan a los registrados para *L. apiculata* (Puntieri *et al.*, 2018). Los marcadores de límites en *U. molinae* pierden efectividad a medida que se desprende el súber, lo que se inicia luego de dos a cuatro años de producido el alargamiento de un brote anual. Es decir que la identificación de brotes anuales mediante observación morfológica se torna imprecisa en pocos años.

No se dispone de información detallada acerca de los atributos arquitecturales de las plantas de la familia Myrtaceae, pero se pueden comparar parte de los resultados del presente estudio con datos registrados para otras dos especies patagónicas: *Myrceugenia exsucca* (DC.) Berg. (patagua o pitra) y, en especial, *L. apiculata*. Las tres especies comparten la presencia de yemas apicales desnudas y de yemas axilares escamosas, y presentan los mismos indicadores morfológicos de los límites entre brotes anuales sucesivos (Sosa, 2019; este estudio). Los tipos de ramificación que se expresan en *U. molinae* se asemejan a los observados en *L. apiculata*. Un tipo de ramificación presente en ambas especies y que merece destacarse por su baja frecuencia en otras plantas, es aquella por la cual se producen una o dos ramas distales al tiempo que el

ápice del brote portador de esas ramas se encuentra en reposo. En tales casos el ápice del brote portador retoma su crecimiento con posterioridad, habiendo perdido la dominancia como continuador del desarrollo longitudinal del eje correspondiente (Puntieri *et al.*, 2018).

Las muertes apicales que se observan en brotes de *U. molinae*, *L. apiculata* y *M. exsucca* suelen involucrar no sólo a la yema apical sino también a varios nudos y entrenudos por debajo de la yema apical. Esto sugiere que esas muertes apicales podrían responder a factores exógenos en lugar de producirse de forma espontánea, como ocurre en otras especies con muertes apicales frecuentes (Puntieri *et al.*, 2018; Sosa, 2019). Esta idea podría sustentarse, además, en el hecho de que las poblaciones de *U. molinae* y de otras especies de Argentina que fueron evaluadas en este aspecto corresponden a sitios marginales dentro de sus distribuciones. Tanto *U. molinae* como *L. apiculata* y *M. exsucca* habitan principalmente en proximidades de cuerpos de agua (Weinberger, 1978; Movia & Rotman, 1988). Los ejemplares ocasionales que se encuentran alejados de éstos (como los de *L. apiculata* cultivados como ornamentales en zonas urbanas), suelen mostrar signos de deterioro tales como muertes parciales de copa y muertes de hojas jóvenes, atribuibles a falta de humedad ambiente y/o a temperaturas extremas. La provisión de riego y la moderación térmica durante todo el año deberán ser tomadas en cuenta para incorporar a *U. molinae* en sistemas productivos fuera de su área de distribución natural.

Algunas de las características de *U. molinae*, como la presencia de yemas apicales desnudas, y su distribución en zonas con baja frecuencia de heladas (Weinberger, 1978) podrían vincularse con el origen de la familia Myrtaceae en zonas tropicales y subtropicales (Aizén & Ezcurra, 1998). Las especies de esta familia que habitan en la Patagonia probablemente formen parte de linajes más diversificados en zonas cálido-templadas de Sudamérica (Sytsma *et al.*, 2004). Tal como ocurrió en otras familias de plantas, los linajes de Mirtáceas que sobrevivieron en la región templado-fría de la Patagonia quedaron aislados de los linajes de regiones boscosas más cálidas a medida que se formó la diagonal árida que actualmente separa ambas regiones (Aizén & Ezcurra, 1988).

Crecimiento y floración de U. molinae

La mayoría de las flores de *U. molinae* se desarrollan axilarmente a partir de los nudos más proximales de brotes en proceso de alargamiento, de manera que la floración está fuertemente ligada a la brotación de primavera de los ejes de esta especie. Dentro del área de distribución de *U. molinae* en Argentina y en las zonas aledañas donde se la ha cultivado, tanto la brotación como la floración se inician en primavera. La mayoría de los brotes de las plantas analizadas concluyen su producción de hojas y flores al inicio del verano, aunque los brotes de mayor longitud continúan desarrollando hojas hasta el mes de marzo. En brotes largos de esta especie, como en *L. apiculata* (Puntieri *et al.*, 2018), puede continuar la producción de flores a partir de nudos de posiciones intermedia o distal. De modo que en aquellos individuos que hayan desarrollado brotes largos es posible observar la presencia simultánea de flores y frutos (estos últimos derivados de las flores formadas durante la brotación de primavera).

Ugni molinae en sistemas productivos

Ugni molinae presenta atributos de desarrollo que la hacen apta para su cultivo con fines productivos por lo menos en zonas cercanas a su área de distribución natural, y quizás también en otras zonas productoras de fruta fina con temperaturas más moderadas. Su capacidad de floración dentro de un período relativamente corto desde la germinación (4 años en promedio) constituye un atributo deseable en una especie que se pretende cultivar para la producción de frutos. Además, éstos se desarrollan naturalmente entre 5 y 150 cm sobre el suelo en los ejemplares de mayor tamaño que se observaron, con lo cual su recolección es relativamente sencilla. Más aún, la maduración de los frutos de *U. molinae* se produce a principios del otoño (entre marzo y abril), un período en el cual la gran mayoría de las demás frutas finas de la Patagonia andina ya han sido cosechadas, de manera que se podría disponer de mano de obra para la cosecha de *U. molinae*. La introducción de esta especie en sistemas productivos y su mejoramiento a partir de la selección de variedades y/o de la generación de cultivares son favorecidos por las formas variadas de multiplicación que pueden aplicarse, incluyendo el enraizamiento de callos derivados de explantos de tallos y hojas, la

formación de estacas a partir de ramas, y el corte de rizomas (Rodríguez Beraud *et al.*, 2014). Se ha mencionado la capacidad de *U. molinae* de producir yemas radicales (Valdebenito *et al.*, 2003), pero no hemos podido confirmar esta afirmación, ya que los brotes subterráneos que desenterramos siempre procedieron de rizomas. El desarrollo de rizomas permite que *U. molinae* ocupe espacios circundantes al de establecimiento y posibilita la regeneración de poblaciones afectadas por fuego (observación de los autores); no obstante, esta vía de multiplicación sería fácilmente controlable en sistemas productivos ya que los rizomas parecen desarrollarse a poca profundidad y recorrer el suelo horizontalmente. La remoción de ejes subterráneos forma parte de la poda anual tendiente a mejorar la producción de frutos de *U. molinae* en los cultivos que se realizan en Chile. Se necesitan más estudios que permitan determinar el grado de dispersión subterránea de esta especie.

La producción de plantas de *U. molinae* a partir de semillas puede realizarse inmediatamente luego de la recolección de frutos, sin pre-tratamiento previo. No obstante, tal como se registró en un estudio previo en esta y otras especies de Myrtaceae de Patagonia, un porcentaje significativo de las semillas no germinan dentro de un período de un mes de incubación (Figueroa *et al.*, 1996). Si bien el porcentaje de semillas recalcitrantes reportado aquí fue menor al 40%, el hecho de que cada fruto de *U. molinae* contenga numerosas semillas (Movia & Rotman, 1988) determina que la producción de plántulas no sea un factor limitante para la reproducción de esta especie en condiciones controladas. Deberían investigarse los requerimientos para romper la dormancia de las semillas no recalcitrantes de esta especie.

Ugni molinae es bien conocida en el centro-sur de Chile, donde la recolección de sus frutos forma parte de actividades rurales tradicionales (Águila Chacón & Nahuelhual Muñoz, 2008), y donde se la cultiva gracias a los conocimientos científicos adquiridos en las últimas décadas (Seguel *et al.*, 2000) y a su demanda internacional (Valdebenito *et al.*, 2003). Las posibilidades productivas de esta especie en Argentina deben ser analizadas, ya que en este país podrían existir limitaciones climáticas, como ser la falta de humedad en verano y la ocurrencia de temperaturas más bajas que en Chile (CONAMA, 2008). Por otro lado, las diferentes

presiones de selección a las que estaría sometida esta especie a ambos lados de los Andes podrían haber conducido a diferencias genéticas entre las poblaciones chilenas y argentinas que merecerían ser evaluadas. Esto último ya ha sido demostrado para otras especies leñosas presentes en ambos países (Premoli *et al.*, 2002; Escobar *et al.*, 2006).

CONCLUSIONES

El desarrollo arquitectural de *U. molinae* se caracteriza por la formación de brotes anuales de desarrollo estacional y con varias posibilidades de ramificación (inmediata, diferida en menos de un año, diferida en un año o diferida en más de un año). Sus brotes anuales pueden identificarse a partir de la presencia de un entrenudo corto y de hojas pequeñas asociadas al mismo. La pérdida de jerarquía entre ejes aéreos y el inicio de la fase florífera se producen tempranamente en esta especie (dos o tres años desde la germinación). *Ugni molinae* desarrolla rizomas a baja profundidad a partir de nudos basales del tronco o de rizomas preexistentes; de los rizomas derivan sistemas ramificados aéreos (reiteraciones totales). El período de floración de *U. molinae* se vincula directamente al período de crecimiento vegetativo y puede abarcar sólo la primavera tardía o tanto la primavera como el verano; los frutos maduran entre la segunda mitad del verano y el otoño. La multiplicación de *U. molinae* procedente de Argentina es relativamente sencilla tanto a partir de estacas como de semillas.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

BSG realizó los ensayos de germinación. BSG, MLC y ST estuvieron a cargo de los muestreos de frutos, de las mediciones periódicas del crecimiento y del mantenimiento de las plantas en etapas iniciales del desarrollo. SS realizó el mantenimiento de las plantas y evaluó su desarrollo en la segunda mitad del período de crecimiento. FN, NM, SN, EEM y JJO realizaron muestreos y observaciones a campo. EEM diagramó el diseño de establecimiento de las plantas en el Parque Nacional Lago Puelo. JGP dirigió el estudio, participó en los muestreos y realizó los registros de datos arquitecturales. Todos los autores contribuyeron en la redacción y corrección del texto.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Intendencia y al personal del Parque Nacional Lago Puelo por autorizar los muestreos dentro del área de la reserva y el establecimiento y mantenimiento de las plantas de *U. molinae* en los canteros de la Intendencia del PNLP. Este estudio está financiado por la Universidad Nacional de Río Negro, Sede Andina (proyecto de investigación 40-B-663).

BIBLIOGRAFÍA

- AGOSIN, M., & C. BRAVO-ORTEGA. 2009. The emergence of new successful export activities in Latin America: the case of Chile. *Research Network Working Paper N°-552*.
<https://doi.org/10.2139/ssrn.1807608>
- ÁGUILA CHACÓN, C. 2008. *Evaluación económica comparativa del cultivo comercial de murtilla (Ugni molinae Turcz.), respecto del rubro central de la Agricultura Familiar Campesina (AFC) de la costa norte de Valdivia*. Tesis Lic. Agronomía. Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- ÁGUILA CHACÓN, C. & L. NAHUELHUAL MUÑOZ. 2008. Cultivo de murtilla (*Ugni molinae* Turcz.) como alternativa de diversificación productiva para la agricultura familiar campesina de la Cordillera de la Costa. *Agro Sur* 36: 158-167.
<https://doi.org/10.4206/agrosur.2008.v36n3-05>
- AIZÉN, M. & C. EZCURRA. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the Woody flora of the temperate Forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecol. Austral* 8: 217-236.
- ALONSO, J.R. 2012. Maqui (*Aristotelia chilensis*): un nutracéutico chileno de relevancia medicinal. *Rev. Farmacol. Chile* 5: 95
- ARANCIBIA-RADICH, J., R. GONZÁLEZ-BLÁZQUEZ, M. ALCALÁ, M. MARTÍN-RAMOS, M. VIANA, S. ARRIBAS, C. DELPORTE, M. FERNÁNDEZ-ALFONSO, B. SOMOZA & M. GIL-ORTEGA. 2019. Beneficial effects of murtilla extract and madecassic acid on insulin sensitivity and endothelial function in a model of diet-induced obesity. *Sci. Rep.* 9: 599.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-36555-1>
- AUGUSTO, T.R., E.S. SCHEUERMANN SALINAS, S.M. ALENCAR, M.A. D'ARCE, A. COSTA

- DE CAMARGO & T.A. VIEIRA. 2014. Phenolic compounds and antioxidant activity of hydroalcoholic extracts of wild and cultivated murtila (*Ugni molinae* Turcz.). *Food Sci. Technol.* 34: 667-673. <https://doi.org/10.1590/1678-457X.6393>
- BARTHÉLÉMY D. & Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99: 375-407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- CONAMA. 2008. *Biodiversidad de Chile, Patrimonio y Desafíos*, Ocho Libros Editores, Santiago de Chile.
- COSTES, E., P.-E. LAURI & J.L. REGNARD. 2006. Analyzing fruit tree architecture: implications for tree management and fruit production. *Hort. Rev.* 32: 1-61. <https://doi.org/10.1002/9780470767986.ch1>
- DAMASCOS, M.A. & G.G. GALLOPIN. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L.=*Rosa eglanteria* L.): riesgo de invasión y efectos en las comunidades de la región andinopatagónica de Argentina. *Revista Chilena Hist. Nat.* 65: 395-407.
- DAMASCOS, M.A. 2011. *Arbustos Silvestres con frutos carnosos de Patagonia*. Fondo Editorial Rionegrino, Viedma.
- DELPORTE, C., N. BACKHOUSE, V. INOSTROZA, M.C. AGUIRRE, N. PEREDO, X. SILVA, R. NEGRETE & H.F. MIRANDA. 2007. Analgesic activity of *Ugni molinae* (murtila) in mice models of acute pain. *J. Ethnopharmacol.* 30: 162-165. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2007.02.018>
- DE MICHELLIS, A. 2011. *La agroindustria regional de la fruta fina*. Caso de la Comarca Andina del Paralelo 42. Comunicación técnica. Agencia de Extensión Rural El Bolsón. no. 70. EEA Bariloche. San Carlos de Bariloche. Argentina.
- DE MÖSBACH, E.W. 1992. *Botánica Indígena de Chile*. Editorial Andrés Bello, Chile.
- ESCOBAR, B, C. DONOSO, C. SOUTO, M. ALBERDI & A. ZÚÑIGA. 2006. *Embothrium coccineum* J.R. et G. Forster; Notro, Notru, Ciruelillo, Treumén, Fosforito. Familia Proteaceae. En: DONOSO, C. (ed.), *Las especies arbóreas de los Bosques templados de Chile y Argentina*. *Autoecología*, pp. 233-245. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia.
- FIGUEROA, J., J.J. ARMESTO & J.F. HERNANDEZ. Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile. *Revista Chilena Hist. Nat.* 69: 243-251.
- FOURCAUD, T., X. ZHANG, A. STOKES, H. LAMBERS & C. KÖRNER. 2008. Plant growth modelling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models. *Ann. Bot.* 101: 1053-1063. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn050>
- GIORDANI, E., M. MÜLLER, F. GAMBINERI, D. PAFFETTI, M. ARENA & S. RADICE. 2017. Genetic and morphological analysis of *Berberis microphylla* G. Forst. accessions in southern Tierra del Fuego. *Pl. Biosyst.* 151: 715-728. <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2016.1211194>.
- GUÉDON, Y., J.G. PUNTIERI, S.A. SABATIER & D. BARTHÉLÉMY. 2006. Relative extents of preformation and neof ormation in tree shoots: analysis by a deconvolution method. *Ann. Bot.* 98: 835-844. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl164>
- INVENIRE MARKET INTELLIGENCE. 2008. *Berries in the World. Introduction to the international markets of berries*. Angelniemi, Finland.
- JANNOYER, M., L. URBAN, M. LÉCHAUDEL, F. NORMAND, P.-E. LAURI, S. JAFFUEL, P. LU, J. JOAS & M.-N. DUCAMP. 2009. An integrated approach for mango production and quality management. *Acta Hort.* 820: 239-244. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.820.26>
- JUNQUEIRA-GONCALVES, M. P., L. YANEZ, C. MORALES, M. NAVARRO, R. CONTRERAS & G.E. ZUNIGA. 2015. Isolation and characterization of phenolic compounds and anthocyanins from murta (*Ugni molinae* Turcz.) fruits. Assessment of antioxidant and antibacterial activity. *Molecules* 20: 5698-5713. <https://doi.org/10.3390/molecules20045698>
- LANDRUM, L.R. 1988. The myrtle family (Myrtaceae) in Chile. *Calif. Acad. Sci.* 45: 277-317.
- LAURI, P.-E., G. BOURDEL, C. TROTTIER & H. COCHARD. 2008. Apple shoot architecture: evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. *New Phytol.* 178: 798-807. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02416.x>
- LÓPEZ, J., A. VEGA-GÁLVEZ, A. RODRÍGUEZ, E. URIBE & C. BILBAO-SAINZ. 2018. Murta (*Ugni molinae* Turcz.): a review on chemical composition, functional components and biological activities of leaves and fruits. *Chilean J. Agric. Anim. Sci.* 34: 1-14. <https://doi.org/10.4067/S0719-38902018005000205>

- MORENO-CHACÓN, M., D. MARDONES, N. VIVEROS, K. MADRIAZA, F. CARRASCO-URRA, A. MARTICORENA, C. BAEZA, R. RODRÍGUEZ & A. SALDAÑA. 2018. Flora vascular de un remanente de bosque esclerófilo mediterráneo costero: Estación de Biología Terrestre de Hualpén, Región del Biobío, Chile. *Gayana Botanica* 75: 466-481.
<https://doi.org/10.4067/S0717-66432018000100466>
- MOVIA, C. & A. ROTMAN. 1988. Myrtaceae. En: CORREA, M. (Ed.), *Flora Patagónica*, Parte V Dicotyledones dialipétalas (Oxalidaceae a Cornaceae). Colección Científica INTA, Buenos Aires, pp. 253-266.
- MUÑOZ, M., D. AEDO & J. SAN MARTÍN. 2015. Antecedentes sobre la recolección y comercialización de productos forestales no madereros (PFNM), en localidades rurales de la región del Maule, Chile central. *Bosque* 36: 121-125.
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000100013>
- OCHOA, J.J., E.L.N. MONCUNILL, J.G. PUNTIERI, B.S. GUENULEO, S.E. STEFE, M.L. CARDOZO, F. NERANZI BARRIGA, E.E. MARTINEZ, S. TORREGO & S. NAON. 2019. Saberes locales y frutos comestibles de plantas nativas en la Comarca Andina del Paralelo 42° (Patagonia, Argentina). *Ethnoscintia* 4: 1-9.
<https://doi.org/10.22276/ethnoscintia.v4i1.247>
- PREMOLI, A.C., C.P. SOUTO, A.E. ROVERE, T.R. ALLNUT & A.C. NEWTON. 2002. Patterns of isozyme variation as indicators of biogeographic history in *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin. *Diversity & Distrib.* 8: 57-66.
<https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2002.00128.x>
- PUNTIERI, J.G., C. TORRES, A.N. MAGNIN, M. STECCONI & J.E. GROSFELD. 2018. Structural differentiation among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). *Flora* 249: 86-96.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.005>
- RODRÍGUEZ BERAUD, M.M., M.I. LATSAGUE VIDAL, M.A. CHACÓN FUENTES & P.K. ASTORGA BREVIS. 2014. Inducción *in vitro* de callogénesis y organogénesis indirecta a partir de explantes de cotiledón, hipocótilo y hoja en *Ugni molinae*. *Bosque* 35: 115-122.
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002014000100011>
- SCHEUERMANN, E., M. IHL, L. BERAUD, A. QUIROZ, S. SALVO, S. ALFARO, R.O. BUSTOS & I. SEGUEL. 2013. Effects of packaging and preservation treatments on the shelf life of murtila fruit (*Ugni molinae* Turcz.) in cold storage. *Packaging Technol. Sci.* 27: 241-248.
<https://doi.org/10.1002/pts.2014>
- SEIBERT, P. 1982. *Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra*. Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires.
- SEGUEL, I., E. PEÑALOSA, N. GAETE, A. MONTENEGRO, & A. TORRES. 2000. Colecta y caracterización molecular de germoplasma de murta (*Ugni molinae* Turcz.) en Chile. *Revista Agro Sur* 28: 32-41.
<https://doi.org/10.4206/agrosur.2000.v28n2-05>
- SEGUEL, I., L. TORRALBO, E. PEÑALOZA, E. SCHEUERMANN, A. MONTENEGRO, A. FRANCE, K. SHUNG, J. SAN MARTÍN & N. ESPINOSA. 2009. Murtila parte 1: La gran promesa de la fruticultura chilena. *Tierra Adentro* 87: 49-51.
- SOSA, C.M. 2019. *Aspectos básicos del crecimiento y la morfo-arquitectura de especies arbóreas de la Selva Valdiviana*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- SOUZA, M.S., J.G. PUNTIERI, D. BARTHÉLÉMY & C. BRION. 2000. Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Ann. Bot.* 85: 547-555. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1097>
- STECCONI, M., L. QUEVEDO, A.N. MAGNIN, C. TORRES, K. LEDIUK, M. SVRIZ, J.E. GROSFELD & J.G. PUNTIERI. 2017. Desarrollo de especies leñosas nativas y exóticas en cipresales patagónicos. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 52: 507-522.
<http://dx.doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n3.18030>
- SUWALSKY, M., P. ORELLANA, M. AVELLO, F. VILLENA, S.P. SOTOMAYOR. 2006. Human erythrocytes are affected *in vitro* by extracts of *Ugni molinae* leaves. *Food Chem. Toxicol.* 44: 1393-1398.
<https://doi.org/10.1016/j.fct.2006.03.003>
- SYTSMA K.J., A. LITT, M.L. ZJHRA, J.C. PIRES, M. NEPOKROEFF, E. CONTI, J. WALKER & P.G. WILSON. 2004. Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *Int. J. Plant Sci.* 165 (4 Suppl.): S85-S105.
<https://doi.org/10.1086/421066>
- VALDEBENITO, G., J. CAMPOS, O. LARRAÍN, M. AGUILERA, C. KAHLER, M. FERRANDO, E. GARCÍA & A. SOTOMAYOR. 2003. *Ugni molinae*

Turcz., Murta, Murtilla, Uñi, Murtillo. Boletín Informativo N° 3 Proyecto FONDEF - INFOR – Fundación Chile, Santiago de Chile.

WEINBERGER, P. 1978. Estudios sobre adaptación climática y las asociaciones de mirtáceas Arauco-Patagónicas. *Anales Parques Nac.* 14: 133-160.