

Tesis de Posgrado

Estudios citogenéticos y evolutivos de las especies patagónicas del género *Festuca* (poaceae)

Dubcovsky, Jorge

1989

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Dubcovsky, Jorge. (1989). Estudios citogenéticos y evolutivos de las especies patagónicas del género *Festuca* (poaceae). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2254_Dubcovsky.pdf

Cita tipo Chicago:

Dubcovsky, Jorge. "Estudios citogenéticos y evolutivos de las especies patagónicas del género *Festuca* (poaceae)". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1989. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2254_Dubcovsky.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESTUDIOS CITOGENETICOS Y EVOLUTIVOS DE LAS ESPECIES
PATAGONICAS DEL GENERO FESTUCA (POACEAE)

AUTOR: Jorge Dubcovsky

DIRECTOR: Arturo Martinez

Centro de Estudios Farmacológicos y de Principios Naturales

- 2.254 -

Tesis para optar al titulo de Doctor en Ciencias Biológicas.

Año 1989

Dedico esta Tesis a mi esposa Laura y a mis hijos Alejandra y Martin, a quienes este trabajo robó muchas horas; y a mis padres por su apoyo durante toda mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a Arturo Martínez por su permanente orientación en la realización de esta Tesis. También quiero agradecer a Gabriel Oliva, con quién realizamos en conjunto los estudios del Sistema Reproductivo, a la Dra. Elena Ancivor por la traducción de trabajos del ruso, al Dr. Gustavo Giberti por su ayuda en anatomía y al Dr. Ginzo quién brindó su experiencia en el tratamiento estadístico. Finalmente deseo agradecer a todos aquellos que colaboraron de una forma u otra en esta Tesis.

INDICE

	Pag.
CAPITULO 1: INTRODUCCION	1
1.1 Introducción	1
1.2 Antecedentes citológicos	2
1.3 Antecedentes sobre el sistema reproductivo	3
1.4 Antecedentes taxonómicos y de estudios fenéticos	4
1.5 Objetivos	4
CAPITULO 2: MATERIAL Y METODOS	6
2.1 Material	6
2.2 Métodos	10
2.2.1 Mitosis	10
2.2.2 Análisis numérico de los cariotipos	11
2.2.3 Nucleolos	13
2.2.4 Meiosis	14
2.2.5 Sistema reproductivo	14
2.2.6 Congruencia entre clasificaciones vegetativas, reproductivas y cromosómicas	15
CAPITULO 3: ANALISIS DEL CARIOTIPO	17
3.1 Números cromosómicos	17
3.2 Análisis numérico de los cariotipos	17
3.3 Descripción de los cariotipos	26
3.3.1 <u>F. pallescens</u> y especies afines	26
3.3.2 <u>F. cirrosa</u>	26
3.3.3 <u>F. purpurascens</u>	27
3.3.4 <u>F. argentina</u>	27
3.3.5 <u>F. contracta</u>	27
3.3.6 <u>F. pampeana</u>	27
3.3.7 <u>F. simpliciuscula</u>	28
3.3.8 <u>F. magellanica</u>	28

	Pag.
CAPITULO 4: NUCLEOLOS	32
4.1 Variación interespecifica del número de nucleolos	32
4.1.1 Recuentos en ápices radicales	32
4.1.2 Recuentos en microsporas	36
4.2 Variación nucleolar intraespecifica e intrapoblacional en <u>F. magellanica</u>	38
4.2.1 Variación intraespecifica	38
4.2.2 Variación intrapoblacional	40
4.3 Relación entre número de nucleolos y de cromosomas con constricciones secundarias	41
4.4 Variación fisiológica del número de nucleolos en ápices radiculares	42
 CAPITULO 5: MEIOSIS Y SISTEMA REPRODUCTIVO	 45
5.1 Meiosis	45
5.2 Meiosis y sistema reproductivo en <u>F. gracillima</u> y <u>F. pallescens</u>	48
5.2.1 Meiosis	48
5.2.2 Sistema reproductivo	49
5.2.3 Epoca de floración	51
 CAPITULO 6: HIBRIDOS	 53
6.1 Híbridos naturales	53
6.1.1 Morfología	53
6.1.2 Meiosis y fertilidad	56
6.2 <u>F. acanthophylla</u> x <u>F. tunicata</u> ; <u>F. acanthophylla</u> x <u>F. ventanicola</u> y <u>F. tunicata</u> x <u>F. ventanicola</u>	57

	Pag.
CAPITULO 7: CONGRUENCIA ENTRE RELACIONES FENETICAS Y CROMOSOMICAS	59
7.1 Clasificación general	59
7.2 Caracteres reproductivos	61
7.3 Caracteres vegetativos	63
7.4 Congruencia entre clasificaciones	67
CAPITULO 8: DISCUSION	69
8.1 Número de cromosomas	69
8.2 Evolución del cariotipo	71
8.3 Variación del número de nucleolos	72
8.4 Comportamiento meiótico	74
8.5 Sistema reproductivo	75
8.6 Consideraciones taxonómicas, distribución geográfica y relaciones evolutivas	76
8.6.1 Comparación de clasificaciones	76
8.6.2 Subgénero <u>Mallopetalon</u>	78
8.6.3 Subgénero <u>Drymanthele</u>	79
8.6.4 Subgénero <u>Helleria</u>	80
8.6.5 Subgénero <u>Festuca</u>	81
8.6.5.1 Grupo <u>F. pampeana</u>	82
8.6.5.2 Grupo <u>F. magellanica</u> - <u>F. simpliciuscula</u>	83
8.6.5.3 Grupo <u>F. pallescens</u> y especies afines	84
CONCLUSIONES	88
PERSPECTIVAS	90
BIBLIOGRAFIA	92
APENDICE A Ejemplares medidos en el análisis fenético	102
APENDICE B Caracteres medidos en el análisis fenético y su codificación	109
APENDICE C Recuentos cromosómicos de <u>Festuca</u> por continente	114

CAPITULO 1 INTRODUCCION

1.1 INTRODUCCION

El género Festuca L. pertenece a la tribu Poeae (Poaceae) (Macfarlane 1988) y junto a Poa L. constituyen los géneros con mayor número de especies de esta tribu

Se reconocen en Festuca unas 450 especies que se distribuyen en las regiones templadas de todo el mundo incluyendo regiones tropicales de alta montañas (Clayton y Renvoize 1986). El centro de diversificación principal del género se encuentra en Europa (170 especies; Markgraf-Dannenberg 1980) y Asia (83 especies considerando solamente Rusia ; Tzvelev 1976), aunque también América sería un centro de diversificación muy importante. Recientemente Alexeev (1980, 1982 y 1984a) ha reconocido 60 especies para América del Norte y América Central, mientras que en América del Sur se han descrito aproximadamente 100 especies (Foster 1966, Türpe 1969, Tovar 1972, Nicora 1978, Matthei 1982 y Alexeev 1984 b, 1985 y 1986).

Las especies sudamericanas de Festuca se concentran a lo largo de la Cordillera de los Andes, extendiéndose al sur de Patagonia hasta el Océano Atlántico al igual que otras gramíneas microtéricas de América del Sur (Burkart 1975). Se encuentran además 2 especies nativas del sur de Brasil y 2 de las Sierras de La Ventana (Buenos Aires, Argentina).

Entre las especies de Festuca de Patagonia se destaca Festuca pallezens, una de las forrajeras nativas más importantes de esta región debido a su buena palatabilidad, su amplia distribución geográfica (Mendoza a Santa Cruz) y la carencia de endofitos perjudiciales para el ganado (D. Cabral comunicación personal). Entre los 43° 25' S y la costa norte del lago Buenos Aires esta especie constituye entre el 50% y el 90% de la vegetación de las estepas gramíneas situadas al este de la cordillera (Soriano 1956).

1.2 ANTECEDENTES CITOLOGICOS

El género Festuca forma parte de la tribu Poeae, la que junto a las tribus Aveneae, Bromeae, Hainardieae y Triticeae se caracteriza por el número básico 7 y sus cromosomas de gran tamaño, considerados caracteres especializados dentro de las gramíneas (Clayton & Renvoize 1986). En el caso de Festuca se han publicado recuentos cromosómicos de aproximadamente 180 especies (Bolkhovskikh y col. 1969; Moore 1973, 1974, 1977; Ornduff 1966, 1968, 1969; Goldblatt 1981, 1984, 1985, 1988). Esta abundante información citológica se concentra en las especies del Hemisferio Norte y contrasta con sólo 6 recuentos publicados para especies sudamericanas (Dollenz 1978, Bennett y col. 1981 y Schiffino y Winge 1983, Dubcovsky y Martínez 1987, 1988b).

Los recuentos de Festuca a nivel mundial realizados hasta el momento muestran la existencia de diploides (28%) hasta decaploides (2%) con un marcado predominio de poliploides (72%), los que se presentan en una proporción mayor que el promedio de las gramíneas (55% de poliploides intragenéricos, Goldblatt 1980). Los poliploides más frecuentes son los tetraploides (31%) y hexaploides (25%) mientras que octoploides y decaploides se encuentran con mucho menor frecuencia (7% y 2% respectivamente). Se han encontrado además triploides, pentaploides, heptaploides y nonaploides (3%) como así también algunos casos de aneuploidia (4%) (Bolkhovskikh y col. 1969; Moore 1973, 1974, 1977; Ornduff 1967, 1968, 1969; Goldblatt 1981, 1984, 1985, 1988). Estos niveles de ploidía no se distribuyen geográficamente en la misma proporción, ya que la gran mayoría de los diploides se concentran en Eurasia.

Los cariotipos de numerosas especies euroasiáticas de Festuca, muestran una gran simetría y uniformidad, diferenciándose entre sí en el número y morfología de los cromosomas con constricciones secundarias (Malik y Thomas 1966). Estas características de los cromosomas con constricciones secundarias son útiles para establecer relaciones entre especies como ya fue observado en Bromus (Schulz-

Schaeffer 1960) y varios géneros de la tribu Triticeae (Hsiao y col. 1986).

Las constricciones secundarias corresponden a la región del organizador nucleolar en la mayoría de los casos investigados (Lima de Faria 1973). Es por esto que generalmente coincide el número de constricciones secundarias y el número máximo de nucleolos en células interfásicas. Sin embargo, con la excepción de F. arundinaceae (Carnide y col. 1986), no se ha estudiado por el momento la variación del número de nucleolos en otras especies de Festuca a pesar de las diferencias observadas en el número de cromosomas con constricciones secundarias (Malik y Thomas 1966, Bidault 1968).

Los antecedentes sobre el comportamiento meiótico de las especies de Festuca muestran muy pocos casos en los que se observan multivalentes (Boyle 1950, Malik y Thomas 1967), sugiriendo un predominio de aloploidos o aloploidos segmentarios. Sin embargo, en F. rubra L. y F. arundinacea Scherb. ha sido señalada la existencia de un control génico que favorece la formación de bivalentes (Jauhar 1975)

1.3 ANTECEDENTES SOBRE EL SISTEMA REPRODUCTIVO

La fecundación cruzada es el comportamiento reproductivo más extendido en Festuca aunque existen algunas especies autocompatibles (Connor 1979, Auquier 1977) Aún en las especies alógamas se encuentra un pequeño grado de autocompatibilidad, particularmente en especies ubicuas y relacionado muchas veces a la colonización de biotopos secundarios (Auquier 1977).

En Festuca, la chasmogamia es el fenómeno preponderante, no obstante lo cual se han descrito especies cleistógamas en el ártico (Levkovsky y Tikhmenev 1977), en Patagonia (Tallowin y col. 1977, Rúgolo y Nicora 1988) y en las altas montañas de Africa intertropical, lo que se encuentra posiblemente relacionado con la capacidad de colonización de hábitats con condiciones climáticas extremas (Auquier 1977).

1.4 ANTECEDENTES TAXONOMICOS Y DE ESTUDIOS FENETICOS

En el trabajo de Saint-Yves (1927) sobre la taxonomía de las especies de Festuca nativas de América del Sur, se incluyen aproximadamente 45 especies, las cuales corresponden a menos de la mitad de las aceptadas actualmente.

Continuando estos trabajos, pero restringiéndose a Patagonia, Parodi (1953) describe 16 especies diferentes. Al igual que Saint-Yves (1927) incorpora el análisis anatómico de la hoja en la identificación de los taxones.

Los estudios taxonómicos más recientes del género Festuca en Patagonia realizados por Nicora (1978) y Matthei (1982), permiten identificar las distintas especies y delimitar su área de distribución.

En cuanto a los estudios fenéticos si bien no se han publicado trabajos de taxonomía numérica sobre las especies de América del Sur, existen estudios de este tipo en especies europeas del grupo Laevis Hackel (Parreaux 1972) y en F. ovina s.l. (Bidault 1968). El trabajo de estos dos autores confirman la utilidad de estas técnicas, para resumir las relaciones entre especies de grupos taxonómicamente complejos. También se han realizado estudios numéricos a nivel de poblaciones en F. arundinacea Schreb., en los que se observó una buena correlación de los grupos fenéticos con la distribución geográfica de las poblaciones (Gonzalez-Bernaldez y col. 1971).

1.5 OBJETIVOS

La presente Tesis se centrará en las especies de Festuca que habitan la Patagonia y áreas florísticamente relacionadas como las Sierras de la Ventana y algunos ambientes de Chile Central.

Para conocer las relaciones evolutivas entre estas especies se determinarán los números cromosómicos y se realizará un análisis numérico de los cariotipos. Dada la importancia de los cromosomas con constricciones secundarias, se complementará dicha información

con el estudio del número de nucleolos en células interfásicas y de su variación intra e interespecífica.

También es objetivo de esta Tesis comparar el comportamiento meiótico y reproductivo de las diferentes especies de esta región para complementar el conocimiento sobre el sistema genético de las mismas. Dado que la mayoría de las especies de este género son poliploides (72%) el análisis de la meiosis aportará elementos, junto con los cariotipos, para determinar el origen de los poliploides.

Se incluirá además en esta Tesis, el análisis numérico de los caracteres vegetativos y reproductivos de las especies patagónicas. El primero de los objetivos de estos estudios consiste en establecer el grupo de especies afines a F. pallescens y los caracteres que lo determinan. El segundo, es analizar numéricamente la importancia de la variación de la morfología foliar frente a los demás caracteres en la determinación de las relaciones entre las especies patagónicas. Por último se intenta comprobar el grado de congruencia entre la clasificación realizada a partir de los cariotipos y aquella obtenida de los caracteres endo y exomorfológicos.

En base a esta información se discutirán los diferentes complejos de especies que habitan la Patagonia, y se intentará delinear las principales tendencias evolutivas que ha sufrido el género Festuca en esta región.

CAPITULO 2: MATERIAL Y METODOS

2.1 MATERIAL

Las especies estudiadas citológicamente con su procedencia, colector y número de cromosomas se resumen en la Tabla 2.1. Ejemplares de herbario de cada planta se conservan en BACP. A cada población se le adjudicó un número de identificación para posteriores referencias.

Tabla 2.1 Especies, procedencia, colectores y números cromosómicos.

ESPECIE	Nro. Id.	PROCEDENCIA	COLECTOR	2n
<u>F. acanthophylla</u> Desv.	1	Arg., Mendoza , Las Leñas	D&M*	240 42
<u>F. argentina</u> (Speg.) Parodi	2	-, Neuquén, Paso Cordoba	-	675 28
	3	-, Rio Negro, Pilcaniyeu	Bran	79 28
	4	-, Ea. Fortin Chacabuco.	D&M	41 28
	5	-, Chubut, Alto Rio Mayo	Villamil	01 28
	6	-, -, Rio Corcovado	D&M	693 28
	7	-, Pampa de Salamanca		80 28
<u>F. argentinensis</u> (St.-Yves)Turpe	8	-, Jujuy, Uquia		406 42
<u>F. chrysophylla</u> Philippi	9	Tres Cruces		416 42
<u>F. cirrosa</u> (Speg.) Parodi	10	T. del Fuego, Ea. Moat		274 42
<u>F. contracta</u> Kirk	11	-, -, Rio Grande, Boquerón	D&M	255 42
	12	-, Sta. Cruz, Mta. La Torre		315 42
<u>F. fimbriata</u> Nees	13	-, Corrientes, Ayo. Chirimay	Cristob.	2042 42
	14	-, Misiones, Ayo. Vera		2040 42

* Dubcovsky y Martinez

ESPECIE	Nro. Id.	PROCEDENCIA	COLECTOR	2n
<u>F. gracillima</u> Hook	15	Arg., Sta. Cruz, Mta. La Torre	D&M	328 42
	16	T. del Fuego, Ea. M. Behety	Collantes	s/n 42
	17	-, -, Ea. Cristina		s/n 42
	18	-, -, Misión Salesiana	-	s/n 42
	19	-, -, Ea. Harberton	D&M	286 42 0-2B
	20	-, -, Boquerón		340 42 0-1B
<u>F. hieronymi</u> Hackel	21	-, San Luis, El Volcán	Del Vito	930 42
<u>F. kurtziana</u> St. Yves	22	-, Mendoza, Las Leñas	D&M	238 42
	23	-, -, Paso Pehuenche		241 42
	24	Chile, Reg. Metropolitana, Valle del Yeso		252 42
<u>F. lilloi</u> Hackel	25	Arg., Tucumán, El Infiernillo		400 56
<u>F. magellanica</u> Lam.	26	-, Neuquén, Chapelco		183 56
	27	-, -, Lago Huechulafquen		197 56
	28	-, -, San Martín de los Andes		168 56
	29	-, Chubut, Cordón Rivadavia	-	152 56
	30	-, -, Senguer, Río Mayo	Bran	9 56
	31	-, Sta. Cruz, Lago Argentino	D&M	8592 56
	32	-, -, Punta Loyola		321 56 0-6B
	33	-, T. del Fuego, Boquerón		308 56
	34	-, -, Canal de Beagle		271 56
	35	-, -, Río Turbio		330 56
	36	-, -, Ea. Los Flamencos	Anchorena	1 56
	37		-	3 42
	38	-, Ea. María Behety	Collantes	s/n 42 0-2B

ESPECIE	Nro. Id.	PROCEDENCIA	COLECTOR	2n
<u>F. monticola</u> Philippi	39	Arg., Neuquén, Co. Chapelco	D&M	185 42 0-1B
<u>F. nemoralis</u> Türpe	40	-, Jujuy, Lagunas de Yala		422 56
<u>F. pallescens</u> (St.-Yves)Parodi	41	-, Neuquén, Ea. Fort. Chacabuco -		45 42
	42	-, Rio Negro , Bariloche ↗	Bram	72 42
	43	-, -, R.258 El Fogel		78 42
	44	-, -, Co. Chaluaco	D&M	21 42
	45	-, -, Co. Otto, Cima ✕		52 42
	46	-, -, -, Piedras Blancas ✕		51 42
	47	-, Ea. San Ramón	Bram	71 42
	48	-, -, Cañadón Bonito		70 42
	49	-, -, Norquinco, Cheuqueniyeu		73 42
	50	-, Chubut, Cordón Rivadavia	D&M	44b1 42
	51	Tehuelches, Rio Pico	Irrisari	M05P 42
	52	Ea. Pampa Chica		M04P 42
	53	-, -, Ea. Tecka, Pampa Chica	Villamil	V03 42
	54	-, -, Ea. Media Luna	D&M	131 42
	55	-, -, Ea. El Tordillo		87 42
	56	-, -, Pampa del Castillo	Villamil	V05 42
	57	-, Sta. Cruz, Pta. Loyola ✕	D&M	21b3 42
	58	-, -, Bajo La Leona		341 42
	59	-, -, Rio Turbio ✕		30b3 42
	60	-, -, Fuente del Coyle		335 42
Morfología intermedia entre <u>F. pallescens</u> y <u>F. gracillima</u>				
	61	-, -, Fuente del Coyle		340 42 0-2B
	62	-, -, Chimen Aike		540 42

ESPECIE	Nro. Id.	PROCEDENCIA	COLECTOR	2n
<u>F. pallescens</u> var. <u>scabra</u>				
(St.-Yves)Parodi	63	-, Neuquén, L. Huechlaufquen	D&M	196 42
	64	-, Junin de los Andes	Bran	6645 42
	65	-, -, San Martin de los Andes	D&M	193 42
<u>F. pampeana</u> Speg.	66	-, Bs.As., Sierra de la Ventana, Co. Bahía Blanca.	Bottino	175 56
	67	-, -, -, ladera sur.	D&M	5 56
<u>F. purpurascens</u> Banks et Solander	68	-, Neuquén, Co. Chapelco		670 42
	69	-, Rio Negro, Lago Fonk		53 42
	70	Cascada Los Alerces		55 42
	71	-, T. del Fuego, Ea. Moat		273 42
<u>F. scabriuscula</u> Philippi	72	-, Rio Negro, Casc. Los Alerces		56 42
	73	-, Neuquén, Pino Hachado		221 42
	74	-, -, Co. Chapelco		180 42
	75	Co. Belvedere		160 42
<u>F. scirpifolia</u> (Presl) Kunth	76	-, Jujuy, Tres Cruces		415 42
<u>F. simpliciuscula</u> Hackel	77	-, Mendoza , Las Leñas		237 42
	78	-, Neuquén , Copahue		231 42
	79	-, -, Primeros Pinos		635 42
<u>F. sp1</u>	80	Perú, Dpto. Amazonas, Chachapoyas, Puma Urcu.	Martinez	33 42
<u>F. sp2</u>	81	Arg., Mendoza, Villavicencio	D&M	605 28
<u>F. superba</u> Parodi	82	-, Jujuy, Lagunas de Yala		424 56
<u>F. thermarum</u> Philippi	83	-, Neuquén, Pino Hachado	D&M	215 42
	84	-, -, Copahue		234 42

ESPECIE	Nro. Id.	PROCEDENCIA	COLECTOR	2n
<u>F. tunicata</u> Desv.	85	Chile, Reg. Metropolitana, Valle del Yeso		249 42
	86	-, -, Co. Manquehue		244 42
	87	-, Cuesta La Dormida		243 42
<u>F. ulochaeta</u> Steud.	88	Brasil, Distrito de los Pinares, bosque de Araucaria.	Martinez	s/n 42
<u>F. ventanicola</u> Speg.	89	Bs. As., Sierra de la Ventana, cumbre Co. Bahía Blanca	D&M	6 42
	90	-, Co. Bahía Blanca	Bottino	174 42

La identificación de las especies se realizó con los trabajos de Matthei (1982), Nicora (1978) y Türpe (1969). Se adoptaron además las modificaciones propuestas por Alexeev (1984b) que reconoce como especie a F. simpliciuscula (Hackel) Alexeev (previamente descripta como F. rubra var. simpliciuscula Hackel) y considera a F. pyrogea Speg. bajo F. magellanica Lam. y a F. ampliflora Doell bajo F. fimbriata Nees.

F. sp1 puede incluirse en el subgénero Subulatae al igual que F. ulochaeta Steud, de la que difiere por sus antecios sin aristas. Por otra parte, F. sp2 pertenece al subgénero Festuca, sección Ovinae donde también se encuentra F. magellanica, de la que difiere tanto morfológica como cromosómicamente.

2.2 METODOS

2.2.1 MITOSIS

Los preparados para el recuento y análisis de los cromosomas mitóticos se realizaron en ápices de raíces pretratadas durante 20 hs en paclosol a 2 C. Después de la coloración con fucsina básica se realizaron los aplastados en orceina acética al 2%. Los

recuentos y mediciones se realizaron en 7 placas metafásicas de cada especie, donde se pudieran distinguir claramente todos los cromosomas.

2.2.2 ANALISIS NUMERICO DEL CARIOTIPO

El análisis numérico de los cariotipos se restringió a las especies de Patagonia, Sierra de la Ventana y Chile Central.

En cada placa metafásica, dibujada con cámara clara, se midieron ambos brazos de cada cromosoma y los segmentos de brazo determinados por las constricciones secundarias. A partir de las 7 placas medidas por especie se construyó un cariotipo promedio que se representó mediante un ideograma y se estimaron además los siguientes parámetros: a.- Número de cromosomas (NRO)

b.- Volumen cromosómico (VOL): $(\sum b + B) * 2 * 3.14 * (\text{ancho} / 4)^2$.

Se calculó el volumen cromosómico por genoma haploide pues las especies analizadas tienen diferentes niveles de ploidía.

c.- Coefficiente de variación intercromosómico de las longitudes (CVL): (Zarco 1986) S_x / \bar{X} . Este parámetro refleja la variabilidad de las longitudes de todos los cromosomas del complemento.

d.- Razón promedio entre brazos (RAZ): $(\sum b/B)/n$. Este valor (o su complemento, Zarco 1986) es una medida de la simetría intracromosómica

e.- Coefficiente de variación intercromosómico de las razones de brazos (CVR): S_y / \bar{Y} . Este parámetro muestra la variabilidad de las razones de brazos entre cromosomas. La variación de este parámetro es independiente de la variación de las longitudes ya que un cariotipo puede ser uniforme en las longitudes y heterogéneo en las razones de brazo.

b=brazo corto B=brazo largo n=número de cromosomas
 \bar{X} =media de las longitudes cromosómicas
 S_x =desviación estandar de las longitudes cromosómicas
 \bar{Y} =media de las razones de brazos
 S_y =desviación estandar de las razones de brazos
 $S_{xy} = (\text{long. } i - \bar{X}) * (b_i / B_i - \bar{Y})$

f.- Correlación entre longitud cromosómica y razón de brazos (COR):
 $S_{xy}/((n-1)*S_x*S_y)$ Esta correlación provee un valor que caracteriza la posición de los cromosomas con diferente razón de brazo dentro de los cromosomas de diferente longitud. COR toma valores positivos cuando los cromosomas con mayor razón de brazo se encuentran entre los más largos del cariotipo.

g.- Número de cromosomas con constricción secundaria (NCS)

h.- Posición de los cromosomas con constricción secundaria en el cariotipo (PCS). Se numeraron los cromosomas del cariotipo promedio en orden decreciente de longitud y se estimó la posición porcentual promedio de los cromosomas con constricción secundaria:

$$PCS = \frac{\sum \text{Posición del cromosoma con satélite}}{\text{Número de pares cromosómicos}} * 100$$

$$PCS = \frac{\text{Número de pares con constricciones secundarias}}{\text{Número de pares cromosómicos}} * 100$$

Los valores bajos de PCS indican que los satélites se concentran entre los cromosomas mayores del cariotipo, en cambio los valores más cercanos a 100 reflejan que las constricciones secundarias se encuentran entre los cromosomas más pequeños.

i.- Morfología de los cromosomas con constricciones secundarias (MCS). Para cuantificar las diferencias observadas en cuanto al predominio de las constricciones secundarias en el brazo corto o en el brazo largo de los cromosomas con constricción secundaria, se calculó el siguiente índice:

$$MCS = \frac{\sum \text{Longitud del brazo con satélite}}{\sum \text{Longitud del brazo sin satélite}}$$

$$MCS = \frac{\text{Nro. de pares con satélite}}{\text{Nro. de pares cromosómicos}}$$

MCS es menor que 1 y corresponde a la razón de brazo promedio de los cromosomas con satélites si éstos se encuentran en el brazo corto, mientras que toma valores mayores que 1 si las constricciones se concentran en el brazo largo. En caso de

cromosomas muy simétricos $MCS = 1$ independientemente del brazo al cual se asigne la constricción secundaria. De esta manera se minimiza el error de asignación de la constricción secundaria a uno de los dos brazos en los cromosomas muy simétricos.

Los 6 parámetros descriptos en primer lugar (NRO, VOL, CVL, RAZ, CVR y COR) se calcularon para cada una de las 7 célula medidas obteniéndose posteriormente la media y el coeficiente de variación de cada parámetro (salvo NRO que es invariante). Por el contrario los tres últimos parámetros (NCS, PCS y MCS) que caracterizan el número, posición y morfología de los cromosomas con constricciones secundarias representan una única medida tomada del cariotipo promedio

Con el fin de resumir las relaciones entre los cariotipos se realizó un análisis de agrupamientos. Para ello se construyó la Matriz Básica de Datos (MBD) utilizando los 9 parámetros descriptos previamente, la que posteriormente se estandarizó por caracteres (MBDS). A partir de la MBDS se calculó la Distancia Taxonómica (Sneath y Sokal 1973) entre todos los pares posibles de taxones y se construyó un fenograma mediante el método de ligamiento promedio utilizando medias aritméticas (UPGMA). Además se determinó la distorsión del fenograma respecto a la matriz original de distancias mediante el coeficiente de correlación cofenética (r).

Los cálculos se realizaron en una IBM 370 en el Centro de Tecnología y Ciencia de Sistemas de la Universidad de Bs. As., utilizando el programa NT-SYS desarrollado por Rohlf et al. (1982).

2.2.3 NUCLEOLOS

En ápices radiculares y microsporas fijadas en Carnoy, se colorearon los nucleolos con una solución al 100% de nitrato de plata en solución de citrato de sodio (0.008%). Los preparados con 1 gota de esta solución se colocaron en una cámara húmeda a $60^{\circ} C$ durante 1 a 2 horas. En cada caso se contaron aproximadamente 500 núcleos, a partir de los cuales se estimó el número medio y el número máximo de nucleolos por núcleo.

Con el fin de cuantificar el efecto de la temperatura sobre el número de nucleolos por núcleo en F. acanthophylla, se dividió una mata en 8 partes iguales, las que se colocaron en potes de arena y se regaron con 20 ml de Hoagland diarios. Tras un periodo de 45 días en invernáculo para su implantación se asignaron 4 plantas al azar a cada uno de los 2 tratamientos que se realizaron en cámaras con 16 hs. diarias de luz. Las plantas del tratamiento 1 permanecieron a una temperatura constante de 20°C, mientras que las del tratamiento 2 recibieron una temperatura diurna de 7-10°C y una nocturna de 1-3°C.

Tras 15 días de permanecer en estas condiciones se fijaron las raíces en Carnoy (6:3:1). Se analizaron tres ápices radiculares en cada una de las 4 plantas de cada tratamiento. De cada ápice se realizó un aplastamiento en la solución de nitrato de plata y se contaron los nucleolos de 500 núcleos.

2.2.4 MEIOSIS

El análisis de la meiosis se realizó generalmente en flores fijadas en el campo con Carnoy (6:3:1) ya que la mayoría de las especies estudiadas no florecen bajo las condiciones climáticas de Buenos Aires. Se realizó el aplastamiento de las anteras en orceina acética al 2% y se analizaron 25 células madres de grano de polen en cada individuo registrándose la frecuencia y posición de los quiasmas por bivalente.

2.2.5 SISTEMA REPRODUCTIVO

El estudio del sistema reproductivo se centró principalmente en F. pallescens y F. gracillima y se realizó en un jardín experimental en Río Gallegos. Se cubrieron varias panojas de 10 plantas de cada una de las especies mencionadas antes de la antesis, las que permanecieron cubiertas hasta la formación de los cariopses. Se coleccionaron posteriormente las panojas y se registró el número de cariopses formados.

2.2.6 CONGRUENCIA ENTRE CLASIFICACIONES VEGETATIVAS,
REPRODUCTIVAS Y CROMOSOMICAS

El análisis morfológico se llevó a cabo en los mismos taxones para los cuales se estudió el cariotipo. En la Tabla 2.2 se indica el número de ejemplares medidos y las abreviaturas de las especies que serán utilizadas en las diferentes tablas y gráficos de esta Tesis.

Tabla 2.2 Especies, número de ejemplares y abreviaturas.

ESPECIE	EJEM- PLARES	ABRE- VIATURA	ESPECIE	EJEM- PLARES	ABRE- VIATURA
<i>F. acanthophylla</i>	10	ACA	<i>F. pallescens</i>	10	PAL
<i>F. argentina</i>	10	ARG	<i>F. p. var. scabra</i>	10	PAS
<i>F. cirrosa</i>	8	CIR	<i>F. pampeana</i>	8	PAM
<i>F. contracta</i>	10	CON	<i>F. purpurascens</i>	10	PUR
<i>F. gracillima</i>	10	GRA	<i>F. simpliciuscula</i>	8	SIM
<i>F. kurtziana</i>	10	KUR	<i>F. scabriuscula</i>	10	SCA
<i>F. magellanica</i> 6x	5	MA6	<i>F. thermanum</i>	8	THE
<i>F. magellanica</i> 8x	8	MA8*	<i>F. tunicata</i>	7	TUN
<i>F. monticola</i>	9	MON	<i>F. ventanicola</i>	8	VEN

* Las abreviaturas MA8N y MA8S se refieren a los citotipos octoploides "Norte" y "Sur" de *F. magellanica*.

Los individuos analizados son de diferentes poblaciones que cubren dentro de lo posible el rango de distribución geográfica de cada especie. En el Apéndice A se resumen los especímenes examinados con sus localidades y colectores.

Los caracteres medidos y su codificación se resumen en el Apéndice B. Muchos de los caracteres estudiados presentan una variación intraespecífica muy alta, por lo que se realizó un análisis de la varianza para cada uno de los caracteres cuantitativos, seleccionándose sólo aquellos que mostraron diferencias altamente significativas entre especies ($p < 0.01$). En el

caso de variación intraespecífica de los caracteres cualitativos, se incluyó en la codificación de los mismos un estado intermedio entre presencia y ausencia

Cuarenta y tres caracteres fueron seleccionados para este estudio fenético (18 vegetativos: 6 cuantitativos y 12 cualitativos; 25 reproductivos: 17 cuantitativos y 8 cualitativos). La anatomía foliar se estudió siempre en la mitad de la lámina de la penúltima hoja de un macollo vegetativo. Se realizó un corte transversal y un preparado de epidermis abaxial de cada espécimen medido. Cada corte transversal examinado se dibujó mediante cámara clara realizándose un esquema cuyo diámetro, número de haces y costillas, representan el promedio de los individuos analizados por taxón.

A partir de estos datos morfológicos se realizó un análisis de agrupamiento utilizando una metodología similar a la empleada para los caracteres cromosómicos (ver 2.2.2). Se analizaron por separado y luego conjuntamente los caracteres vegetativos y los reproductivos.

Las matrices cofenéticas de los fenogramas derivados a partir de los caracteres vegetativos, reproductivos y cromosómicos se compararon entre sí y con la clasificación general que incluye los tres subconjuntos de caracteres, mediante el coeficiente de correlación (r).

Con el fin de determinar las similitudes y diferencias entre los agrupamientos de los fenogramas morfológico y cromosómico, se realizó un análisis de consenso mediante el programa NT-SYS utilizando el algoritmo de Adams (1972).

CAPITULO 3: ANALISIS DEL CARIOTIPO

3.1 NUMEROS CROMOSOMICOS

La Tabla 2.1 muestra que todas las especies sudamericanas analizadas cromosómicamente son poliploides (Fig. 3.1) con un predominio de hexaploides (76%) y un menor número de octoploides (17%) y tetraploides (7%) Este patrón se repite tanto en las especies patagónicas como en las extrapatagónicas.

3.2 ANALISIS NUMERICO DE LOS CARIOTIPOS

El análisis numérico de los cariotipos se restringió a las especies de Patagonia, Sierra de la Ventana y Chile Central. Para ello se calcularon 9 parámetros que definen numéricamente los cariotipos (Sección 2.2.2). Aquellos que caracterizan el número, morfología y posición de los cromosomas se resumen en la Tabla 3.1 y los referidos a los cromosomas con constricciones secundarias se detallan en la Tabla 3.2.

En la Tabla 3.1 se indican las medias de las 7 placas metafásicas medidas por especie y entre paréntesis los correspondientes coeficientes de variación. Al pie de esta Tabla se detalla el análisis de la varianza que muestra diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) entre especies para los 5 parámetros estudiados. Se calculó además el mínimo rango significativo (LSR, Sokal y Rohlf 1969) que permite determinar la presencia de diferencias significativas ($p < 0.01$) entre dos pares cualesquiera de medias.

La existencia de homocedacia dentro de cada parámetro, señala que cada uno de ellos posee un nivel de variabilidad relativamente constante (Tabla 3.1). Sin embargo existen marcadas diferencias entre los 5 parámetros respecto a sus coeficientes de variación. Esto se observa en la razón de brazo promedio que presenta la menor variabilidad entre células (CV.=1.3%), lo que permite distinguir estadísticamente cariotipos con diferencias de simetría intracromosómica muy pequeñas.



Fig. 3.1 Metafases mitóticas. A.- *F. argentina* ($2n=28$); B.- *F. contracta* ($2n=42$); C.- *F. purpurascens* ($2n=42$); D.- *F. acanthophylla* ($2n=42$); E.- *F. kurtziana* ($2n=42$); F.- *F. ventanicola* ($2n=42$); G.- *F. magellanica* ($2n=56$) y H.- *F. pampeana* ($2n=56$). Las constricciones secundarias están señaladas con una flecha.

Tabla 3.1 Parámetros de los cariotipos y sus coeficientes de variación (CV).

SP.	NRO	VOL (CV%) um ³	CVL (CV%)	RAZ (CV%)	CVR (CV%)	COR (CV%)
ACA*	42	10.2 (14)	0.130 (6)	0.767 (1)	0.173 (6)	0.470 (24)
ARG	28	13.9 (19)	0.167 (8)	0.706 (2)	0.221 (6)	0.496 (24)
CIR	42	9.3 (13)	0.144 (7)	0.743 (1)	0.185 (7)	0.444 (13)
CON	42	13.1 (13)	0.128 (8)	0.804 (2)	0.162 (7)	0.347 (33)
GRA	42	11.0 (19)	0.141 (11)	0.793 (2)	0.162 (5)	0.547 (9)
KUR	42	10.4 (11)	0.138 (11)	0.797 (1)	0.167 (6)	0.554 (21)
MABS	56	8.6 (18)	0.143 (8)	0.780 (1)	0.202 (4)	0.479 (11)
MABN	56	8.1 (16)	0.137 (3)	0.794 (1)	0.192 (6)	0.401 (29)
MA6	42	7.0 (11)	0.142 (8)	0.794 (2)	0.181 (8)	0.400 (21)
MON	42	10.2 (25)	0.144 (9)	0.774 (1)	0.174 (6)	0.462 (24)
PAL	42	11.0 (15)	0.141 (7)	0.800 (1)	0.160 (7)	0.495 (19)
PAS	42	11.5 (13)	0.135 (4)	0.795 (1)	0.161 (8)	0.464 (27)
PAM	56	10.3 (25)	0.157 (11)	0.738 (1)	0.191 (6)	0.352 (16)
PUR	42	10.5 (19)	0.145 (4)	0.750 (1)	0.184 (6)	0.457 (31)
SCA	42	11.4 (18)	0.132 (6)	0.780 (1)	0.173 (5)	0.550 (7)
SIM	42	8.6 (15)	0.156 (8)	0.768 (1)	0.165 (9)	0.276 (36)
THE	42	10.4 (12)	0.156 (6)	0.768 (1)	0.168 (8)	0.508 (18)
TUN	42	12.0 (7)	0.134 (10)	0.765 (1)	0.165 (7)	0.428 (25)
VEN	42	10.8 (20)	0.150 (7)	0.751 (2)	0.185 (6)	0.501 (13)
CV%		15.9%	7.3%	1.3%	6.6%	20.5%
F (ANOVA)		6.3**	8.0**	37.2**	13.2**	4.3**
LSR 0.0		3.8	0.025	0.024	0.025	0.212

* Abreviaturas de las especies Tabla 2.2 ** p<0.01

NRO: Número de cromosomas, VOL: Volumen por genoma haploide,

CVL: Coef. var. longitudes, RAZ: Razón de brazo,

CVR: Coef. var. razones de brazo, COR: Correlación.

Los coeficientes de variación de las razones de brazo y de las longitudes presentan una variabilidad intermedia (C.V. = 6.6% y 7.3% respectivamente). Por último, el volumen cromosómico y el coeficiente de correlación largo-razón de brazo, presentan la mayor variabilidad entre distintas placas metafásicas (15.5% y 20.5% respectivamente).

Los parámetros que caracterizan la simetría y uniformidad permiten una mejor discriminación estadística entre cariotipos, mientras que el volumen cromosómico y el coeficiente de correlación entre largos y razones de brazo sólo permiten separar cariotipos con marcadas diferencias en sus medias, debido a su gran variabilidad.

En la Tabla 3.2 se resumen los tres parámetros que caracterizan el número (NCS), posición (PCS) y morfología (MCS) de los cromosomas con constricciones secundarias, los que se registraron a partir del cariotipo promedio de cada especie (Fig. 3.2).

Se observa en esta tabla que el número de cromosomas con constricciones secundarias varía, con un rango entre 4 (*F. argentina* Fig. 3.1 A; *F. magellanica* Fig. 3.1 G y *F. simpliciuscula* Fig. 3.2 B) y 14 (*F. acanthophylla* Fig. 3.1 D y Fig. 3.2 A). Respecto a la posición de los cromosomas con constricciones secundarias se observa que *F. contracta* muestra el valor más alto de PCS debido al menor tamaño relativo de sus cromosomas con satélite (Tabla 3.2, Fig. 3.1 D y Fig. 3.2 B). Finalmente, respecto al índice de morfología de los cromosomas con constricciones secundarias, *F. pampeana* se diferencia de las restantes especies patagónicas por presentar el mayor valor de MCS, reflejando un marcado predominio de las constricciones secundarias en los brazos largos de los cromosomas correspondientes (Tabla 3.2, Fig. 3.1 H y Fig. 3.2 B).

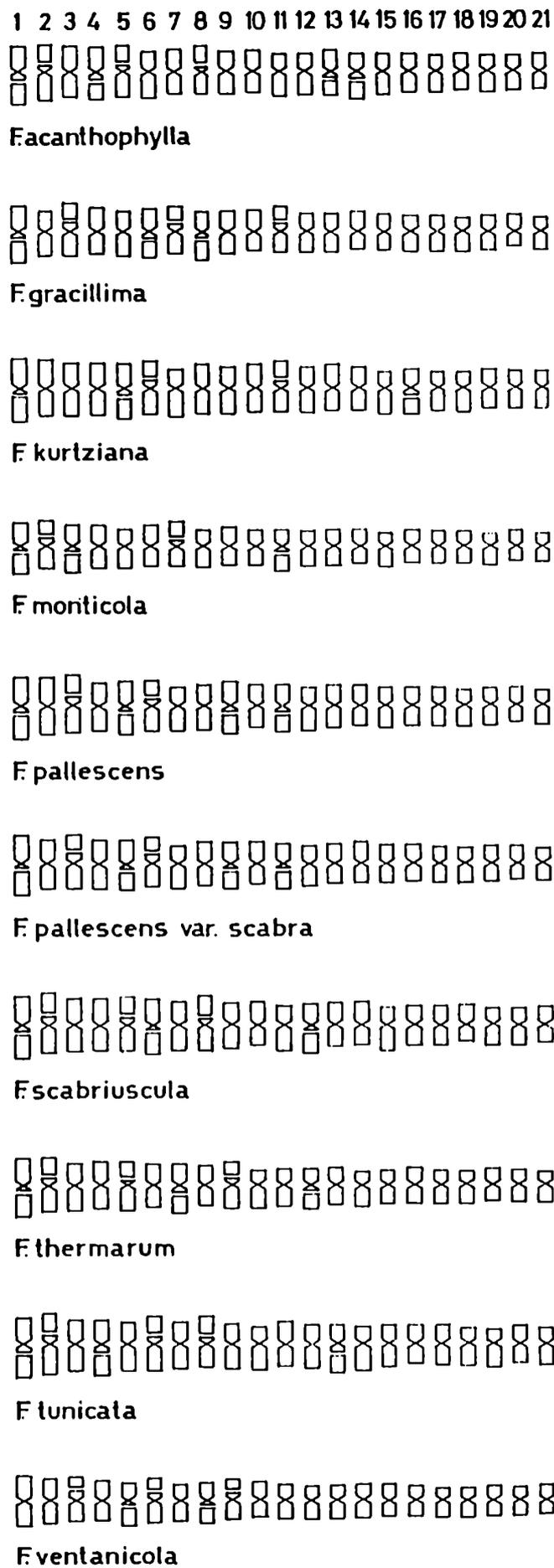
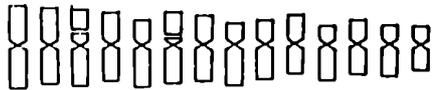


Fig. 3.2 A. Idiogramas de los cariotipos promedio de *F. pallescens* y especies afines.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28



F. argentina



F. contracta



F. purpurascens



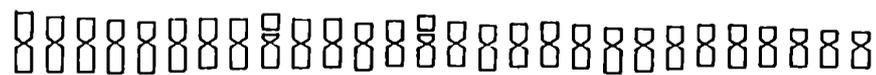
F. cirrosa



F. simpliciuscula



F. magellanica 6x



F. magellanica 8x citotipo norte



F. magellanica 8x citotipo sur



F. pampeana

10 μm

Fig. 3.2 B. Idiogramas de los cartiotipos promedio.

Tabla 3.2 Parámetros de los cromosomas con constricciones secundarias

ESPECIE	NCS*	PCS	MCS
ACA**	14	32.0	1.03
ARG	4	32.2	0.68
CIR	10	42.9	1.05
CON	6	47.6	1.29
GRA	12	28.6	1.01
KUR	10	37.1	1.11
MA8S	4	32.1	0.91
M8N	4	41.1	0.91
MA6	8	31.0	0.99
MON	10	22.9	1.03
PAL	12	27.8	1.03
PAS	12	27.8	1.04
PAM	10	29.3	1.35
PUR	6	39.7	0.74
SCA	12	27.0	1.01
SIM	4	28.6	0.89
THE	12	28.6	1.00
TUN	12	27.0	1.06
VEN	10	29.5	1.02

* CS: Constricciones secundarias. NCS: Número; PCS: Posición;
MCS: Morfología.

** Abreviaturas de las especies Tabla 2.2

Sobre la base de los 9 parámetros presentados en las Tablas 3.1 y 3.2, se establecieron las relaciones entre cariotipos mediante el análisis de agrupamientos (Sección 2.2.2) que se resume en el fenograma de la Fig. 3.3

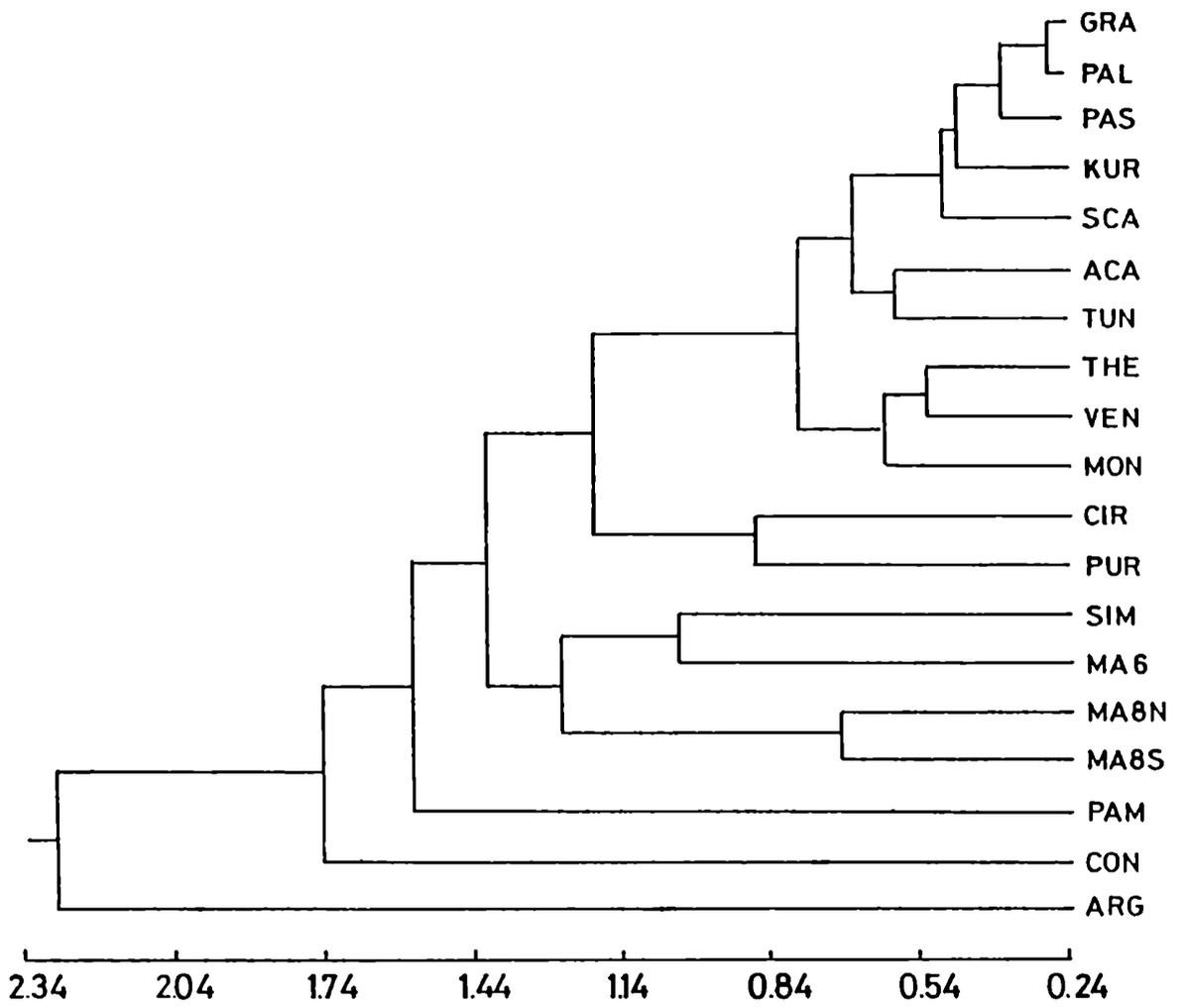


Fig. 3.3 Fenograma basado en 9 parámetros cromosómicos. Coeficiente de correlación cofenética = 0.94.

Al analizar este fenograma resalta en primer término la presencia de un grupo de 10 taxones estrechamente relacionadas constituido por F. acanthophylla, F. gracillima, F. kurtziana, F. monticola, F. pallescens, F. pallescens var. scabra, F. scabriuscula, F. thermarum, F. tunicata, y F. ventanicola. Estas especies se caracterizan por ser hexaploides con cariotipos simétricos y uniformes presentando 10 o más cromosomas metacéntricos con constricciones secundarias (Fig 3.2 A).

A este grupo de 10 taxones se unen, aunque a mayor distancia F. cirrosa y F. purpurascens (Fig. 3.3). La primera de estas especies posee, al igual que las del grupo afin a F. pallescens, 10 cromosomas con constricciones secundarias repartidas en los brazos cortos y largos de los cromosomas (Fig. 3.2 B). Sin embargo, F. cirrosa, se aleja un poco de ellas por presentar una menor razón de brazo, un mayor C. V. de las razones de brazo y mayor PCS. Estas características son a su vez, las que determinan la unión con F. purpurascens (Fig. 3.3). Esta última especie se diferencia, tanto de F. cirrosa como de las especies afines a F. pallescens, por presentar sólo 3 pares de cromosomas con constricciones secundarias situadas exclusivamente en brazo corto (Fig. 3.1 C y Fig. 3.2 B).

Un segundo grupo lo constituyen los diferentes citotipos analizados de F. magellanica y F. simpliciuscula, las que se reúnen por su bajo volumen cromosómico y su menor número de cromosomas con constricciones secundarias. Los citotipos octoploides de F. magellanica se unen entre sí, mientras que el citotipo hexaploide se une a F. simpliciuscula con la que comparte el mismo número cromosómico.

F. contracta, F. pampeana y en especial F. argentina presentan características distintivas, que se discutirán en las descripciones de los respectivos cariotipos y que son responsables de su separación de las restantes especies del fenograma.

3.3 DESCRIPCION DE LOS CARIOTIPOS

3.3.1 F. pallescens Y ESPECIES AFINES

Las especies afines a F. pallescens muestran cariotipos muy similares. Componen este grupo 10 taxones hexaploides con 10 o más cromosomas con constricciones secundarias (F. acanthophylla, F. gracillima, F. kurtziana, F. monticola, F. pallescens, F. pallescens var. scabra, F. scabriuscula, F. thermanum, F. tunicata, y F. ventanicola; Fig. 3.2 A). Es el grupo más homogéneo en cuanto a sus cariotipos, los que muestra escasas diferencias en los diferentes parámetros cromosómicos. Todas ellas presentan volúmenes cromosómicos intermedios (10.2 a 12 um^3), alta correlación longitud - razón de brazo ($r = 0.43$ a 0.55), cromosomas simétricos (razón de brazo $0.75-0.80$) y uniformes, tanto en las longitudes (C.V. 0.13 a 0.16) como en las razones de brazo (C.V. 0.16 a 0.18). F. ventanicola posee el cariotipo más asimétrico y heterogéneo de este grupo (Tabla 3.1).

En cuanto a la combinación de cromosomas submetacéntricos (sm) y metacéntricos (m) (Levan y col. 1964), F. gracillima, F. pallescens y F. pallescens var. scabra muestran un solo par de cromosomas sm y 20 pares m. Estos tres taxones integran el subgrupo de cariotipos más estrechamente relacionados (Fig 3.3). F. kurtziana, F. monticola y F. tunicata muestran 2 pares sm y 19 m; mientras que las restantes especies del grupo presentan 3 pares sm y 18 m.

La mayoría de las especies de este grupo presentan 12 cromosomas con constricciones secundarias, excepto F. kurtziana (Fig. 3.1 E), F. monticola y F. ventanicola con 10 y F. acanthophylla con 14 (Fig. 3.1 D). En todas las especies del grupo las constricciones secundarias se concentran entre los cromosomas de mayor tamaño y presentan una morfología similar (Fig. 3.2 A).

3.3.2 F. cirrosa ($2n=42$): Esta especie presenta 4 pares sm y 17 pares m, 5 de los cuales tienen constricciones secundarias (Fig. 3.2 B). Si bien el cariotipo de esta especie se asemeja a los del

grupo anterior por el número y morfología de sus cromosomas con constricciones secundarias, se diferencia por su menor simetría y uniformidad de las razones de brazo (Tabla 3.1).

3.3.3 F. purpurascens ($2n=42$): Esta especie muestra 6 pares de cromosomas sm y 15 pares m, entre los cuales 3 tienen constricciones secundarias exclusivamente en los brazos cortos. Presenta características intermedias de simetría y uniformidad similares a la especie anterior (Fig. 3.1 C).

3.3.4 F. argentina ($2n=28$): Esta especie, única tetraploide hallada por el momento en Patagonia, tiene el cariotipo más asimétrico y heterogéneo (Tabla 3.1) y el mayor volumen cromosómico por genoma haploide. Está formado por 4 pares sm y 10 pares m, concentrándose los cromosomas más simétricos entre los mayores del cariotipo. Se observan dos pares de cromosomas con constricciones secundarias en brazo corto que muestran el menor valor encontrado del índice de morfología para estos cromosomas (Fig. 3.1 A).

3.3.5 F. contracta ($2n=42$): Este cariotipo, constituido por 1 par de cromosomas sm y 20 pares m, es en contraposición al anterior, el más simétrico y uniforme. Si bien la correlación largo-razón de brazo es positiva y significativa, se trata de uno de los menores valores encontrados entre las especies analizadas. También se observan características distintivas en los cromosomas con constricciones secundarias. Esta especie, con 3 pares de cromosomas con satélites, muestra un par de cromosomas sm con constricción secundaria en brazo largo, lo que determina un valor alto de MCS. Además, este cromosoma se encuentra entre los cuatro menores del cariotipo, situación que no se repite en ninguna de las restantes especies y que determina el mayor PCS (Tabla 3.2, Fig. 3.1B y Fig. 3.2B).

3.3.6 F. pampeana ($2n=56$): El cariotipo de esta especie está formado por 6 pares de cromosomas sm y 22m. Al igual que la especie anterior presenta un valor relativamente bajo de correlación largo-

razón de brazo. Se trata de un cariotipo más asimétrico que aquellos encontrados en las restantes especies, excepto F. argentina. Además el cariotipo de F. pampeana es relativamente heterogéneo en cuanto a sus razones de brazo. Tiene 5 pares de cromosomas con constricciones secundarias, 4 en brazo largo y sólo 1 en brazo corto. Esta situación determina el mayor MCS (Tabla 3.2, Fig. 3.1 G y Fig. 3.2 B).

3.3.7 F. simpliciuscula (2n=42): Este cariotipo muestra 2 pares de cromosomas sm y 19 m. Se observan 2 pares m con constricciones secundarias intersticiales en el brazo corto. Presenta valores de simetría y uniformidad intermedios diferenciándose de los restantes cariotipos por poseer la menor correlación longitud-razón de brazo (menor predominio de los cromosomas más simétricos entre los mayores del cariotipo). F. simpliciuscula y F. magellanica tienen los valores más bajos de volumen cromosómico ($< 9 \text{ um}^3$) (Fig. 3.2 B).

3.3.8 F. magellanica (2n= 42 y 56): Al estudiar cromosómicamente diferentes poblaciones de F. magellanica se observó una variación en el nivel de ploidía y en algunos parámetros del cariotipo, hecho inusual en las restantes especies patagónicas. Estos resultados sugieren que las poblaciones reunidas bajo el nombre específico de F. magellanica constituyen un complejo poliploide. Se describen a continuación los tres citotipos diferenciados.

F. magellanica 2n=56. Los citotipos octoploides se encontraron en once de las trece poblaciones estudiadas desde Neuquén a Tierra del Fuego (Tabla 2.1). Como se observaron diferencias entre dos de las poblaciones en el tamaño del mayor de los pares de cromosomas con constricciones secundarias, se confeccionaron dos cariotipos para esta especie: uno para el Citotipo Sur correspondiente a la población Nro. 31 (Tabla 2.1) y otro para el Citotipo Norte construido en base a la población Nro. 27 (Tabla 2.1).

"Citotipo Sur": presenta un cariotipo muy simétrico con 5 pares sm y 23 m donde los cromosomas más simétricos se concentran entre los mayores del cariotipo ($r=0.479$). Es uniforme respecto a las longitudes de los cromosomas pero se observan valores relativamente altos en los C.V. de las razones de brazo, indicando una mayor heterogeneidad en la morfología que en el tamaño de los cromosomas. Además este citotipo posee dos pares de cromosomas metacéntricos con constricciones secundarias en el brazo corto que determinan en ambos casos un segmento distal mayor que el segmento proximal (Fig. 3.2 B).

"Citotipo Norte": No se observan diferencias significativas en los parámetros cromosómicos entre ambos citotipos (Tabla 3.1), pero se diferencian en el tamaño relativo del mayor de los cromosomas con constricciones secundarias (Tabla 3.2 y Fig. 3.2 B). Con el fin de verificar estas diferencias se calculó el tamaño relativo del mayor de los cromosomas con constricción secundaria en otras 5 poblaciones de esta especie resumiéndose los resultados en la Tabla 3.4

Tabla 3.4 Tamaño relativo del par mayor con constricciones secundaria.

Pob.*	"Citotipo Sur"			"Citotipo Norte"			
	31	30	36	26	29	27	28
	2.23	2.04	2.17	1.90	1.89	1.91	1.95
	2.31	2.39	2.19	1.81	1.93	1.95	2.02
	2.09		2.20	1.84	1.86	1.95	2.07
	1.97		2.24			2.00	1.90
	2.07		2.05			1.88	1.89
			2.12			1.84	
						1.84	
						1.88	
						1.85	
						1.81	
Media	2.13	2.21	2.16	1.85	1.89	1.89	1.97

F(ANOVA)= 13.05 ** ($p<0.01$)

Contraste Scheffe Citotipo Sur vs. Citotipo Norte ** ($p<0.01$)

* Referencias en Tabla 2.1

Si se representan las longitudes medias porcentuales de estos cromosomas en función de las latitudes de las poblaciones estudiadas (Fig. 3.4) se observa que las poblaciones que presentan el cromosoma con constricción secundaria de mayor tamaño relativo se concentran en el sur de la Patagonia mientras que las restantes lo hacen en el norte.

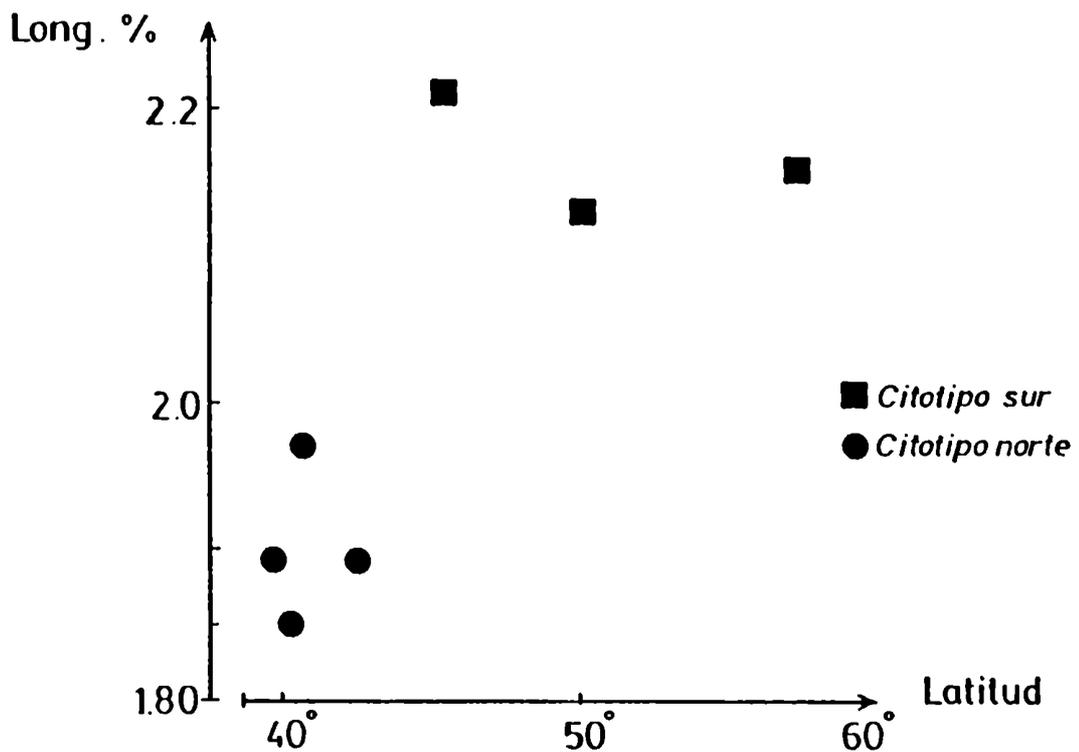


Fig. 3.4 Distribución geográfica de las poblaciones de *F. magellanica* con diferente longitud relativa del mayor de los cromosomas con constricción secundaria.

F. magellanica ($2n=42$): Este citotipo hexaploide fue encontrado solamente en dos poblaciones de Tierra del Fuego muy cercanas entre sí. El cariotipo no presenta diferencias significativas en ninguno de los parámetros cromosómicos con los citotipos octoploides. Posee 3 pares de cromosomas sm y 18 pares m entre los que se observan cuatro pares con constricciones secundarias, dos en brazo corto y dos en brazo largo. La diferencia entre este citotipo y los citotipos octoploides en el número máximo de cromosomas con constricciones secundarias es relativa, ya que ambas presentan un máximo de 8 nucleolos funcionales (Tabla 4.3).

CAPITULO 4: VARIACION DEL NUMERO DE NUCLEOLOS

4.1. VARIACION INTERESPECIFICA DEL NUMERO DE NUCLEOLOS

Las especies estudiadas en esta tesis mostraron una gran diversidad en el número de cromosomas con constricciones secundarias. Por ello se encaró un análisis a nivel interespecífico de la variación del número de nucleolos activos en células interfásicas mediante técnicas argénticas. Se incluyeron en este estudio especies nativas de Patagonia, NE y NO argentino hasta el Perú.

4.1.1 RECUENTOS EN APICES RADICULARES

A partir del recuento de 500 o más células por planta se estimó la media del número de nucleolos por núcleo y el número máximo de nucleolos por núcleo en cada especie (Fig. 4.1 A - F). La Tabla 4.1 muestra marcadas diferencias entre especies tanto en el número medio como en el número máximo de nucleolos por núcleo. En un extremo de esta variación se encuentra F. sp1 que presenta una media de 1.42 nucleolos por núcleo. Este valor varía en un rango entre 1.37 y 1.46 nucleolos por núcleo en los 4 individuos analizados, los que por otra parte coinciden en presentar un máximo de 2 nucleolos por núcleo (Fig. 4.1 A)

En el otro extremo de la variación, F. acanthophylla tiene una media de 4.22 nucleolos por núcleo, es decir más del doble de nucleolos funcionales por núcleo que en la especie anterior. La diferencia es mayor aún si se comparan los números máximos ya que en F. acanthophylla se encontró 1 máximo de 12 nucleolos (Tabla 4.1, Fig. 4.1 F). Esto implica una variación de 6 veces entre especies del mismo género y con igual nivel de ploidia. Entre estos dos extremos se ha encontrado una variación casi continua en los números medios y máximos de nucleolos por núcleo, siendo los números máximos más frecuentes 4 (6 especies), 9-10 nucleolos (9 especies) y 11-12 nucleolos (6 especies).

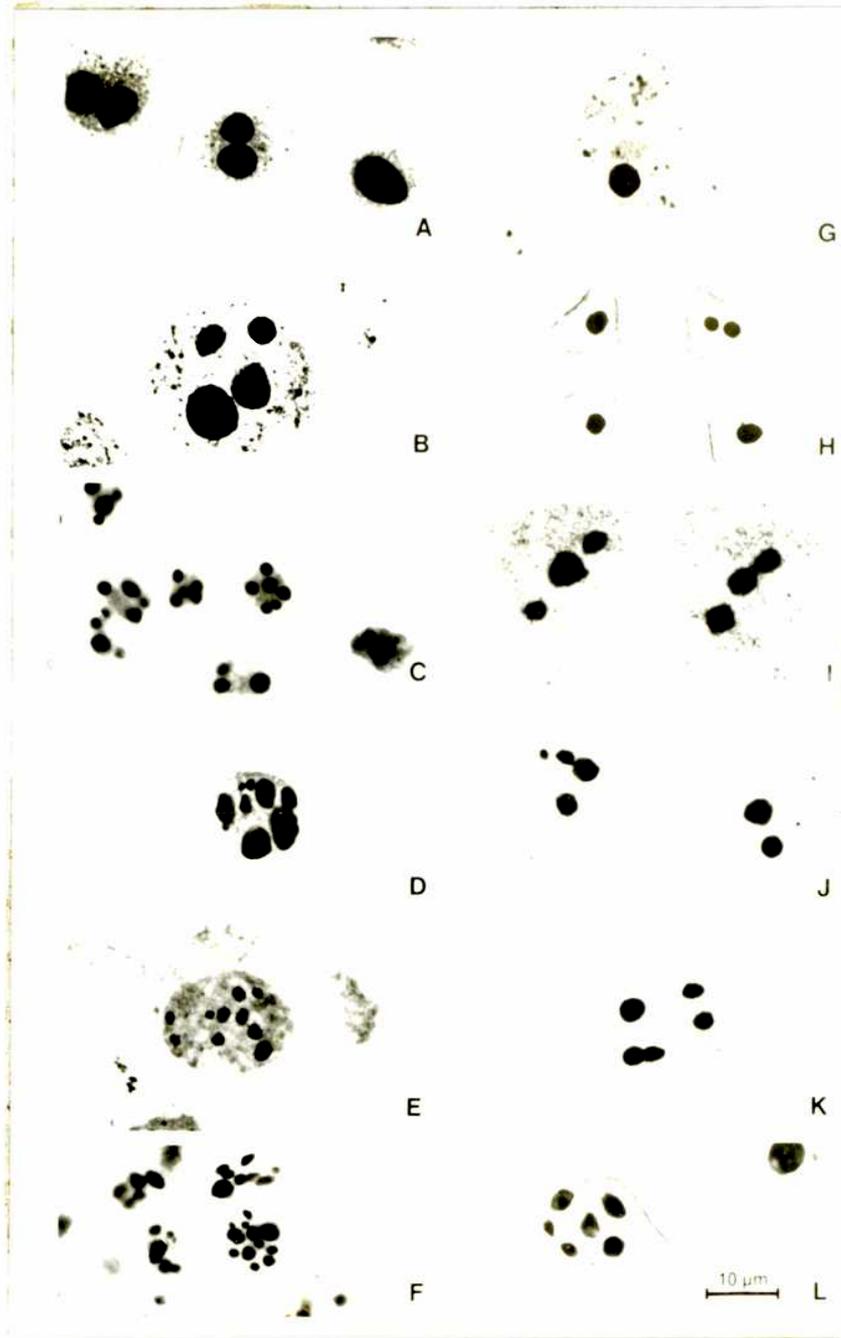


Fig. 4.1. Número máximo de nucleolos por núcleo. A-F: Apices radiculares. A.- *F. sp1*; B.- *F. ulochaeta*; C.- *F. contracta*; D.- *F. sp2*; E.- *F. pampeana* y F.- *F. acanthophylla*. G-L: Microsporas. G.- *F. sp1*; H.- *F. simpliciuscula*; I.- *F. contracta*; J.- *F. magellanica* 8x; K.- *F. kurtziana* y L.- *F. gracillima*.

Tabla 4.1 Media y número máximo nucleolos en ápices radiculares.

Especie	Nro. plan- tas	Nro. Núcleos	Nucleolos por núcleo	
			Media (\pm ES)	Máximo
<i>F. acanthophylla</i>	2	1026	4.22 \pm 0.19	12
<i>F. argentina</i>	3	1334	2.05 \pm 0.03	4
<i>F. argentinensis</i>	1	520	4.21	10
<i>F. cirrosa</i>	3	1619	3.56 \pm 0.13	10
<i>F. contracta</i>	3	1250	2.99 \pm 0.04	6
<i>F. chrysophylla</i>	1	514	3.78	10
<i>F. fimbriata</i>	2	1080	2.36 \pm 0.25	4
<i>F. gracillima</i>	5	2686	3.36 \pm 0.16	9
<i>F. kurtziana</i>	1	511	3.92	9
<i>F. lilloi</i>	1	523	4.63	10
<i>F. monticola</i>	2	1111	4.18 \pm 0.07	10
<i>F. pallescens</i>	2	1208	4.38 \pm 0.18	11
<i>F.p. var scabra</i>	2	1012	4.91 \pm 0.19	11
<i>F. pampeana</i>	4	2096	4.03 \pm 0.21	10
<i>F. purpurascens</i>	4	2109	2.79 \pm 0.11	7
<i>F. scabriuscula</i>	5	2645	3.93 \pm 0.14	12
<i>F. simpliciuscula</i>	3	1586	2.22 \pm 0.02	4
<i>F. sp1</i>	4	2068	1.42 \pm 0.02	2
<i>F. sp2</i>	2	1010	3.19 \pm 0.14	8
<i>F. superba</i>	1	597	2.34	4
<i>F. thermarum</i>	3	1693	4.03 \pm 0.25	11
<i>F. tunicata</i>	3	1577	4.64 \pm 0.09	11
<i>F. ulochaeta</i>	1	516	2.55	4
<i>F. ventanicola</i>	3	1559	3.63 \pm 0.34	10

En la Fig. 4.2 se graficó la distribución del número de nucleolos por núcleo en especies con máximos de 2, 4, 6, 8, 10 y 12 nucleolos por núcleo. En la misma se observa que los histogramas se encuentran sesgados hacia la derecha y que dicho sesgo se incrementa

en las especies con mayor número máximo. Estas últimas especies presentan además una disminución de las frecuencias de núcleos con un nucleolo y una reducción más acentuada aún de núcleos con el número máximo de nucleolos. También se manifiesta un aumento del número medio de nucleolos por núcleo al aumentar el número máximo, presentando ambos parámetros una correlación positiva $r=0.93$ y altamente significativa ($p<0.01$) (Tabla 4.1).

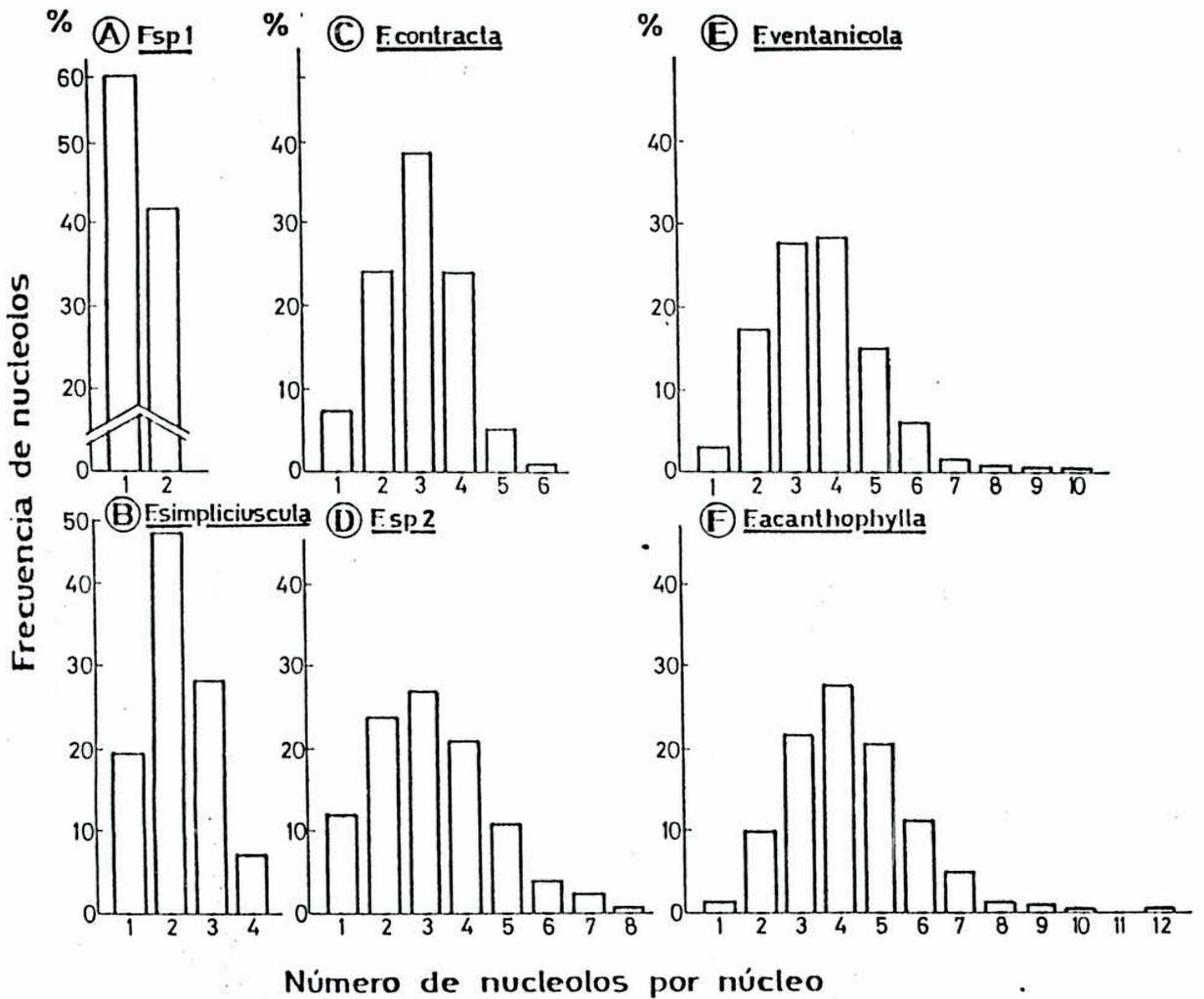


Fig. 4.2 Distribución del número de nucleolos por núcleo en especies con máximos de 2 (A); 4 (B); 6 (C); 8 (D); 10 (E) y 12 (F) nucleolos por núcleo

El ápice radicular es un meristema cuyos núcleos interfásicos se encuentran en diferentes estadios del ciclo celular y presentan por lo general un alto grado de fusión nucleolar. Es por esto que las frecuencias de núcleos con el número máximo son muy bajas subestimándose en algunos casos el número máximo de nucleolos. Inclusive en diferentes repeticiones dentro de una misma especie e incluso dentro de una misma población, se observan diferencias en el número máximo, especialmente en aquellas especies con alto número de nucleolos, como es el caso de *F. scabriuscula* y *F. thermanum* donde se encontraron números máximos de 8 a 12 y de 8 a 11 nucleolos por núcleo respectivamente.

4.1.2 RECIENTOS EN MICROESPORAS

El estudio de células haploides permite simplificar la determinación del número máximo de nucleolos de una especie ya que presentan la mitad del número de nucleolos que las células diploides. Además, a diferencia del meristema de raíz, el proceso de microesporogénesis se encuentra relativamente sincronizado. Esta sincronización determinaría una disminución del número medio de nucleolos por núcleo a lo largo de la maduración de las microsporas pues la media de nucleolos por núcleo disminuye a lo largo del ciclo celular (Ghosh 1976, Jordan y col. 1987). Esto se observó en *F. pampeana* cuyas tetradas mostraron una media de 2.92 nucleolos por núcleo haploide en 114 núcleos observados, promedio que disminuyó a 2.52 en 95 microsporas separadas pero sin opérculo, y a 2.21 en 500 microsporas con opérculo.

Teniendo en cuenta esta variación las tinciones con plata de nucleolos se realizaron en microsporas donde no se hubiese formado aún el opérculo. Los resultados encontrados se resumen en la Tabla 4.2.

Tabla 4.2 Número de nucleolos en microsporas

Especie	Nro. cel.	Nucleolos por núcleo	
		Media	Máximo
<u>F. cirrosa</u>	403	2.79	6
<u>F. contracta</u>	255	1.73	3
<u>F. fimbriata</u>	321	1.17	2
<u>F. gracillima</u>	513	2.94	6
<u>F. kurtziana</u>	506	2.24	5
<u>F. monticola</u>	523	2.86	6
<u>F. pallescens</u>	506	2.98	6
<u>F. pampeana</u>	220	2.71	6
<u>F. purpurascens</u>	341	2.31	4
<u>F. scabriuscula</u>	510	2.85	6
<u>F. simpliciuscula</u>	271	1.31	2
<u>F. sp.1</u>	206	1.00	1
<u>F. tunicata</u>	161	2.88	6
<u>F. ventanicola</u>	477	2.63	5

Los recuentos en microsporas confirman para la mayoría de las especies el número máximo de nucleolos por núcleos observado en ápice de raíz. Sin embargo en algunas especies con alto número de nucleolos como F. cirrosa, F. gracillima, F. monticola y F. pampeana se encontró un par más de nucleolos en las microsporas que en los ápices radiculares. Estas diferencias, unidas a la ausencia de valores inferiores a los determinados en ápices radiculares, señalan la ventaja de las determinaciones del número máximo de nucleolos por núcleo en microsporas.

También la Tabla 4.2 muestra que todas las especies afines a F. pallescens (Sección 3.3.1) presentan 10 a 12 nucleolos funcionales (10 nucleolos: F. kurtziana, F. ventanicola y 12 nucleolos: F. gracillima, F. monticola, F. pallescens, F. pallescens var. scabra, F. scabriuscula y F. tunicata). También presenta 12

nucleolos F. cirrosa, especie cuya inclusión en el grupo anterior es incierta en base a la morfología de sus cromosomas (Fig. 3.3)

4.2 VARIACION NUCLEOLOAR INTRAESPECIFICA E INTRAPOBLACIONAL EN

F. magellanica

4.2.1 VARIACION INTRAESPECIFICA

F. magellanica es la única especie patagónica que mostró 2 números cromosómicos diferentes. Esta heterogeneidad se encuentra acompañada por una gran variabilidad en el número de nucleolos.

En la Tabla 4.3 se indican los números medios y máximos de nucleolos por núcleo en distintas poblaciones (Tabla 2.1) de F. magellanica, tanto en ápices radiculares como en microesporas.

Tabla 4.3 Nro. de nucleolos en poblaciones de F. magellanica

Citotipo	Nro pob	Nro. núcleos	Media nucleolos		Máximo nucleolos	
			Microspora	Raiz	Microspora	Raiz
<u>F. magellanica</u> 6x						
	38	532		2.69		5
	37	500	2.00	3.02	4	6
<u>F. magellanica</u> 8x						
	28	556		2.44		6
	29	508		2.46		7
	26	519		2.61		5
	31	446		2.83		7
	30	509		2.88		8
	FL2*	36	2073	2.83		7
	FL1	36	2096	3.41		8
	34	148	1.61		4	
	27	500	1.42		2	

* FL2 y FL1 son dos individuos diferentes de la población 36.

Ambos citotipos muestran un máximo de 4 pares de nucleolos a pesar de las diferencias de ploidía y una gran variabilidad en los

recuentos en ápices radiculares. En las microsporas de las poblaciones octoploides se encontró un máximo de cuatro pares de nucleolos por núcleo en la población 34 , mientras que la población 27 mostró 2 pares menos. Este último resultado podría indicar la existencia de diferencias en el número máximo de nucleolos entre diferentes poblaciones de F. magellanica. Sin embargo, es necesario un mayor número de observaciones del ápice radicular y de las microsporas de la misma planta para conocer mejor el origen de la variación nucleolar en esta especie.

La variación del número máximo de nucleolos en F. magellanica (8X) se complica porque también se observa un claro dimorfismo de los nucleolos registrándose un máximo de 4 nucleolos y 4 micronucleolos. Con el fin de cuantificar estas diferencias se midió la superficie nucleolar en 10 núcleos con 7 nucleolos. Las frecuencias de nucleolos con diferentes superficies (expresadas como porcentaje de la superficie nucleolar total) muestran una distribución bimodal; resultando la superficie promedio de los micronucleolos aproximadamente 7 veces menor a la de los nucleolos (Fig. 4.3).

Es interesante agregar aquí, que las poblaciones octoploides estudiadas cromosómicamente tienen un máximo de 2 pares de cromosomas con constricciones secundarias. Estas 4 constricciones corresponderían a los 4 nucleolos, y los micronucleolos no se manifestarían como constricciones secundarias en metafase. Una situación similar ha sido observada en Elymus (Heneen 1963), Allium (Sato y col. 1980), Hordeum (Jessop & Subrahmanyam 1984, Linde-Laursen 1984 y Linde-Laursen et al. 1986) y Triticum (Martini et al. 1982)

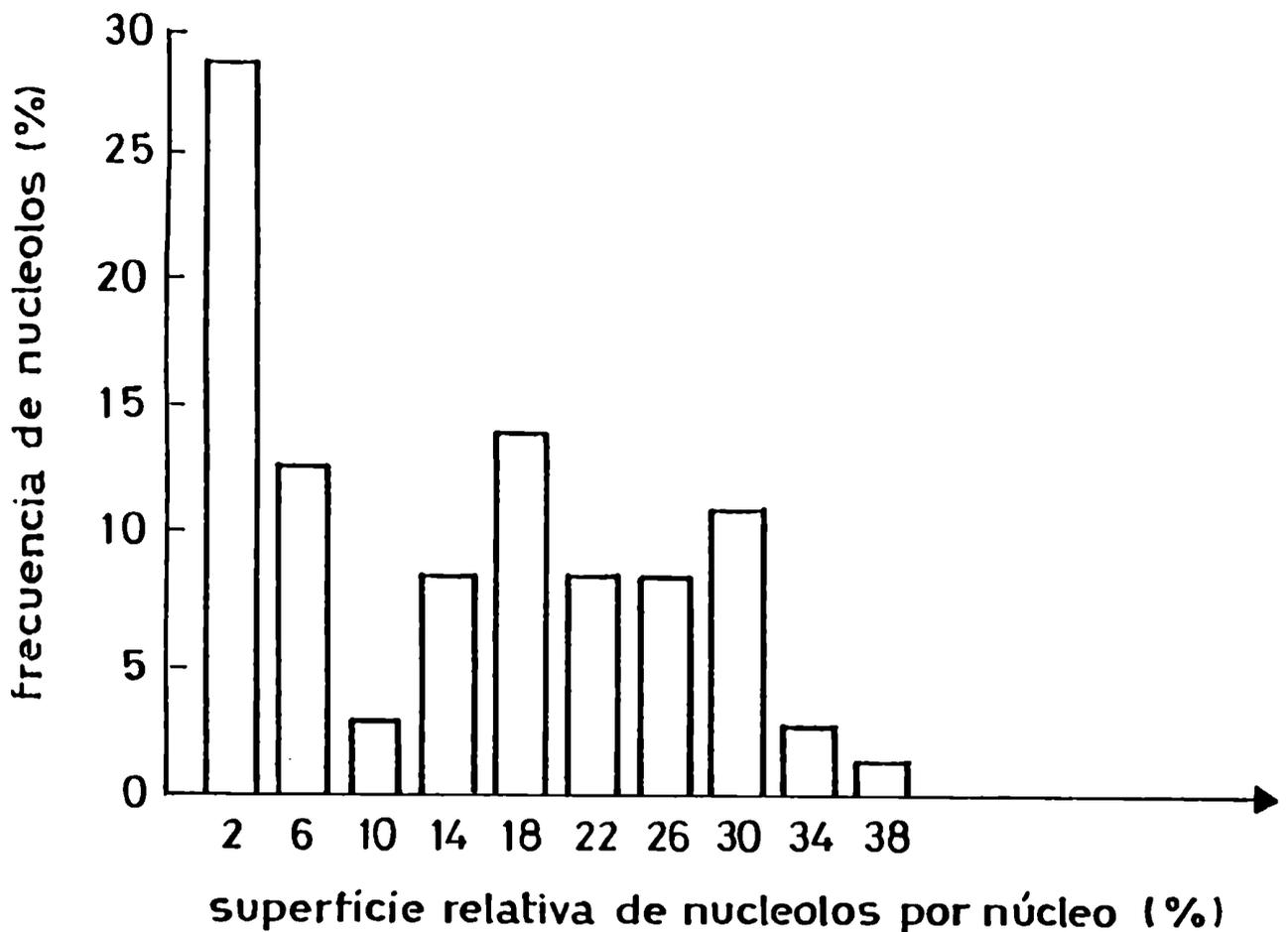


Fig. 4.3 Superficie relativa de 70 nucleolos y micronucleolos en 10 núcleos de *F. magellanica* 8x (Pob. 36, FL1).

4.2.2 VARIACION INTRAPOBLACIONAL

La frecuencia de células con más de 4 nucleolos es muy baja en todas las poblaciones octoploides de *F. magellanica* (menos del 5% de los núcleos) lo que origina una media de 2.4 - 2.9 nucleolos por núcleo. Sin embargo 1 individuo 8X de la población 36 (FL1) presenta una media de 3.4 nucleolos por núcleo, significativamente mayor que las restantes poblaciones, y que otro individuo (FL2) de la misma población. Estas diferencias entre FL1 y FL2 se mantuvieron en 4 repeticiones (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 Variación intrapoblacional del número de nucleolos. Las medias se expresan con sus intervalos de confianza del 95%.

Ind.	% núcleos con disitinto nro. nucleolos								% con más de 5 nuc.	Media
	1	2	3	4	5	6	7	8		
FL1	4.3	19.5	32.6	25.7	11.6	5.6	0.8		18.0	3.41
	3.7	12.7	26.5	30.5	18.8	6.1	1.5	0.2	26.9	3.74
	8.4	23.3	34.7	21.8	8.6	2.7	0.4	0.2	11.8	3.09
	4.3	19.7	30.2	28.9	11.8	3.9	1.1		16.9	3.40
									<u>18.4 ± 10.0</u>	<u>3.41 ± 0.42</u>
FL2	7.5	25.2	42.0	20.4	3.8	1.0	0.2		4.9	2.91
	6.0	30.3	38.0	22.0	3.3	0.6			3.9	2.88
	9.6	37.6	38.2	12.7	2.0				2.0	2.60
	7.1	26.9	38.8	22.2	3.9	0.9	0.2		5.0	2.93
									<u>3.9 ± 2.2</u>	<u>2.83 ± 0.25</u>

En la Tabla 4.4 puede apreciarse que FL1 presenta una mayor frecuencia de células con más de 5 nucleolos y un mayor número medio de nucleolos que FL2 ($p < 0.01$). Los valores de estos dos parámetros obtenidos en FL2 son similares a los observados en las otras 5 poblaciones de *F. magellanica* analizadas.

4.3 RELACION ENTRE NUMERO DE NUCLEOLOS Y DE CROMOSOMAS CON CONSTRICCIONES SECUNDARIAS

En la mayoría de las especies el número de cromosomas con constricciones secundarias concuerda con el número máximo de nucleolos (Tabla 3.2 y Tabla 4.1) y su correlación es altamente significativa $r = 0.89$ ($p < 0.01$). También se observó alta correlación entre el número de cromosomas con constricciones secundarias y el número medio de nucleolos por núcleo $r = 0.88$. Esta coincidencia

entre ambos parámetros se debe a que tanto el número de constricciones secundarias como el número medio y máximo de nucleolos dependen del número de organizadores nucleolares (NOR) presentes.

Sin embargo, en cuatro especies (F. cirrosa, F. monticola, F. pampeana, y F. purpurascens) se encontró 1 par menos de cromosomas con constricciones secundarias que el número máximo de nucleolos por núcleo observado en microsporas. Estas diferencias se deben probablemente a la dificultad de detectar placas metafásicas donde se distingan todas las constricciones secundarias. Por el contrario en F. acanthophylla se registró un par más de cromosomas con constricciones secundarias que el máximo número de nucleolos por núcleo. Debe señalarse sin embargo que en esta última especie no pudo realizarse un estudio del número de nucleolos en microsporas, por lo que el número máximo podría haber sido subestimado.

4.4 VARIACION FISIOLÓGICA DEL NÚMERO DE NUCLEOLOS EN APICES RADICULARES

La variación intraespecífica observada en el número medio de nucleolos por núcleo (Tabla 4.1), sugiere la posibilidad de que dicha variación sea influenciada por las condiciones ambientales. Con el fin de cuantificar el efecto de la variación ambiental sobre el número de nucleolos por núcleo se sometieron 8 clones de una planta de F. acanthophylla a 2 tratamientos diferentes (T1: 20° C continuos y T2: 7-10° C diurnos y 1-3° C nocturnos). El procedimiento seguido se detalla en la sección 2.2.3

El número medio de nucleolos encontrado en los 3 ápices radiculares analizados por planta (500 núcleos por ápice), junto a las medias por planta y por tratamiento se resumen en la Tabla 4.5

Tabla 4.5 Medias del número de nucleolos por núcleo a diferentes temperaturas.

	Tratamiento 1		Tratamiento 2	
	Raiz	Planta	Raiz	Planta
Planta 1	4.548	4.451	3.562	3.810
	4.272		3.996	
	4.532		3.878	
Planta 2	4.158	4.268	3.320	3.485
	4.402		3.776	
	4.244		3.360	
Planta 3	4.102	4.193	3.732	3.774
	4.200		3.674	
	4.278		3.912	
Planta 4	4.102	4.199	3.954	3.947
	4.186		4.080	
	4.308		3.808	
	Media T1 = 4.278		Media T2 = 3.754	

El tratamiento 1 mostró un promedio de 4.28 nucleolos por núcleo. Sólo 1 núcleo entre los 6000 analizados para este tratamiento presentó un máximo de 12 nucleolos, y dos núcleos 11 nucleolos.

El tratamiento 2 mostró una media de 3.75 nucleolos por núcleo y un máximo de 11 nucleolos en 1 sola célula.

Con el fin de comparar las diferencias entre los tratamientos y cuantificar las diferentes fuentes de variación, se realizó un análisis de la varianza anidado.

Tabla 4.6 Análisis de la varianza (diseño anidado)

Fuente de variación	Gl.	% de la varianza	F	p
Entre tratamientos	1	75.1%	20.98	p<0.01
Entre plantas	6	10.1%	3.04	0.025<p<0.05
Error	16	14.8%		

Las diferencias entre tratamientos son altamente significativas ($p < 0.01$) y absorben el 75.1% de la varianza entre números medios de nucleolos por núcleo. Por otro lado las diferencias entre plantas dentro de cada tratamiento no son altamente significativas y representan sólo el 10% de la variación encontrada. Finalmente, la variación entre ápices radiculares en cada planta es también pequeña y aporta el 14.8% de la varianza.

En conclusión es posible afirmar que la media de nucleolos por núcleo en el meristema apical, está significativamente influenciada por las condiciones del ambiente, en este caso la temperatura.

CAPITULO 5: MEIOSIS Y SISTEMA REPRODUCTIVO

5.1 MEIOSIS

En la Tabla 5.1 se detalla el comportamiento meiótico estudiado en 25 CMP, indicándose para cada especie: la población estudiada, el nivel de ploidía y el porcentaje de células con diferentes configuraciones.

Tabla 5.1 Análisis de la meiosis

Sp.	Pob.	2n	Nro. CMP	Nro. de CMP				
				2 I	II	I+III	IV	
<u>F. cirrosa</u>	10	42	25	2	23	0	0	
<u>F. contracta</u>	11	42	25	0	25	0	0	
<u>F. gracillima</u>	19	42+1B	25	1	24	0	0	
	15	42	25	0	25	0	0	
	20	42+2B	25	0	25	0	0	
<u>F. kurtziana</u>	22	42	25	0	24	0	1	
<u>F. magellanica</u> 6x	38	42	25	0	24	1	0	
	8x*	32	56+0-6B	25	4	21	0	0
<u>F. pallescens</u>	57	42	25	1	24	0	0	
	54	42	25	1	24	0	0	
	60	42	25	0	25	0	0	
<u>F. pampeana</u>	67	56	25	0	25	0	0	
<u>F. purpurascens</u>	70	42	25	2	23	0	0	
	70	42	25	0	25	0	0	
<u>F. scabriuscula</u>	75	42	25	0	25	0	0	
	72	42	25	0	25	0	0	
<u>F. simpliciuscula</u>	77	42	25	1	24	0	0	
<u>F. tunicata</u>	85	42	25	0	25	0	0	
<u>F. ventanicola</u>	89	42	25	1	24	0	0	
-	90	42	25	0	25	0	0	

* Material analizado a partir de varias panojas Seis CMP mostraron 4 a 6 B, y 3 de ellas poseían 1 III que se asume formado por cromosomas B.

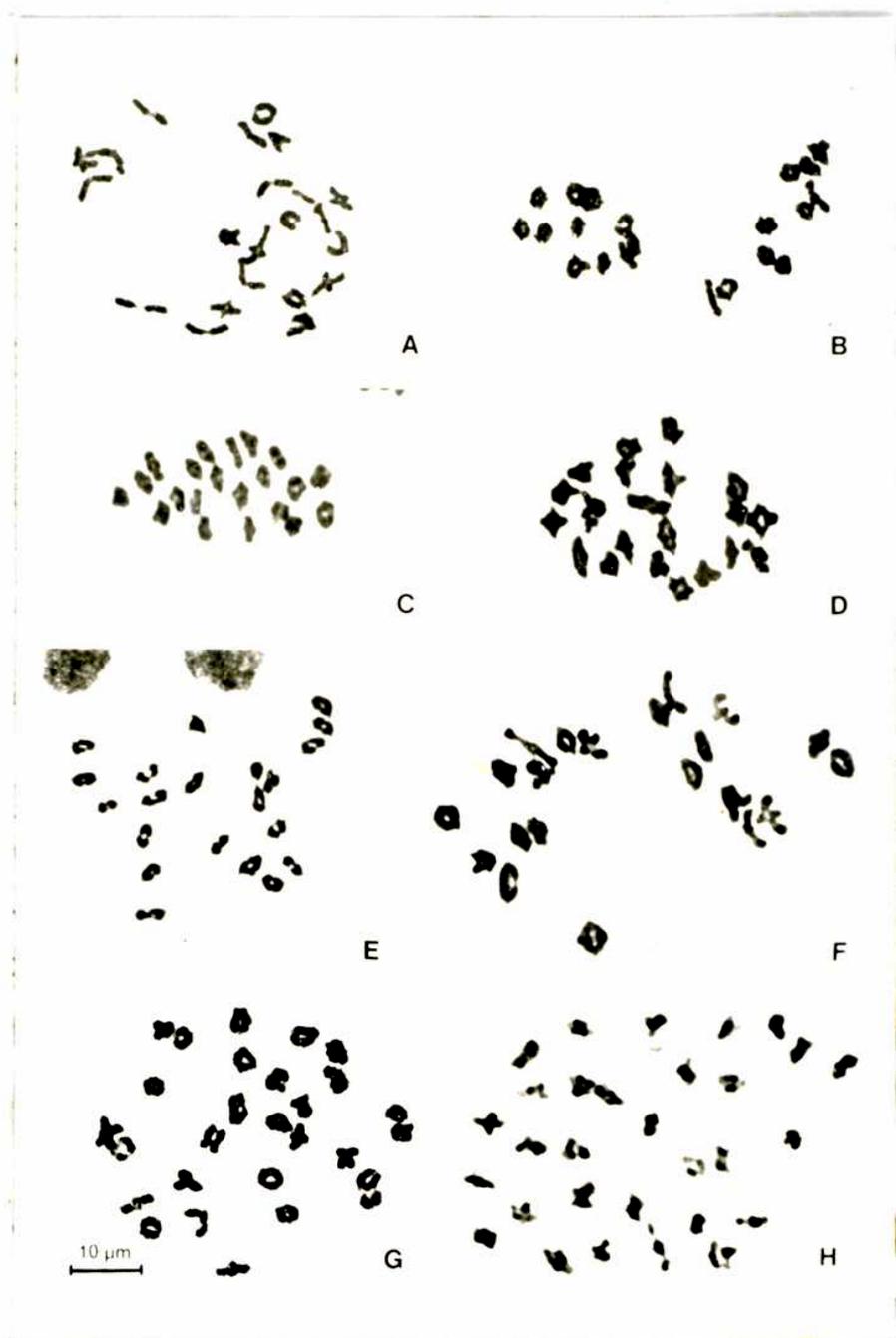


Fig. 5.1 Primera división meiótica. A.- F. purpurascens (21 II); B.- F. contracta (21II); C.- F. pallescens; D.- F. gracillima (21II + 1 B); E.- F. ventanicola (21 II); F.- F. simpliciuscula (21 II); G.- F. pampeana (28 II); H.- F. magellanica (30 II + 1 I, 5B)

La meiosis en las 12 especies estudiadas es marcadamente regular (Fig. 5.1) y casi no se observaron multivalentes, excepto un trivalente en una CMP del citotipo hexaploide de F. magellanica y un cuadrivalente en F. kurtziana. Estos multivalentes podrían deberse a una cierta homeología entre 2 de los genomas de cada uno de los hexaploides, o a una traslocación entre segmentos cromosómicos pequeños.

Puede decirse entonces que las especies estudiadas se comportan citológicamente como aloploidos o aloploidos segmentarios (F. magellanica 6x y F. kurtziana). Este resultado concuerda con los cariotipos presentados, donde los cromosomas se agrupan mejor de a pares que en grupos de 4, 6 u 8 cromosomas homomórficos.

En la Tabla 5.2 se presentan los porcentajes de bivalentes con 1, 2 y 3 o más quiasmas y la frecuencia de quiasmas por bivalente. Para cada uno de estos 4 parámetros se realizó un análisis de la varianza (los porcentajes de bivalentes fueron transformados en arcoseno).

Las 2 plantas de F. purpurascens presentan una frecuencia de quiasmas por bivalentes significativamente menor (Scheffé $p < 0.01$) que las restantes especies patagónicas de Festuca analizadas (Tabla 5.2). Dichas diferencias se manifiestan además en los porcentajes significativamente mayores de bivalentes con 1 quiasma (Tabla 5.2).

Las restantes especies muestran una variación casi continua en la frecuencia de quiasmas por bivalente, por lo que resulta difícil establecer grupos de límites definidos. Sin embargo, las poblaciones de F. gracillima y F. magellanica poseen valores mayores, lo que coincide con el porcentaje de bivalentes con 3 o más quiasmas relativamente mayor que en otras especies (Tabla 5.2).

No se observaron diferencias intraespecíficas significativas en la frecuencia de quiasmas por bivalente entre las dos poblaciones analizadas de F. purpurascens, F. scabriuscula, F. ventanicola y F. magellanica (Tabla 5.2). En cambio en F. pallescens y en F. gracillima se encontraron diferencias intraespecíficas

significativas ($p < 0.01$), las que sin embargo, deben tomarse como preliminares ya que se analizó un sólo individuo por población (Tabla 5.2).

Tabla 5.2 Frecuencia media de quiasmas

Especie	Pob.	Nro.	% de II			X Frec. quiasmas por II
	Nro.	CMP	1q.	2q.	3q.	
<u>F. cirrosa</u>	10	25	16	81	2	1.86
<u>F. contracta</u>	11	25	13	81	6	1.93
<u>F. gracillima</u>	19	25	11	80	9	1.97
	15	25	7	82	11	2.04
	20	25	5	74	20	2.15
<u>F. kurtziana</u>	22	25	20	75	5	1.85
<u>F. magellanica</u>	6x 38	25	18	70	11	1.93
	8x* 32	25	10	71	17	2.08
<u>F. pallescens</u>	57	25	27	69	4	1.77
	54	25	21	75	4	1.82
	60	25	11	84	4	1.93
<u>F. pampeana</u>	67	25	26	72	1	1.75
<u>F. purpurascens</u>	70	25	44	53	3	1.43
	70	25	58	41	1	1.58
<u>F. scabriuscula</u>	75	25	25	73	2	1.78
	72	25	20	78	2	1.82
<u>F. simpliciuscula</u>	77	25	28	63	9	1.82
<u>F. tunicata</u>	85	25	27	73	0	1.73
<u>F. ventanicola</u>	89	25	13	85	1	1.88
	90	25	13	85	2	1.89
F ANOVA (** $p < 0.01$)			44**	28**	34**	79**

5.2 MEIOSIS Y SISTEMA REPRODUCTIVO EN F. gracillima Y F. pallescens

5.2.1 MEIOSIS

En la Tabla 5.3 se comparan la frecuencia y posición de los quiasmas en tres poblaciones de F. gracillima y de F. pallescens.

F. gracillima muestra un mayor grado de recombinación, reflejado en una frecuencia de quiasmas más alta originada por un mayor porcentaje de bivalentes con 3 o más quiasmas ($p < 0.01$). Además en F. gracillima los quiasmas se encuentran más frecuentemente en posiciones intersticiales como lo muestra el coeficiente de terminalización significativamente menor ($p < 0.01$)

Tabla 5.3 Frecuencias y posiciones de quiasmas en F. pallescens y F. gracillima (intervalos de confianza del 95%)

Población	%II 1q		%II 2q		%II 3q o más		Quiasmas por II		Indice de terminalización	
<u>F. pallescens</u>										
50	27	6	69	6	4	2	1.77	0.06	0.79	0.02
47	21	2	75	3	4	2	1.82	0.03	0.84	0.03
53	11	2	84	3	4	2	1.93	0.03	0.70	0.03
<u>F. gracillima</u>										
15	11	3	80	4	9	2	1.97	0.03	0.54	0.03
11	7	2	82	3	11	3	2.04	0.03	0.51	0.03
16	5	2	74	4	20	4	2.15	0.04	0.48	0.04
F(entre pob.)	32.28**		8.90**		25.70**		58.45**		100.67**	
Scheffe										
PAL vs GRA	$p < 0.01$		NS		$p < 0.01$		$p < 0.01$		$p < 0.01$	

** $p < 0.01$

5.2.2 SISTEMA REPRODUCTIVO

Para complementar los estudios meióticos de estas dos especies se analizó el sistema reproductivo de las mismas. En la Tabla 5.4 se muestran los resultados obtenidos de autopolinización forzada en el jardín experimental de Rio Gallegos. En la misma se observa que F. gracillima muestra porcentajes de cariopses muy bajos y hasta nulos, sugiriendo que se trata de una especie autoincompatible. En cambio, los resultados de F. pallescens son más variables y sugerirían una pérdida parcial de la autoincompatibilidad ya que en todas las

poblaciones se encuentra algún individuo con porcentajes de cariopses superiores al 60%. La presencia de individuos autocompatibles en poblaciones naturales de F. pallescens coincide con la capacidad de esta especie, normalmente cordillerana, para ocupar ambientes azonales. En cambio, F. gracillima habita en los suelos zonales de la estepa.

Tabla 5.4 Porcentaje de cariopses tras autofecundación

----- Especie	Población	Indiv.	Antecios	% cariopses -----
<u>F. pallescens</u>	Coy Aike	1	71	7.0
		2	58	34.5
		3	65	18.5
		4	60	70.0
	Monte León	1	101	63.4
	Co. Buenos Aires	1	102	44.1
		2	101	76.2
		3	120	31.7
	Río Turbio	1	96	67.7
		2	104	17.3
<u>F. gracillima</u>	Palermo Aike	1	75	8.0
		2	104	1.9
		3	54	3.7
		4	39	23.1
		5	47	21.3
	Fuente del Coyle	1	48	8.3
		2	64	0.0
		3	86	16.3
		4	117	0.0
		5	59	0.0
		6	89	0.0

5.2.3 EPOCA DE FLORACION

Se realizó una observación de un día del estado fenológico de *F. gracillima* y *F. pallescens* en tres poblaciones del sur de Santa Cruz, donde conviven ambas especies: Chimen Aike (8/12/87), Punta Loyola (9/12/87) y Palermo Aike (10/12/1987). En cada una ellas se observó el grado de desarrollo de más de 300 panojas pertenecientes a 10 individuos de cada especie, que se presenta en la Fig. 5.2.

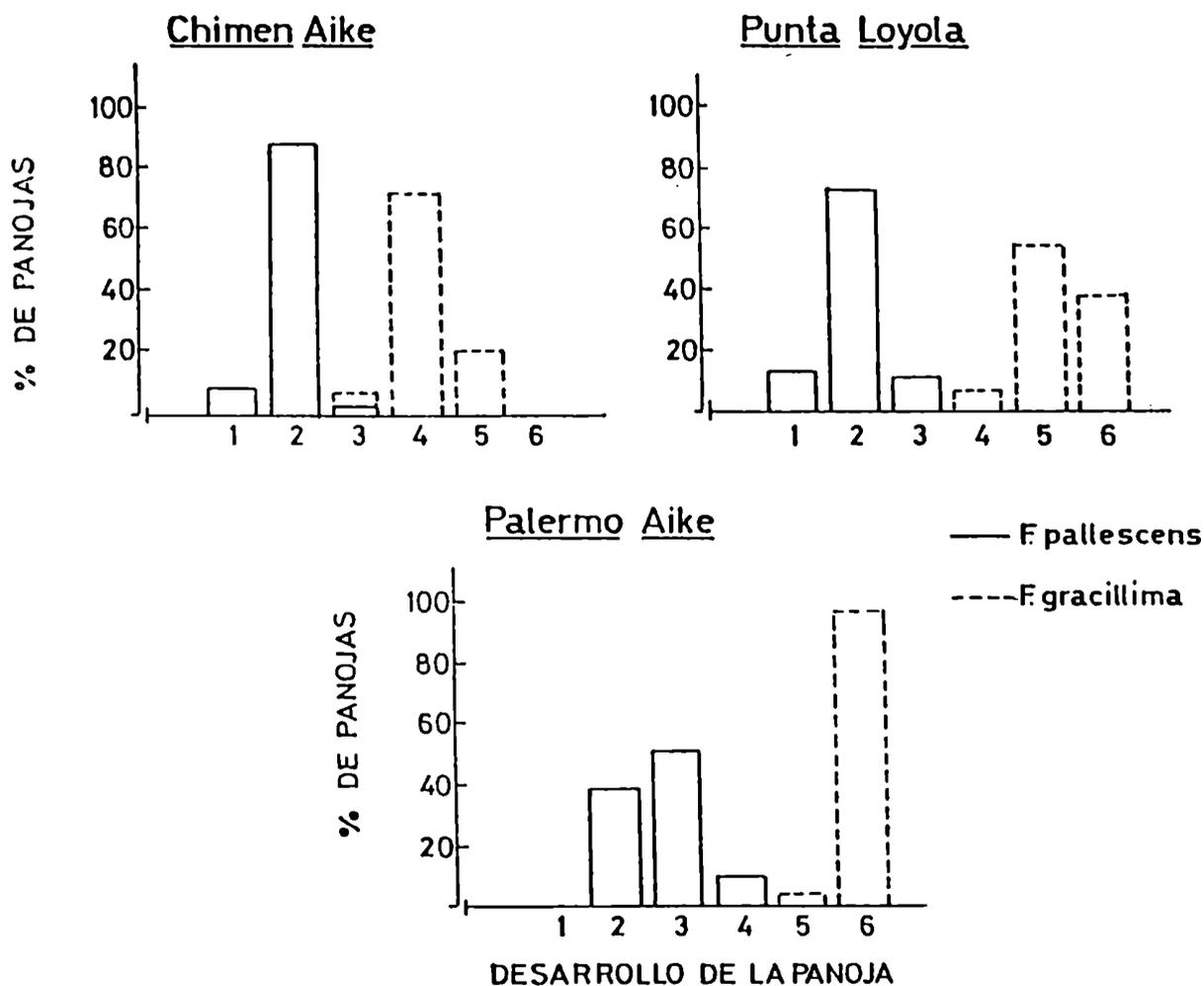


Fig. 5.2 Grado de desarrollo de las panojas en tres poblaciones del sur de Santa Cruz, donde conviven *F. pallescens* y *F. gracillima*.

En la Fig. 5.2 se observa que existe un desfase entre la floración de F. gracillima y la de F. pallescens, aunque por tratarse de una observación puntual no puede decirse si existe o no algún momento de superposición en la liberación del polen de ambas

CAPITULO 6: HIBRIDOS

Tanto a nivel experimental como en el campo, se ha tratado de producir o detectar híbridos interespecíficos. En el campo se han observado individuos intermedios entre *F. pallescens* y *F. gracillima*, especies entre las que se intentó además la producción de híbridos por medio de polinizaciones controladas. La ausencia de floración en la mayoría de las especies patagónicas en las condiciones climáticas de Buenos Aires, limitó los intentos de producción de híbridos interespecíficos. Los mismos sólo se realizaron entre *F. acanthophylla*, *F. tunicata* y *F. ventanicola*, las que florecieron ocasionalmente en Buenos Aires.

6.1 HIBRIDOS NATURALES

6.1.1 MORFOLOGIA

Se estudió 1 población del sur de Santa Cruz (Chimen Aike) donde conviven *F. pallescens* y *F. gracillima*, especies muy afines cromosómicamente (Fig. 3.3).

En 24 individuos (10 correspondientes a *F. pallescens*, 10 a *F. gracillima* y 4 morfológicamente intermedios) se midieron 10 caracteres morfológicos y anatómicos considerados importantes en la discriminación de ambas especies (Dubcovsky y Martínez 1988a).

Vegetativos

1. Ancho de la lámina, medido en corte transversal en la mitad de la anteúltima lámina de un macollo no reproductivo.
2. Presencia (1) o ausencia (0) de pulvinulo calloso en la base de la lámina.
3. Número de haces de la lámina (en corte transversal).
4. Porcentaje de costillas con esclerénquima adaxial.

Reproductivos

5. Diámetro de la caña en la base de la panoja.
6. Longitud de la panoja.
7. Número de nudos de la panoja.

8. Número de espiguillas.

9. Longitud de la primer rama de la panoja.

10. Número de espiguillas de la primer rama de la panoja.

Los resultados obtenidos se resumen en la Tabla 6.1

Tabla 6.1 Matriz básica de datos

Especie		Carácter									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<u>E. gracillima</u>	542	0.62	0	5	0.00	0.50	6.0	5	5	1.7	1.0
	543	0.60	0	5	0.00	0.55	8.0	5	5	2.1	1.0
	544	0.65	0	5	0.00	0.55	6.1	5	5	1.7	1.0
	545	0.65	0	5	0.00	0.50	7.1	7	7	1.5	1.0
	546	0.65	0	5	0.00	0.50	6.5	5	5	2.5	1.0
	547	0.60	0	5	0.00	0.50	5.5	5	5	1.7	1.0
	548	0.50	0	4	0.00	0.55	6.0	5	5	1.5	1.0
	549	0.50	0	5	0.00	0.55	7.0	5	5	1.8	1.0
	550	0.68	0	5	0.40	0.55	6.5	6	7	2.5	2.0
	551	0.57	0	5	0.00	0.55	6.0	6	6	2.7	1.0
	<u>E. pallescens</u>	552	1.15	1	11	1.00	1.10	18.0	11	28	7.2
553		1.50	1	11	1.00	1.20	15.5	11	34	7.4	6.0
554		1.10	1	11	0.91	0.95	14.0	7	15	7.1	4.0
555		1.10	1	11	0.73	1.20	15.2	11	34	6.2	4.0
556		1.15	1	11	0.91	1.00	19.5	8	27	5.2	4.0
557		1.10	1	11	1.00	1.20	15.2	9	26	6.5	4.0
558		1.05	1	9	1.00	1.35	18.0	12	55	4.5	6.0
559		1.05	1	9	0.78	1.05	19.0	10	31	7.1	5.0
560		1.15	1	10	1.00	1.20	18.2	9	27	3.7	3.0
561		1.00	1	9	0.80	1.05	14.6	10	32	3.6	4.0
Intermedias	538	0.88	0	6	0.10	0.83	15.2	7	13	3.9	2.3
	539	0.70	0	6	0.67	0.70	12.7	6	14	3.5	2.0
	540	0.86	1	7	0.71	0.65	9.9	6	9	3.6	2.0
	541	0.82	0	6	0.83	1.00	14.0	6	12	6.6	2.3

A partir de esta matriz básica de datos estandarizada por caracteres, se realizó un análisis de componentes principales

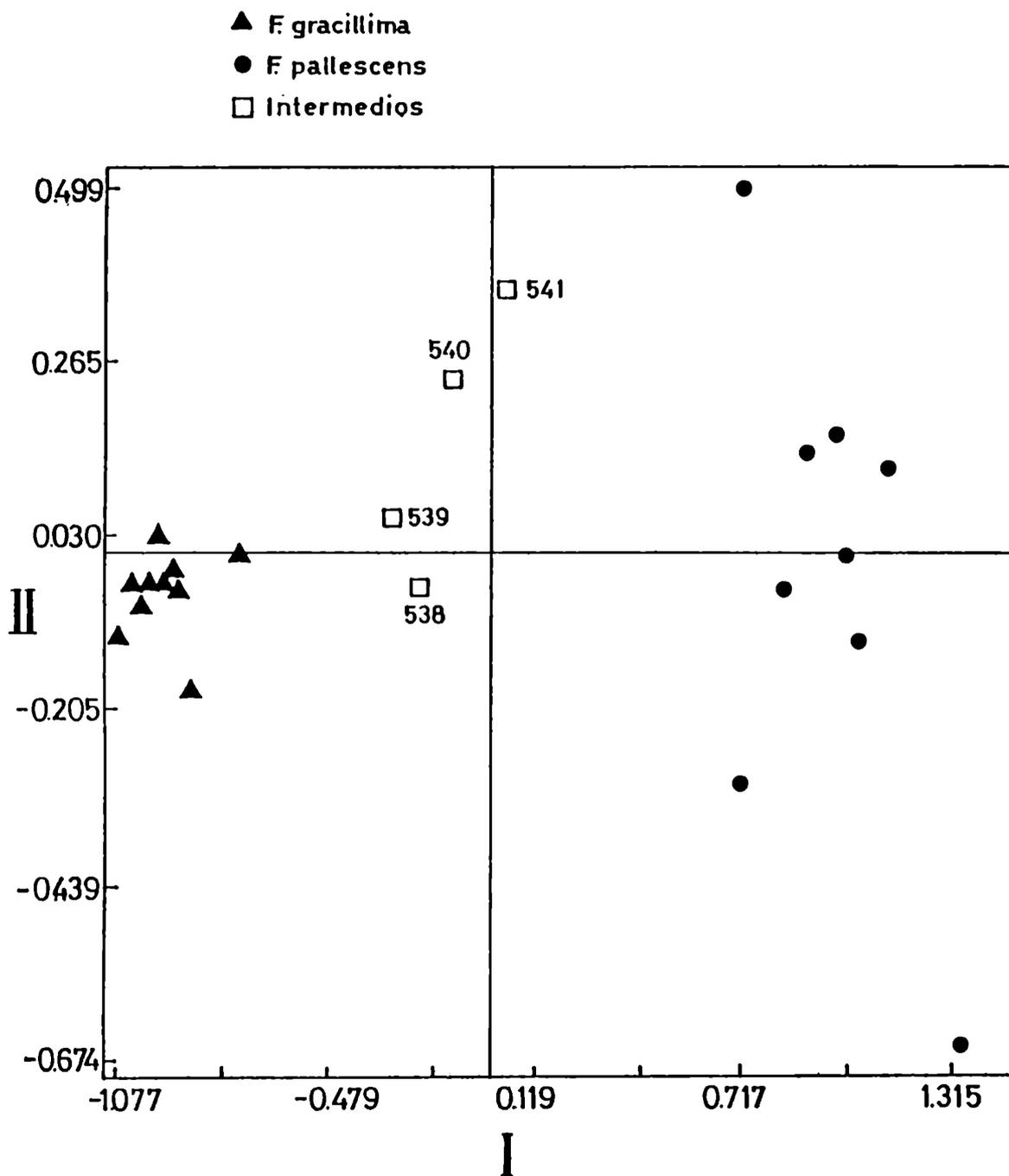


Fig. 6.1 Ejes I y II del análisis de componentes principales de 24 individuos de la población de Chimen Aike, Santa Cruz.

Los caracteres utilizados son sólo aquellos que discriminan a F. pallescens de F. gracillima por lo que los mismos se hallan correlacionados entre sí. Esto determina que el primer componente (Fig. 6.1), que separa ambas especies, represente el 85.3% de la variación, mientras que el segundo eje muestra sólo el 4.85% de la variación. Los 10 caracteres estudiados presentan una contribución al primer componente superior a 0.86 mientras que ninguno de los caracteres muestra una contribución al segundo componente mayor de 0.39.

F. pallescens presenta una variabilidad morfológica mayor que la de F. gracillima que se refleja en una dispersión mayor en las posiciones de ambos ejes de la Fig. 6.1 ($p < 0.05$).

Los 4 posibles híbridos muestran posiciones intermedias en el eje 1 que discrimina ambas especies. Los individuos 538 y 539 no se encuentran exactamente en el medio de ambas especies sino ligeramente más cercanos a F. gracillima, lo que podría indicar introgresión hacia esta última especie.

6.1.2 MEIOSIS Y FERTILIDAD

El individuo 540 de morfología intermedia mostró una meiosis regular con 21 II (Tabla 6.2).

Tabla 6.2 Análisis de la meiosis. Valores con sus intervalos de confianza del 95%.

Nro.	2n.	% de II			Quiasmas por II	Coef. de terminal.
		1q.	2q.	3q.		
25	42	19 ± 3	76 ± 4	5 ± 2	1.87 ± 0.04	0.70 ± 0.03

La frecuencia de quiasmas por bivalente y el coeficiente de terminalización es similar a los encontrados en F. pallescens (Tabla 5.3).

Los estudios morfológicos y meióticos se complementaron con ensayos de fertilidad de polen, estimada mediante tinción con azul de algodón y de producción de semilla en el campo (Tabla 6.3).

Tabla 6.3 Fertilidad de polen y producción de semilla en el campo

Individuo	Nro. granos	% granos teñidos	Antecios	% cariopses llenos
538	1000	60.5	210	13.3
539	630	70.6	156	23.1
540			72	13.8
541	500	50.2	148	45.9

Las plantas típicas de F. pallescens y F. gracillima mostraron un porcentaje de polen normal (>89%) y de cariopses llenos en el campo (>50%) siempre superiores a los posibles híbridos naturales.

En cuanto a la producción de híbridos artificiales entre F. pallescens y F. gracillima, luego de castrar 101 flores de F. gracillima (3 plantas) y polinizarlas con polen de F. pallescens sólo se obtuvieron 3 cariopses chuzos que no germinaron. En el cruzamiento recíproco se castraron 135 flores de F. pallescens de Rio Turbio de las que se obtuvo un sólo cariopse que no germinó. Una de las dificultades encontradas para la producción de híbridos entre estas dos especies podría deberse a la interacción negativa entre el embrión y el endosperma, por lo que sería necesario intentar el rescate de embriones.

6.2 HÍBRIDOS CONTROLADOS: F. acanthophylla X F. tunicata, F. acanthophylla x F. ventanicola y F. tunicata x F. ventanicola

La floración ocasional de estas especies permitió intentar los tres cruzamientos que se describen a continuación.

F. tunicata X F. acanthophylla: Se castraron 131 flores de F. tunicata y se polinizaron con polen de F. acanthophylla. Se obtuvieron 22 cariopses (16.8%) de los que germinó el 60 %. De las tres plantas sobrevivientes ninguna floreció en los dos primeros años por lo que no pudo estudiarse aún la meiosis del híbrido.

F. ventanicola X F. acanthophylla: Se castraron 66 flores de la primera especie, que fueron polinizadas artificialmente por F. acanthophylla. No se obtuvo ningún cariopse.

F. tunicata X F. ventanicola: Se polinizaron aproximadamente 100 flores castradas de F. tunicata con polen de F. ventanicola. En este cruzamiento se obtuvieron 8 cariopses chuzos de los que no germinó ninguno. Como en el caso de F. pallescens x F. gracillima se hace necesario el rescate de embriones.

CAPITULO 7. CONGRUENCIA ENTRE RELACIONES FENETICAS Y CROMOSOMICAS

7.1 CLASIFICACION GENERAL

El objetivo de este análisis es comparar la congruencia, entre el agrupamiento basado en los datos cromosómicos (Fig. 3.3) y aquel obtenido de 43 caracteres morfológicos y anatómicos cuyas codificaciones y medias se presentan en el Apéndice B. Se comparan además los caracteres vegetativos con los reproductivos.

Un análisis detallado de la morfología y anatomía de las especies patagónicas ha sido publicado previamente (Dubcovsky y Martínez 1988a), por lo que en esta Tesis se mencionarán sólo algunos aspectos generales y en particular la relación con los caracteres cromosómicos.

El fenograma de la Fig. 7.1 muestra el agrupamiento de los taxones patagónicos basado en los 52 caracteres medidos (18 vegetativos, 25 reproductivos y 9 cromosómicos). Este fenograma presenta exactamente los mismos grupos que el fenograma basado solamente en los 43 caracteres morfológicos (Dubcovsky y Martínez 1988a Fig. 6.a), existiendo entre ambos una alta correlación cofenética ($r=0.98$).

Por otro lado, es interesante también la similitud encontrada entre el agrupamiento basado en los caracteres morfológicos y aquel derivado de los cromosómicos (Fig. 3.3), del que sólo difiere por la posición más aislada de *F. purpurascens* y por la unión de *F. contracta* al grupo *F. magellanica* - *F. simpliciuscula*. La presencia de numerosos grupos de especies en común entre ambos fenogramas se refleja en una alta correlación entre sus matrices cofenéticas ($r=0.73$).

Un análisis de consenso entre ambas clasificaciones (Adams 1972) permite delimitar 4 grupos y 3 subgrupos de especies comunes a los 2 fenogramas, los que se señalan en el margen derecho de la Fig. 7.1 (no se representan las agrupaciones infrasubgrupo obtenidas en el análisis de consenso).

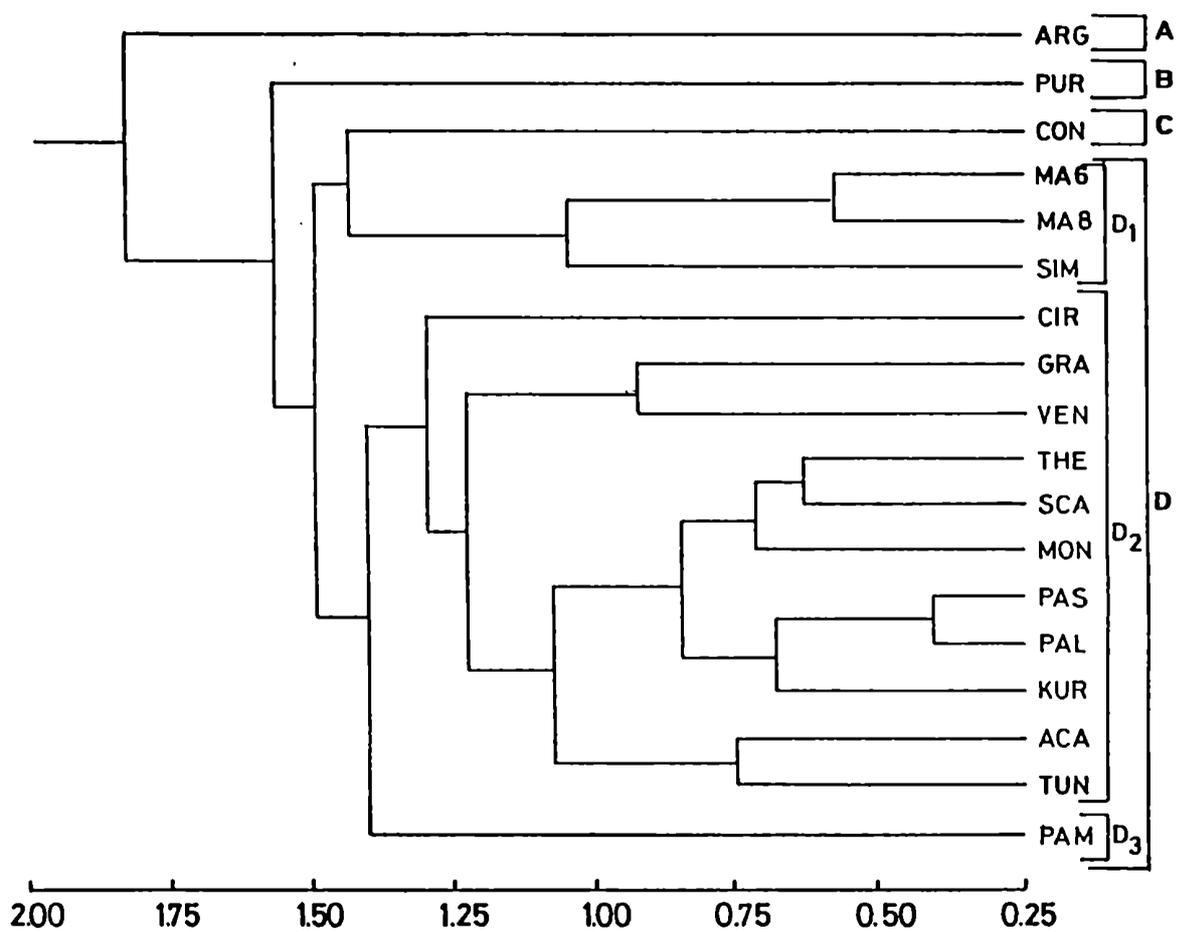


Fig. 7.1. Fenograma general basado en 18 caracteres vegetativos, 25 reproductivos y 9 cromosómicos. Coeficiente de correlación cofenética $r = 0.87$.

Los tres primeros grupos son uniespecíficos y representan especies poco relacionadas al resto: F. argentina (grupo A), F. purpurascens (grupo B) y F. contracta (grupo C). Esta última, a pesar de su unión al subgrupo D1, aparece separada en el análisis de consenso por su posición aislada en el fenograma cromosómico (Fig. 3.3).

El grupo D está conformado por los 15 taxa restantes y puede subdividirse a su vez en tres grandes subgrupos. El subgrupo D1 se encuentra formado por los 2 citotipos de F. magellanica (ambos citotipos octoploides fueron promediados) y por F. simpliciuscula. Al subgrupo D2, el más numeroso, pertenecen F. acanthophylla, F. cirrosa, F. gracillima, F. kurtziana, F. monticola, F. pallescens, F. pallescens var. scabra, F. scabriuscula, F. thermarum, F. tunicata y F. ventanicola. Estos taxones concuerdan con el grupo de especies afines a F. pallescens definido en el capítulo 3 en base a sus cariotipos, al que se une F. cirrosa. Por último el subgrupo D3 se encuentra constituido solamente por F. pampeana, la que aparece poco relacionada a las restantes especies del grupo D.

7.2 CARACTERES REPRODUCTIVOS

El fenograma de la Fig. 7.2 se basó en 25 caracteres de las cañas, panojas, espiguillas y flores, y en el mismo se observan 2 grandes grupos. El primero lo constituyen las especies del subgrupo D1: F. magellanica (8x y 6x), y F. simpliciuscula, las que se separan claramente de las restantes especies por sus panojas, espiguillas y anteras más contraídas.

Un segundo grupo se encuentra formado por numerosas especies F. acanthophylla, F. cirrosa, F. gracillima, F. kurtziana, F. monticola, F. pallescens, F. pampeana, F. purpurascens, F. scabriuscula, F. thermarum y F. tunicata. Todas ellas excepto F. purpurascens pertenecen al grupo D. Dentro de este grupo aparecen muy próximas entre sí F. kurtziana, F. pallescens y F. pallescens var scabra por un lado y F. monticola, F. scabriuscula y F.

thermarum por el otro, uniéndose ambos grupos en un único 'cluster', al igual que en el fenograma general (Fig. 7.1).

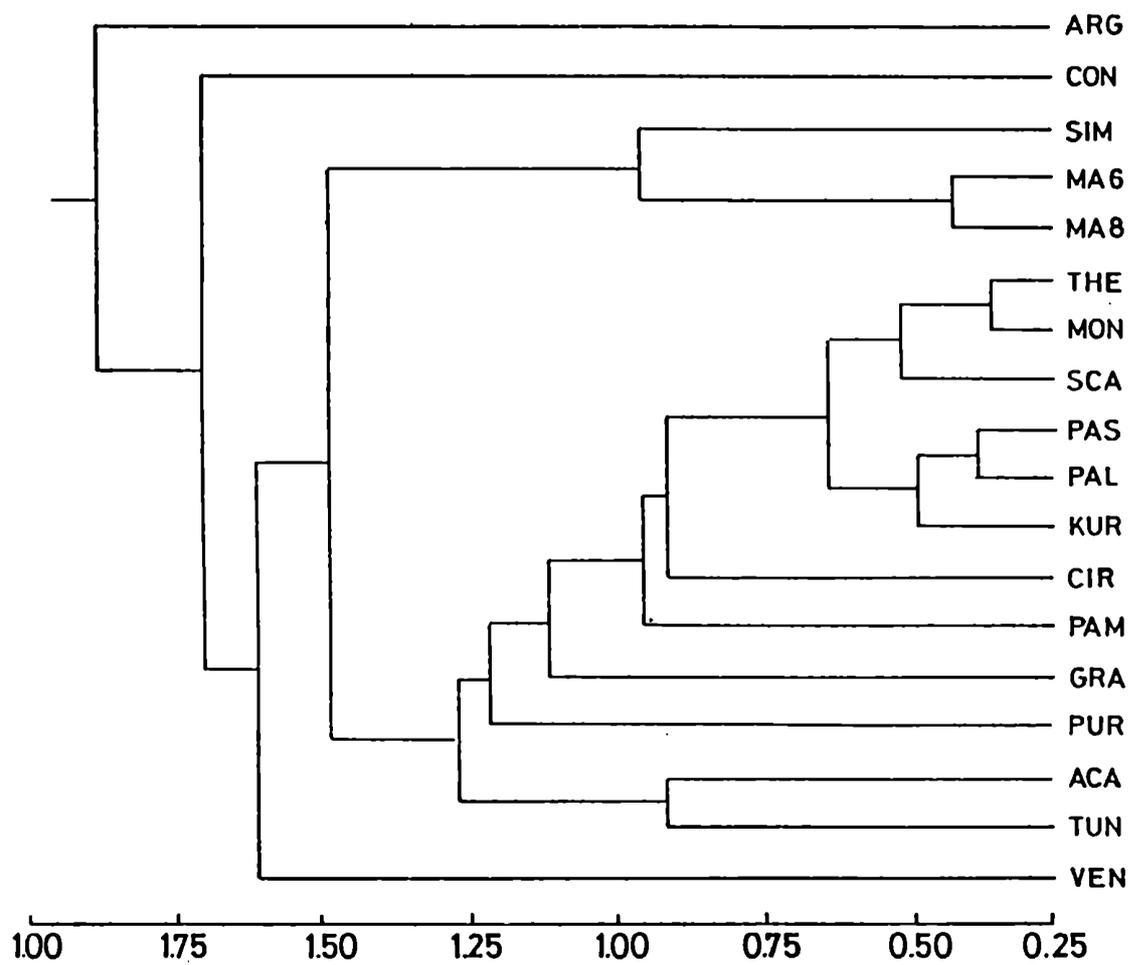


Fig. 7.2. Fenograma basado en 25 caracteres reproductivos. Coeficiente de correlación cofenética $r=0.85$.

Finalmente se hallan muy poco relacionadas al resto aquellas especies con caracteres reproductivos exclusivos como F. ventanicola con sus antecios largamente aristados, F. contracta con sus glumas de igual longitud y cubriendo los antecios y F. argentina con sus lodículas ciliadas, artejos lisos y gluma I 2 a 4 nervias. Estas dos últimas especies se hallan también separadas en el fenograma general (Fig. 7.1). En resumen, es posible afirmar que el fenograma reproductivo, como aquel basado en los datos cromosómicos muestra numerosas similitudes con el fenograma de la Fig. 7.1 donde se incluyen todos los caracteres analizados.

7.3 CARACTERES VEGETATIVOS

En la Fig. 7.3 se muestra la distribución de los taxones de acuerdo a los caracteres vegetativos. Con el fin de facilitar la descripción de este fenograma se ha representado en la figura 7.4 los cortes transversales de las láminas. Cada diagrama es el promedio de todos los ejemplares analizados (Apéndice A) y la línea punteada muestra la variación intraespecífica.

Un primer grupo de la Fig. 7.3 se halla constituido por F. contracta (Fig. 7.4 O), F. gracillima (Fig. 7.4 L), F. magellanica 6x y 8x (Fig. 7.4 Q y P), F. simpliciuscula (Fig. 7.4 R) y F. ventanicola (Fig. 7.4 M); todas las cuales presentan hojas pequeñas, haces libres y esclerénquima adaxial ausente o escaso. Dentro de este grupo F. simpliciuscula (Fig. 7.4 R) aparece como la especie más alejada debido a que es la única de este grupo que presenta innovaciones extravaginales y presencia de estomas en la cara abaxial.

La mayoría de las especies del subgrupo D2 (Fig. 7.1) pertenecen al segundo grupo del fenograma vegetativo: F. acanthophylla (Fig. 7.4 D), F. kurtziana (Fig. 7.4 K), F. monticola (Fig. 7.4 F), F. pallescens (Fig. 7.4 I), F. pallescens var. scabra (Fig. 7.4 J), F. scabriuscula (Fig. 7.4 H), F. thermarum (Fig. 7.4 G) y F. tunicata (Fig. 7.4 C); caracterizadas por hojas con láminas

más anchas que las del grupo anterior, con esclerénquima adaxial y una banda generalmente continua de esclerénquima abaxial. Dentro de este grupo aparecen relativamente más distanciadas aquellas especies con alguna característica exclusiva en las hojas. Tal es el caso de *E. monticola*, que presenta papilas en la epidermis adaxial y de *E. kurtziana* cuyas hojas son muy divergentes respecto a las vainas y con un pulvinulo calloso piloso.

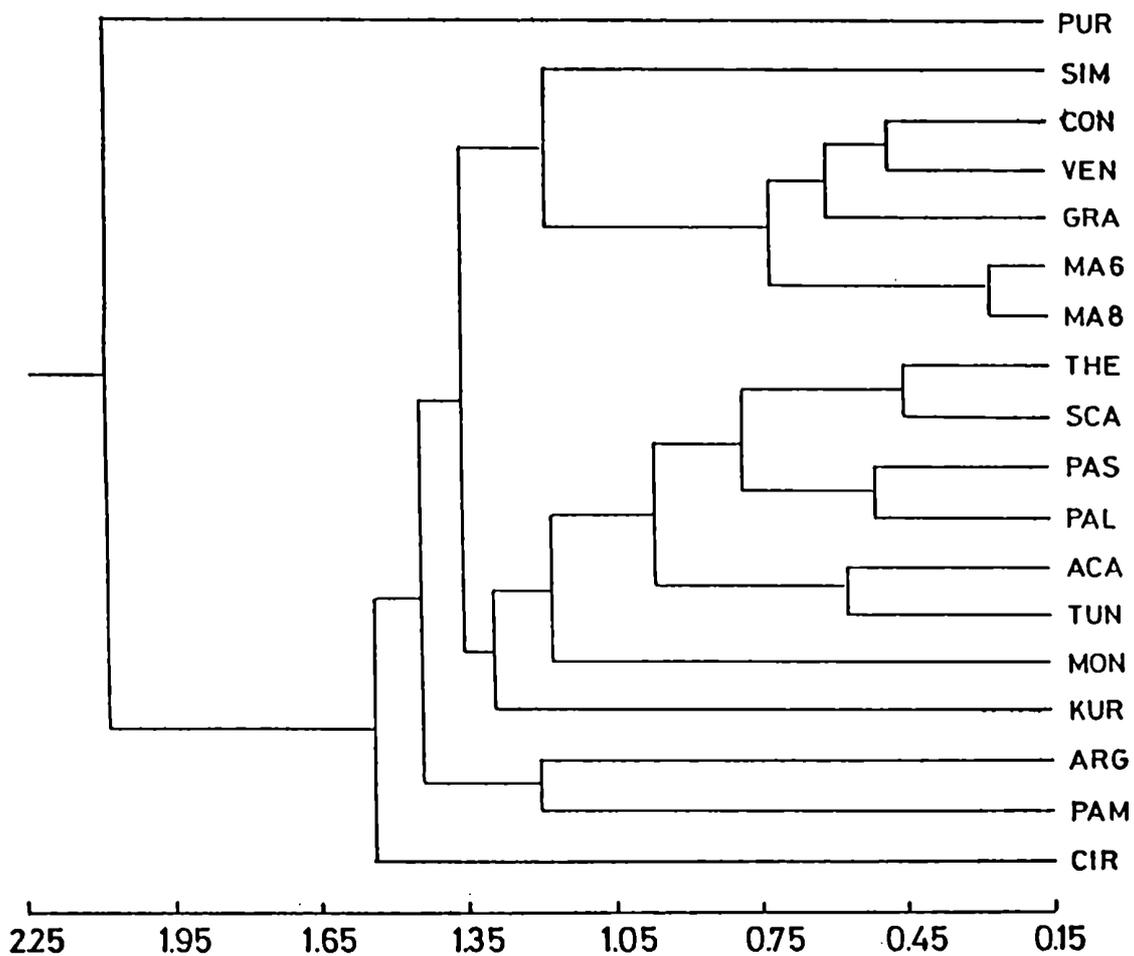


Fig. 7.3. Fenograma basado en 18 caracteres vegetativos. Coeficiente de correlación cofenética $r = 0.86$.

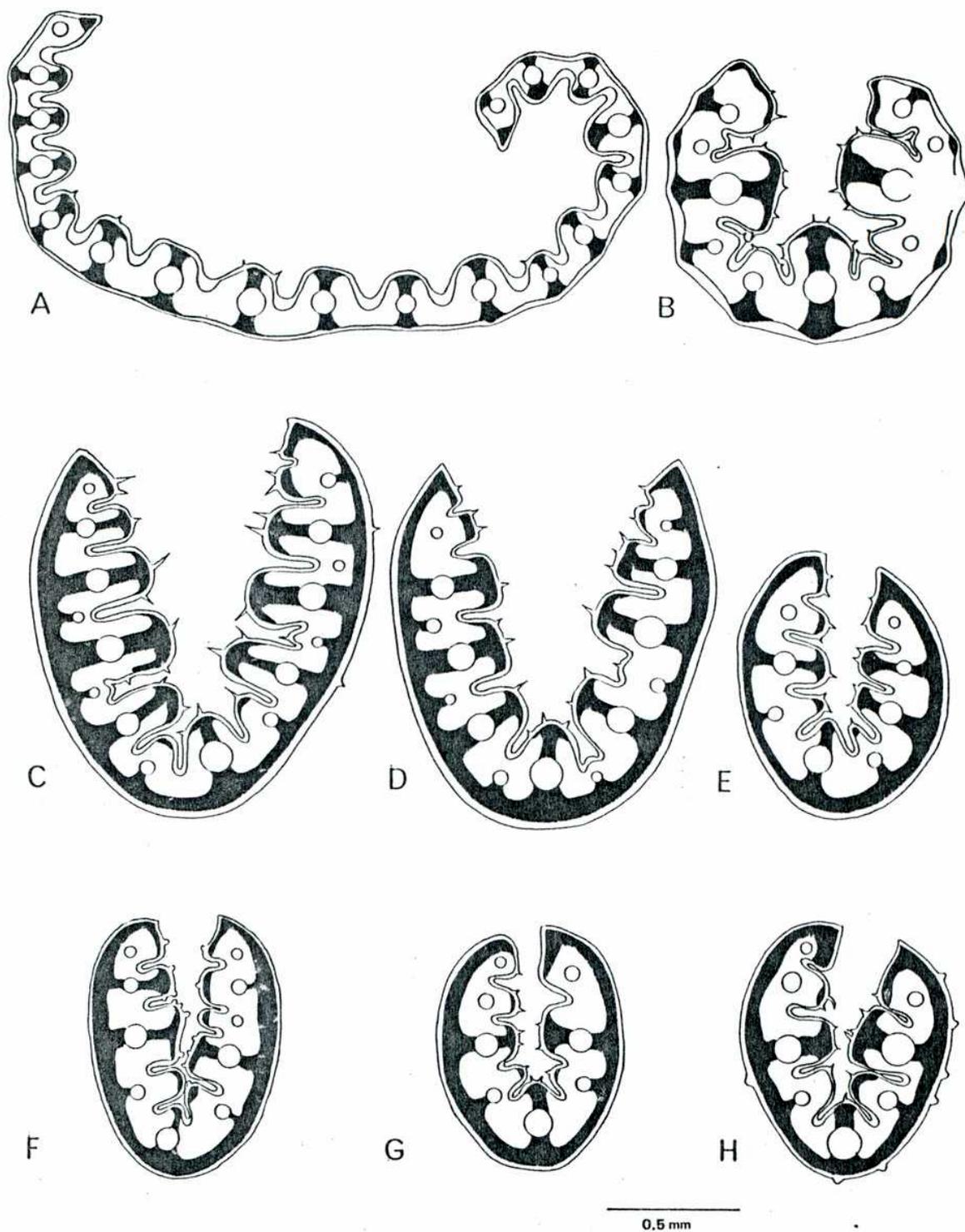


Fig. 7.4. Diagramas promedio de los cortes transversales de lámina.
 A.- *F. purpurascens*; B.- *F. argentina*; C.- *F. tunicata*;
 D.- *F. acanthophylla*; E.- *F. cirrosa*; F.- *F. monticola*;
 G.- *F. therrmarum*; H.- *F. scabriuscula*.

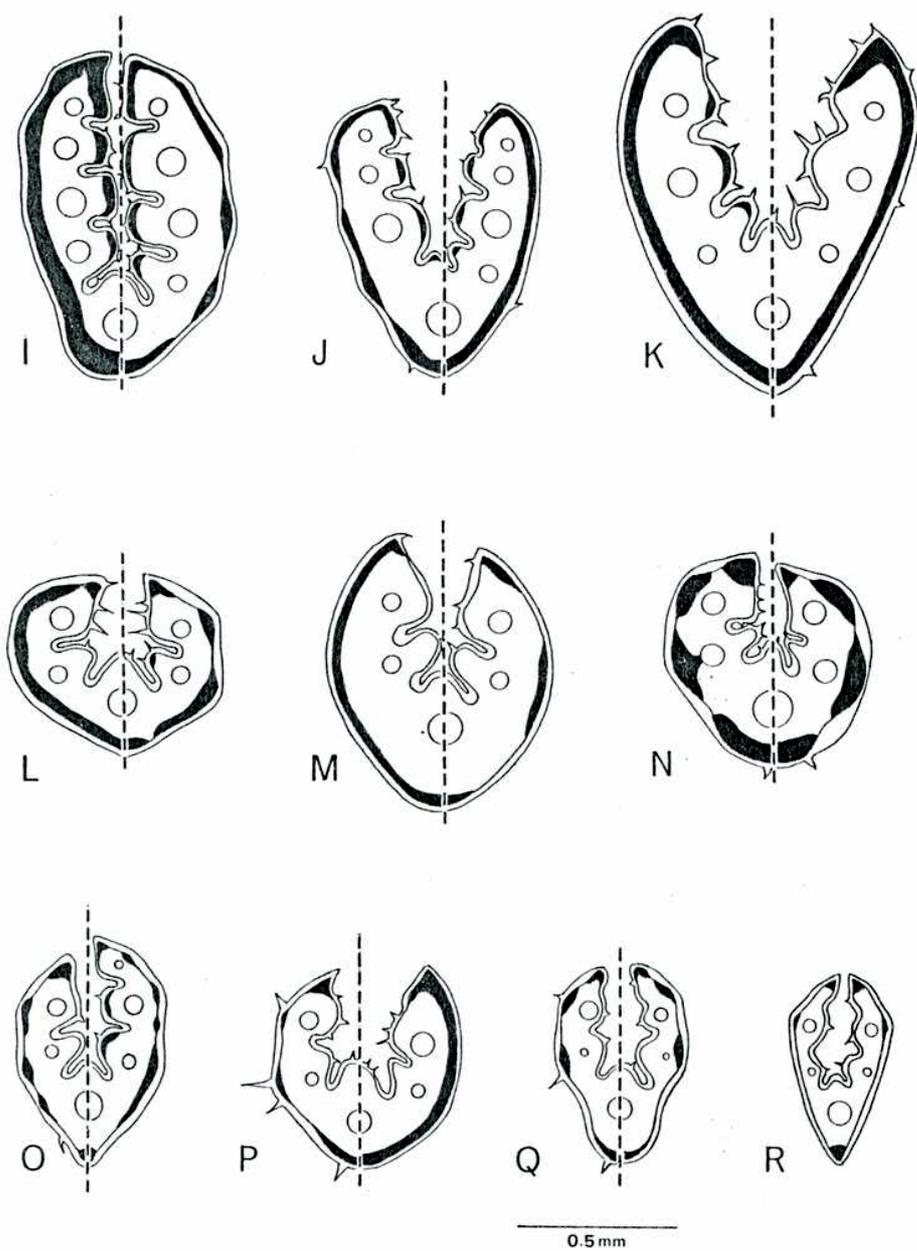


Fig. 7.4. Continuación. I.- F. pallescens; J.- F. pallescens var. scabra; K.- F. kurtziana; L.- F. gracillima; M.- F. ventanicola; N.- F. pampeana; O.- F. contracta; P.- F. magellanica 8x; Q.- F. magellanica 6x; R.- F. simpliciuscula

E. argentina (Fig. 7.4 B) y *E. pampeana* (Fig. 7.4 N) carecen de una banda continua de esclerénquima bajo la epidermis abaxial y aparecen poco relacionadas a las restantes especies. También se encuentra relativamente aislada, *E. cirrosa* (Fig. 7.4 E), la que a pesar de presentar un corte transversal de hoja muy similar al de *E. thermanum* o *E. scabriuscula* (Fig. 7.4 G y H), se diferencia de las mismas por sus ligulas mayores. Por último, *E. purpurascens* (Fig. 7.4 A) es la especie patagónica más diferente en su aspecto vegetativo debido a sus hojas anchas de prefoliación convoluta y a sus largos rizomas cubiertos de escamas.

Si bien el fenograma basado en los caracteres vegetativos concuerda con el fenograma general (Fig. 7.1) en la separación de *E. purpurascens* y en la reunión de gran parte de las especies del subgrupo D2; difiere del mismo en las relaciones establecidas entre las demás especies.

7.4 CONGRUENCIA ENTRE CLASIFICACIONES

Con el fin de comparar el grado de congruencia entre las relaciones derivadas de los caracteres vegetativos, reproductivos y cromosómicos, se calculó el coeficiente de correlación cofenética entre las matrices cofenéticas de los respectivos fenogramas. Esta correlaciones se resumen en la Tabla 7.1

Tabla 7.1 Correlación entre matrices cofenéticas de los diferentes fenogramas.

	V+R+C	V	R	C
C	0.84	0.24	0.73	
R	0.80	0.15		
V	0.52			
V+R+C				

V= Matriz cofenética del fenograma vegetativo (Fig. 7.3)

R= Reproductivos (Fig. 7.2)

C= Cromosómicos (Fig. 3.3)

V+R+C= Fenograma general (Fig. 7.1)

La correlación entre el fenograma vegetativo y el fenograma general ($r=0.52$) es relativamente menor que la encontrada entre este último y los fenogramas reproductivo ($r=0.80$) o cromosómico ($r=0.84$). El fenograma vegetativo muestra además una baja correlación tanto con el fenograma reproductivo ($r=0.15$) como con el cromosómico ($r=0.24$). Es interesante recordar que en el fenograma general se incluyen el doble de caracteres vegetativos (18) que cromosómicos (9), no obstante lo cual estos últimos presentan una correlación mayor.

CAPITULO 8. DISCUSION

8.1 NUMERO DE CROMOSOMAS

Los recuentos cromosómicos en Festuca realizados entre 1930 y 1985 (apéndice C) junto a los descritos en esta Tesis totalizan aproximadamente 300 recuentos en cerca de 200 especies. Existe un marcado predominio de poliploides que constituyen el 75% de las especies, siendo los más frecuentes los tetraploides (28%) y hexaploides (30%) mientras que octoploides y decaploides se encuentran con mucho menor frecuencia (8% y 2% respectivamente). Se han encontrado además triploides, pentaploides, heptaploides y nonaploides (3%) como así también algunos casos de aneuploidia (4%).

En la Fig. 8.1 se observan diferencias en la distribución de los niveles de ploidia en los distintos continentes, siendo la más conspicua la falta de diploides en el Hemisferio Sur. Los mismos se concentran en Europa (34%) y Asia (28%) mientras que los 3 recuentos diploides de Africa se encuentran en el Norte del continente (Túnez y Marruecos), muy próximos a Europa. Finalmente, en Norte América el porcentaje de diploides se reduce notablemente (3%).

La progresión filogenética que va desde los diploides hacia niveles de ploidia crecientes es uno de los patrones que se siguen para interpretar la distribución geográfica desde el punto de vista filogenético (Stebbins 1971). Sobre esta base, la ausencia de especies diploides de Festuca al sur del Ecuador, señala al Hemisferio Norte como probable centro de origen de este género. Esta situación no es exclusiva de Festuca ya que la mayor representación a nivel genérico de todos los grupos ampliamente distribuidos de las Pooideae se encuentra en el Hemisferio Norte (Macfarlane 1988). Dentro de este Hemisferio, la presencia de más de 70 especies diploides de Festuca en Eurasia (en contraposición a 1 especie en América del Norte); unida al mayor número de especies euroasiáticas, apoyan la hipótesis de que el centro de origen del género Festuca habría sido Eurasia (Laurasia).

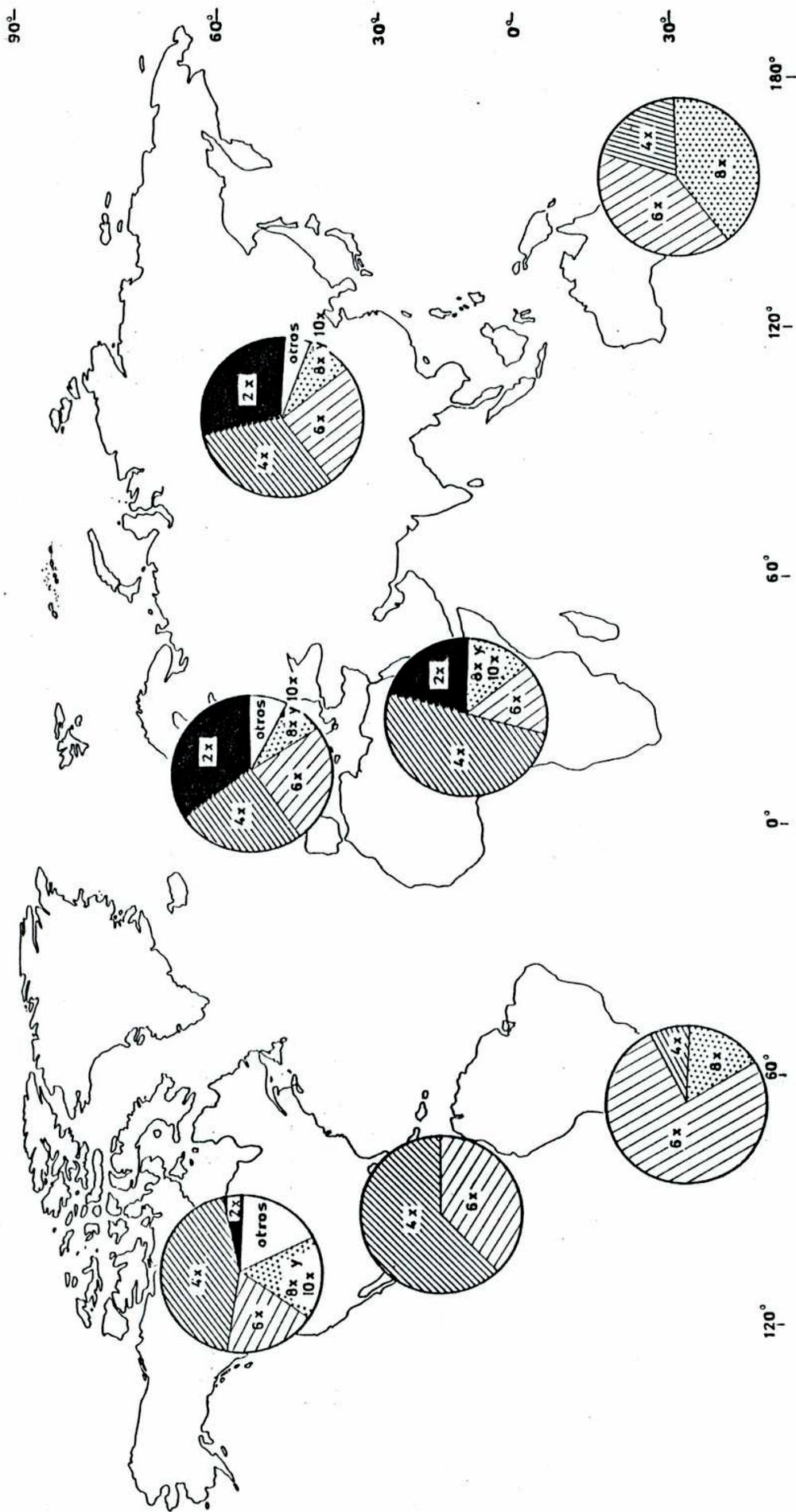


Fig. 8.1. Distribución geográfica de los diferentes niveles de ploidía en *Festuca*.

Por otro lado, el predominio de poliploides en el género (75%) y la restricción de la distribución geográfica de los diploides al continente Euroasiático muestra la mayor capacidad de las especies poliploides para ocupar nuevos ambientes y expandir así su área de distribución.

Además, si se observa con mayor detalle el patrón de distribución (Fig. 8.1), existen otras diferencias con respecto a los tetraploides y hexaploides. En América del Norte, América Central y África se observa un claro predominio de los tetraploides, mientras que en Oceanía y especialmente en América del Sur, continentes más alejados del posible centro de origen, dominan los hexaploides (Fig. 8.1). Esto, unido al alto número de especies que habitan este último continente (>100), sugieren que América del Sur sería un importante centro de diversificación secundaria.

8.2 EVOLUCION DEL CARIOTIPO

Si bien todos los cariotipos del género Festuca son relativamente uniformes y simétricos (Malik y Thomas 1966, Bidault 1968) las diferencias encontradas entre especies son estadísticamente significativas. Los cariotipos más simétricos y uniformes pertenecen a F. contracta y al grupo de especies afines a F. pallescens, los que presentan además numerosas especializaciones morfológicas.

Además de las diferencias de simetría, las especies de Festuca presentan una amplia diversidad en el número y posición de las constricciones secundarias.

En cuanto a la posición Lima-de-Faria (1973) encontró que en 97 especies de gramíneas, el 85 % de las constricciones secundarias se ubican en los brazos cortos de los cromosomas, porcentaje que se repite aproximadamente (87%) en otras 390 especies de plantas. Una situación similar se observó en las especies morfológicamente menos especializadas de Festuca, como F. argentina y F. purpurascens (Grupos A y B Fig. 7.1) así como las especies extrapatagónicas poco

especializadas del subgénero Subulatae (F. spi y F. ulochaeta) cuyas constricciones secundarias se sitúan exclusivamente en los brazos cortos de los cromosomas. Por el contrario, en los grupos C y D (Fig. 7.1) morfológicamente más especializados, más de la mitad de las constricciones secundarias se encuentran en los brazos largos de los cromosomas.

Las diferencias en el número de constricciones secundarias son probablemente una de las variaciones más importantes encontradas en estos cariotipos. Las especies sudamericanas menos especializados, F. purpurascens, F. argentina y las especies extrapatagónicas del subgénero Subulatae (F. spi y F. ulochaeta) presentan de 2 a 6 cromosomas con constricciones secundarias. Por el contrario más del 80% de las especies patagónicas del Grupo D (Fig. 7.1) tienen 10 o más cromosomas con satélite. Este último número es inusualmente alto, y se encuentran pocos ejemplos en plantas entre los que pueden citarse Pinus con un máximo de 10 pares de cromosomas con constricciones secundarias (Lima-de-Faria 1973) y también dos especies hexaploides de Hordeum (Linde-Laursen y Bothmer 1986, Linde-Laursen y col. 1986) en las cuales se registró un máximo de 10 nucleolos por núcleo

La presencia de 1 ó 2 pares de cromosomas con satélite es la situación más frecuente en plantas, observándose dichos números en el 91 % de las 97 gramíneas estudiadas por Lima-de-Faria (1973). Un número bajo de cromosomas con constricciones secundarias, es también la situación más común en los vertebrados y ha sido señalada como una condición poco especializada (Schmid y col. 1982, Hsu y col 1975). Esto sugiere que los cariotipos de Festuca con alto número de constricciones secundarias, que son además los que presentan constricciones secundarias en los brazos largos de los cromosomas, serían más especializados.

8.3 VARIACION DEL NUMERO DE NUCLEOLOS

Los estudios del número de nucleolos por núcleo en células

interfásicas mostraron diferencias tanto inter como intraespecíficas. La variación interespecífica en el número máximo de nucleolos por núcleo encontrada en ápices radiculares coincide con la observada en el número de cromosomas con constricciones secundarias y con aquella correspondiente al número de nucleolos por núcleo haploide. Esto descartaría la posibilidad de que los números elevados de nucleolos observados en ápices radiculares se deban a la presencia de células endopoliploides.

Existen varias explicaciones posibles sobre el origen de las diferencias interespecíficas encontradas que no son necesariamente excluyentes entre sí. La primera de ellas sería la existencia de progenitores diploides con diferente número de NOR. Si bien no existen estudios detallados de la variación del número de nucleolos en las especies diploides de *Festuca*, la descripción de cariotipos diploides con 2 a 4 pares de cromosomas con constricción secundaria (Malik y Thomas 1966, Bidault 1968) apoyaría este origen. Sin embargo, esta explicación es incompleta porque no incluye a las especies poliploides que presentan menos de un nucleolo por genoma haploide como *F. sp1* (6x) con 2 nucleolos, *F. superba* (8x) con 4 nucleolos, y las hexaploides *F. ampliflora*, *F. simpliciuscula* y *F. ulochaeta*, todas con un máximo de 4 nucleolos por núcleo. La inactivación por anfiplastia diferencial del o de los NOR de alguno de los genomas en los poliploides podría completar la explicación de la variación interespecífica encontrada en el número máximo de nucleolos por núcleo (Lacadena 1984). En algunos casos dicha inactivación puede ser parcial (Martini y col. 1982), lo que contribuiría a entender la presencia de micronucleolos en los citotipos octoploides de *F. magellanica*.

En esta última especie se sugiere además la existencia de diferencias intraespecíficas en el número de nucleolos. Este tipo de variación ha sido observada también en cebada (Linde-Laursen 1984) y cebolla (Sato 1981), y se ha atribuido a deleciones y translocaciones que involucran al NOR. Se descartó la posibilidad de

que estas diferencias intraespecíficas pudieran originarse en un proceso de activación - inactivación diferencial mediante técnicas de hibridación in situ con genes ribosomales (Shubert y Wobus 1985).

Otra de las causas de la variación del número de nucleolos, particularmente aquellas que afectan el número medio de nucleolos por núcleo, son las diferencias ambientales. La disminución del número medio de nucleolos observada en F. acanthophylla en el tratamiento de menor temperatura concuerda con los resultados presentados en Triticum aestivum por Darvey y Driscoll (1972) donde encontraron un número medio menor de nucleolos a 5 grados C que a temperatura ambiente

La abundante información existente sobre la disminución del número de nucleolos a lo largo del ciclo celular (Gonzalez y Nardone 1968, De la Torre y Gimenez-Martin 1982, Ghosh 1976, Jordan y col. 1987) permite sugerir que la temperatura podría afectar la fusión nucleolar. Las bajas temperaturas producen un menor crecimiento de las raíces y un ciclo celular más extendido (Jordan y col 1985, Bennett y col. 1972), lo que probablemente favorecería un mayor grado de fusión nucleolar.

8.4 COMPORTAMIENTO MEIOTICO

La gran mayoría de los poliploides sudamericanos analizados se comportan como alopoliploides ya que muestran ausencia de multivalentes durante la meiosis. Ejemplos similares se han encontrado también en otros géneros de Poaceae de América del Sur como Poa (Hunziker 1977) y Briza (Sampaio y col. 1979). Sin embargo deben tomarse con cautela estos resultados al analizar el origen de los poliploides, ya que si bien la presencia de una alta frecuencia de cuadrivalentes puede indicar semejanzas entre algunos de los genomas, como en F. kingii (Wats.) Cassidy 8x (Boyle 1950) o F. spadicea L. 4x (Malik y Thomas 1967), la ausencia de multivalentes no implica necesariamente falta de semejanza entre los mismos.

Ha sido demostrada en trigo la existencia de genes o grupos de

genes que pueden suprimir el apareamiento entre genomas muy estrechamente relacionados (Sears 1976). Un fenómeno similar ha sido sugerido en Festuca a partir del análisis de la meiosis de polihaploides (Eizenga y Kasperbauer 1985). También en híbridos entre hexaploides y diploides, y en algunos aneuploides se encontró evidencias de un posible control de la formación de bivalentes (Jauhar 1975). Estos resultados sugieren que no se puede descartar la posibilidad de que las especies descritas en esta Tesis sean aloploiploides segmentarios a pesar de la ausencia de multivalentes durante la meiosis.

En contraste con la uniformidad de las configuraciones observadas, se han encontrado diferencias interespecíficas altamente significativas en la frecuencia y posición de los quiasmas. Estos dos parámetros permiten diferenciar, a F. pallescens de F. gracillima, las que se encuentran fenética y cromosómicamente relacionadas.

8.5 SISTEMA REPRODUCTIVO

F. pallescens es una especie con una alta variabilidad morfológica originada en una gran plasticidad fenotípica, lo que le permite ocupar diferentes ambientes a lo largo de una extensa distribución geográfica (Oliva 1988). Por el contrario F. gracillima se encuentra más restringida en su distribución y habita en las estepas zonales del sur de Santa Cruz y norte de Tierra del Fuego. F. gracillima liberaría una mayor variabilidad debido a su alto nivel de recombinación y a la fecundación cruzada resultante de su autoincompatibilidad (Tabla 5.3 y 5.4). Por el contrario F. pallescens presenta un nivel de recombinación más bajo y la posibilidad de autofecundarse, reflejando una restricción en la variabilidad génica potencial.

El patrón de variabilidad presentado por estas dos especies en su zona de simpatria se asemeja al esquema propuesto para F. pratensis y Lolium por Rees y Dale (1974), quienes encuentran una

relación inversa entre el nivel de recombinación (número y posición de los quiasmas) y el grado de variabilidad fenotípica. Para explicar este fenómeno sugieren que las altas frecuencias de quiasmas y el aumento de los mismos en posición intersticial, generan un alto nivel de recombinación. La variabilidad así liberada, queda expuesta a la selección natural que fija algunos fenotipos a expensas de otros, disipando parte de la variabilidad. Ambos autores proponen que es a través de este mecanismo que evolucionan las poblaciones especializadas, esquema que se aplicaría en este caso a F. gracillima y explicaría su escasa variabilidad morfológica (Fig. 6.1). Por el contrario F. pallescens, morfológicamente más plástica, restringe la variabilidad génica potencial. Estas 2 características unidas a la mayor producción relativa de semillas de F. pallescens, son comunes en numerosas especies colonizadoras y favorecen la invasión de nuevos habitats o la rápida repoblación de habitats inestables (Baker 1965). Sin embargo estas mismas características no serían propicias para la estepa climax de F. gracillima, donde la intensa competencia requeriría un fino ajuste a las condiciones locales a través de una extensa recombinación (Baker 1965).

8.6 CONSIDERACIONES TAXONOMICAS, DISTRIBUCION GEOGRAFICA Y RELACIONES EVOLUTIVAS

8.6.1 COMPARACION DE CLASIFICACIONES

Las Festuca poliploides de Patagonia constituyen un conjunto heterogéneo de especies formado, por un lado, por especies claramente aisladas del resto, como F. argentina, F. contracta y F. purpurascens; y por el otro, por taxones estrechamente relacionados como el grupo de especies afines a F. pallescens.

La delimitación de estos grupos se basa en la comparación de las clasificaciones vegetativa, reproductiva y cromosómica. De las tres clasificaciones aquella basada en los caracteres vegetativos es

la que presenta el menor coeficiente de correlación con las otras dos y con la matriz cofenética del fenograma general. La baja correlación observada en Festuca entre caracteres vegetativos y reproductivos ($r=0.15$) es similar a la encontrada entre matrices de distancia vegetativas y reproductivas en otros géneros, como por ejemplo Platanus $r=0.11$ (Hsiao 1975), Sarcostema $r=0.23$ (Johnson y Holm 1968 en Sneath y Sokal 1973), Salix $r=0.29$ (Crovello 1969) y Panicum $r=0.03$ (Zuloaga y Dubcovsky en preparación).

Como en el caso de Salix (Crovello 1969), en Festuca tampoco deben utilizarse caracteres vegetativos exclusivamente para estimar las relaciones fenéticas. Coincide esta observación con Hackel (1882) quien sugirió no utilizar caracteres histofoliares para establecer relaciones de "parentesco" ya que mientras distintas variedades de una misma especie pueden diferir en estos caracteres, especies pertenecientes a diferentes secciones pueden tener al respecto un comportamiento idéntico si habitan ambientes similares. No obstante esta limitación, el estudio de los caracteres histofoliares sigue siendo importante en la identificación de las especies, aunque debe estudiarse en cada caso la variación de los caracteres utilizados (Hackel 1882, Connor 1960, Kjellqvist 1961).

En cuanto a la correlación entre la clasificación cromosómica y la morfológica (reproductiva + vegetativa), puede decirse que presenta valores relativamente altos ($r=0.73$). Sin embargo algunas de las diferencias observadas entre estas clasificaciones podrían explicarse por diferentes velocidades de cambio entre los cariotipos y la morfología externa.

A sido señalado que mientras en algunos organismos los cambios cromosómicos pueden permanecer retrasados respecto a los cambios morfológicos en otros casos pueden precederlos (Jackson 1971). Este fenómeno de evolución en mosaico sugiere la existencia de tasas de evolución diferentes para cada conjunto de caracteres considerados.

Basado en el análisis de consenso entre caracteres morfológicos y cromosómicos (Fig. 7.1) se delimitaron 4 grupos que corresponden

a subgéneros diferentes cuyas relaciones taxonómicas y evolutivas, junto a su distribución geográfica se discuten a continuación.

8.6.2 SUBGENERO Mallopetalon (Doell) Alexeev

F. argentina es el taxón más aislado entre las especies patagónicas tanto en el fenograma cromosómico como en el morfológico y debe ser considerado en consecuencia dentro de un subgénero diferente al resto de las especies patagónicas. Es la única especie tetraploide de Patagonia y se distingue además por presentar un cariotipo significativamente más asimétrico y heterogéneo. Estas diferencias en el cariotipo se corresponden con la presencia de numerosos caracteres morfológicos exclusivos, entre los que se destaca la presencia de lodículas ciliadas.

La otra especie de Festuca con la cual comparte este último carácter es F. fimbriata, única especie incluida por Alexeev (1984b) en el subgénero Mallopetalon. Además de las lodículas ciliadas, F. argentina y F. fimbriata tienen antecios anchamente lanceolados, cariopses anchos con el ápice hispido, raquillas glabras y gluma 1 generalmente 3-nervia. También en los caracteres cromosómicos se observan varias similitudes ya que si bien F. argentina es tetraploide y F. fimbriata hexaploide, ambas especies presentan cariotipos más asimétricos y heterogéneos que las restantes especies patagónicas. Concuerdan además en la presencia de 2 pares de cromosomas⁴ con constricciones secundarias en la región intersticial del brazo corto y con un máximo de 4 nucleolos por núcleo.

Otro punto en común es la presencia de endofitos en todas las poblaciones analizadas de ambas especies (D. Cabral Cátedra de Micología de la UBA comunicación personal). La presencia de estos endofitos podría encontrarse relacionada con la alta toxicidad observada en F. argentina (Parodi 1950).

(1) F. fimbriata (7 placas metafásicas medidas): RAZ= 0.727,
CVR=0.205, CVL= 0.145, COR= 0.492.

No obstante los numerosos puntos en común señalados previamente, y que justifican la inclusión de F. argentina en el subgénero Mallopetalon, esta última especie se diferencia de F. fimbriata por sus innovaciones intravaginales, sus hojas junciformes de vernación conduplicada y la ausencia de estomas y de células cortas en los entrenervios de la epidermis abaxial. Además las panojas de F. argentina son menores que las de F. fimbriata y sus lemmas y paleas son escabrosas.

Otra diferencia corresponde a la distribución geográfica, ya que mientras que F. argentina vive exclusivamente en las estepas patagónicas, F. fimbriata habita en zonas húmedas del Noreste argentino, O de Uruguay y S de Brasil.

Las diferencias, son de gran importancia taxonómica de manera tal que correspondería clasificar a F. argentina en una sección diferente de F. fimbriata.

8.6.3 SUBGENERO Drymanthele Krecz. et Bobr.

F. purpurascens es la única especie umbrófila de Festuca que habita en los bosques de Notophagus, y presenta numerosos caracteres vegetativos exclusivos que la diferencian de las restantes especies patagónicas. Sin embargo, en este caso el análisis del cariotipo no permitió separar claramente a F. purpurascens, ya que no presenta ninguna característica cromosómica diferencial.

Alexeev (1984b) incluyó a F. purpurascens en el subgénero Drymanthele considerado uno de los menos especializados del género (Hackel 1882, Tzvelev 1971). F. purpurascens es además la especie tipo de la sección Banksia Alexeev. Esta sección se caracteriza por sus rizomas, presencia de escamas en las bases foliares, láminas con costillas marcadas, lemmas con el ápice entero y ápice del ovario densamente piloso.

A esta sección pertenecen además F. hawaiiensis Hitchc. (Alexeev 1984b) de las islas Hawaii, F. archeri de Tasmania y F.

mulleri Vickery de Australia (Alexeev 1987). La distribución de esta sección en el área del Pacífico concuerda con la de géneros de otras familias como CollospERMUM Skottsbo (Liliaceae), Nertera Banks et Sol. ex Gaertn. (Rubiaceae) y Oreobolus R. Br. (Cyperaceae) (Van Steenis y Van Balgooy 1966), y corresponde a la distribución subantártica del Pacífico (Van Balgooy 1971).

La relación de F. purpurascens con las restantes especies de la sección Banksia plantea la posibilidad de que esta especie no haya llegado a la región patagónica desde el Hemisferio Norte a través de la Cordillera de los Andes, sino mediante dispersión a larga distancia o a través del continente Antártico, conectado con Australia y América del Sur hace 50 millones de años (Raven y Axelrod 1975).

8.6.4 SUBGENERO Helleria Alexeev

F. contracta muestra caracteres altamente adaptados a condiciones climáticas muy rigurosas como las hojas setáceas y las panojas que permanecen parcialmente dentro de las vainas con flores cleistógamas (Tallowin 1977). Esta especie presenta una morfología y anatomía foliar similar a las especies más especializadas del subgénero Festuca por lo que en el fenograma general (Fig. 7.1) se une al mismo grupo donde se encuentran F. magellanica y F. simpliciuscula. Sin embargo, se diferencia claramente de estas especies por sus grandes glumas que cubren completamente los antecios basales y también por sus cromosomas con constricciones secundarias ubicadas principalmente en el brazo largo, y de un mayor PCS (Tabla 3.2). Estas diferencias determinan que en el análisis de consenso, esta especie se encuentre aislada del resto.

La presencia de glumas mayores o iguales que las lemmas, conjuntamente con la anatomía foliar, las anteras pequeñas (1 mm) y los ovarios glabros o escasamente pilosos sugieren que F. contracta estaría relacionada con las 2 especies del subgénero Helleria

(Alexeev 1980): F. livida (Kunth) Willd. ex Spreng. y F. casapaltensis Ball (Alexeev 1984a).

Además de algunas diferencias en el tamaño de las glumas, lemmas y panojas; F. contracta difiere de las otras dos especies del subgénero Helleria por su distribución geográfica. Mientras que F. livida y F. casapaltensis viven en las cordilleras de Méjico y Perú a más de 4000 m.s.n.m. (Alexeev 1984a, Tovar 1972), F. contracta muestra una clara distribución periantártica (Sur de Chile y Argentina, Islas Malvinas, Islas Georgias, Islas Kerguelen e Isla Macquarie; Lourteig y Cour 1963).

El recuento cromosómico realizado en F. livida (Beaman y col. 1962) muestra que la especie tipo del subgénero Helleria es tetraploide ($2n=28$). Por el contrario, los recuentos de F. contracta al igual que el realizado por Bennett y col. (1982) de plantas de las islas Georgias mostraron que esta especie es hexaploide. Moore (1960), contó un taxón de la isla Macquarie con $2n=$ ca. 170 al que clasificó como F. contracta, pero que probablemente se trate de otra especie dado que este número supera en más del doble al número máximo de cromosomas hallados en especies de Festuca del resto del mundo ($2n=70$) (Apéndice C)

8.6.5 SUBGENERO Festuca

Las especies del Grupo D (Fig. 7.1) pertenecen al subgénero Festuca, el más numeroso y ampliamente distribuido de Festuca, y el mejor representado en Patagonia. Estas especies se caracterizan por sus hojas aciculadas cuya epidermis abaxial carece de estomas (excepto F. simpliciuscula). Estas características unidas a la presencia de una capa subepidérmica continua de esclerénquima, especialmente en el grupo de especies afines a F. pallescens, constituyen especializaciones relacionadas posiblemente con las extremas condiciones de sequía y temperatura de la Patagonia y alta Cordillera.

En Patagonia pueden delimitarse tres grupos de especies dentro del subgénero Festuca (Fig. 7.1) , cada uno de los cuales se haya relacionado con especies del norte de la Cordillera de los Andes, lo que sugiere que los taxones de este subgénero provienen del Hemisferio Norte a través de la Cordillera de los Andes. Raven y Axelrod (1974) incluyen a Festuca entre los géneros que pueden haber llegado a América del Sur mediante estaciones en las cimas de las montañas. Dicha migración se habría producido, según estos autores, principalmente durante el Pleistoceno, ya que previamente existían grandes hiatos entre los habitats apropiados.

8.6.5.1 GRUPO F. pampeana

El análisis morfológico y cromosómico de esta especie endémica de Sierra de La Ventana, mostró que F. pampeana no estaría relacionada con las otras especies nativas de Patagonia. En cambio, sería afín a F. lilloi, nativa de las Sierras Pampeanas y el NO de Argentina. Ambas especies son muy similares no sólo por su exomorfología (Türpe 1969) sino también por su anatomía, ya que ambas presentan cordones esclerenquimáticos aislados bajo la epidermis abaxial y los haces vasculares pueden ser libres o con trabas abaxiales (Fig. 7.4 N).

También la afinidad entre ambas especies parece estar apoyada por los datos citológicos porque F. lilloi es octoploide $2n=56$ y presenta como F. pampeana un máximo de 10 nucleolos por célula interfásica. F. lilloi y F. pampeana poseen cariotipos simétricos y uniformes con valores relativamente altos de CVR.¹ Sin embargo, ambos cariotipos difieren significativamente ($p<0.01$) en la correlación largo-razón de brazo, sugiriendo la existencia de algunas diferencias cromosómicas entre ambas especies.

(1)F. lilloi (7 placas metafásicas): RAZ= 0.731, CVR= 0.218,
CVL= 0.156, COR= 0.570.

8.6.5.2 GRUPO F. magellanica - F. simpliciuscula

Estas dos especies son afines por la morfología de panojas, espiguillas y flores (Fig. 7.2), y se encuentran a su vez relacionadas con especies del Hemisferio Norte incluidas por Hackel 1882 en la Sección Ovinæ. Parodi (1953) coincide con este autor, e incluye a F. magellanica en F. ovina s.l. y considera a F. simpliciuscula como variedad de F. rubra.

F. magellanica y F. simpliciuscula habitan la cordillera de los Andes desde Tierra del Fuego hasta el sur de Mendoza. Sin embargo, es posible encontrar a lo largo de los Andes otras especies pertenecientes a los complejos F. rubra y F. ovina (Saint-Yves 1927), los que se extienden hasta Norteamérica (Pavlik 1984, 1985; Dubé 1985).

Parodi (1953) incluyó en F. ovina s. l. a F. magellanica, F. cabreræ Parodi y F. pyrogea. Sin embargo, este es un grupo heterogéneo, pues el typus de F. cabreræ se observó la presencia de pelos en el ápice del ovario descrito originalmente como glabro, observación en la que también coincide Nicora (1978). Esta característica unida a otros caracteres morfológicos, y al estudio cromosómico de individuos de la localidad tipo de F. cabreræ sugieren que este material pertenece a F. pallescens var. scabra.

F. pyrogea Spegazzini sólo difiere de F. magellanica por la pilosidad de las lemmas, por lo que algunos autores la consideran una especie diferente (Parodi 1953, Nicora 1978, Matthei 1982), mientras otros la han sinonimizado con F. magellanica (Saint-Yves 1927, Moore 1983 y Alexeev 1984). En este Tesis se ha considerado a F. pyrogea sinónimo de F. magellanica debido a que se han encontrado tanto individuos con lemmas glabras como con distintos grados de pilosidad conviviendo en las mismas poblaciones y tanto en los citotipos hexaploides como octoploides.

Esta variación en la pilosidad de las lemmas encontrada en las poblaciones de F. magellanica, quizá no tenga valor taxonómico, pero es parte de la extensa variabilidad morfológica de esta especie. La

heterogeneidad de este complejo se refleja además en los diferentes niveles de ploidía, en el tamaño de los cromosomas con constricciones secundarias y en el número de nucleolos. También se observó la presencia de poblaciones cleistógamas y chasmógamas. Estas diferencias sugieren que posiblemente puedan delimitarse varios taxones, aunque el carácter reticulado de los caracteres mencionados dificulta la clasificación del complejo.

Por el contrario, las poblaciones analizadas de F. simpliciuscula son mucho más homogéneas tanto morfológicamente como en el sistema reproductivo, ya que las tres poblaciones analizadas resultaron cleistógamas. Esta especie es hexaploide al igual que la mayoría de los taxones del complejo F. rubra de Norte América (Pavlik 1985).

8.6.5.3 GRUPO F. pallescens Y ESPECIES AFINES

Las especies de este grupo (Grupo D2 Fig. 7.1) presentan evidencias de una diversificación reciente, ya que es posible encontrar tanto un gradiente casi continuo en la mayoría de los caracteres morfológicos como también individuos intermedios entre las especies de este grupo (Cap. 6). Esta hipótesis de diversificación reciente se apoya además en la uniformidad cromosómica de estos 11 taxones (Fig. 3.3). Sin embargo hay algunas diferencias estadísticamente significativas en la simetría y uniformidad entre cariotipos que indican que no deben descartarse la existencia de rearrreglos cromosómicos en los procesos de especiación dentro de este grupo. Por otra parte, se sabe que en numerosos grupos de gramíneas, las translocaciones recíprocas han jugado un papel destacado en los procesos de especiación (Hunziker y Stebbins 1988).

Uno de los aspectos más notables de este grupo es la presencia de un número inusualmente alto de cromosomas con constricciones secundarias (10-14) que se corresponde con una variación similar de nucleolos por núcleo.

A pesar de las numerosas similitudes citológicas observadas en los 11 integrantes de este grupo, pueden diferenciarse 5 subgrupos principalmente sobre la base de sus caracteres morfológicos: 1.- F. acanthophylla y F. tunicata; 2.- F. monticola, F. scabriuscula y F. thermarum; 3.- F. cirrosa; 4.- F. pallescens, F. pallescens var. scabra y F. kurtziana; y 5.- F. gracillima y F. ventanicola (Fig. 7.1).

El primero de estos subgrupos se encuentra a lo largo de la cordillera entre los 28°S y los 37°S (Fig. 8.2). Las similitudes encontradas entre estas dos especies para todos los subconjuntos de caracteres (Fig. 3.3, 7.2 y 7.3) unido a la facilidad con que se obtuvieron híbridos artificiales, plantean dudas acerca de la conveniencia de mantener ambos taxones como especies separadas. Ambas especies serían las menos especializadas porque presentan panojas muy desarrolladas y con numerosas espiguillas, similares a las encontradas en los subgéneros menos especializados, como así también láminas con haces trabados.

F. monticola, F. scabriuscula y F. thermarum, pertenecientes al subgrupo 2 habitan a lo largo de la cordillera al sur de las especies del grupo anterior (Fig. 8.2), de las que se diferencian por el menor tamaño de sus hojas y panojas, por lo que podrían considerarse más especializadas. F. cirrosa, única especie del subgrupo 3, se halla restringida a las playas marítimas rocosas al sur de los 52°S. Si bien presenta una anatomía foliar similar a las especies del subgrupo 2, se diferencia de las mismas por sus ligulas y espiguillas mayores.

F. kurtziana, F. pallescens y F. pallescens var. scabra (subgrupo 4) muestran la distribución geográfica más amplia observándose en el sur de la Patagonia un avance hacia el oeste de F. pallescens (Fig. 8.2). Estas especies, a diferencia de los 3 grupos anteriores presentan láminas de haces libres, considerado un carácter derivado en el género (Saint-Yves 1927).

F. gracillima y F. ventanicola (subgrupo 5) serían las más

especializadas, ya que representan un extremo de las tendencias observadas en este grupo tanto en la disminución del tejido mecánico de las láminas como en la contracción de las panojas. Esta tendencia a la reducción del número de espiguillas va acompañada de un incremento en el tamaño de los antecios, como lo muestra la correlación inversa entre ambas variables para los 11 taxones del grupo ($r=-0.33$, $p<0.001$, $n=99$).

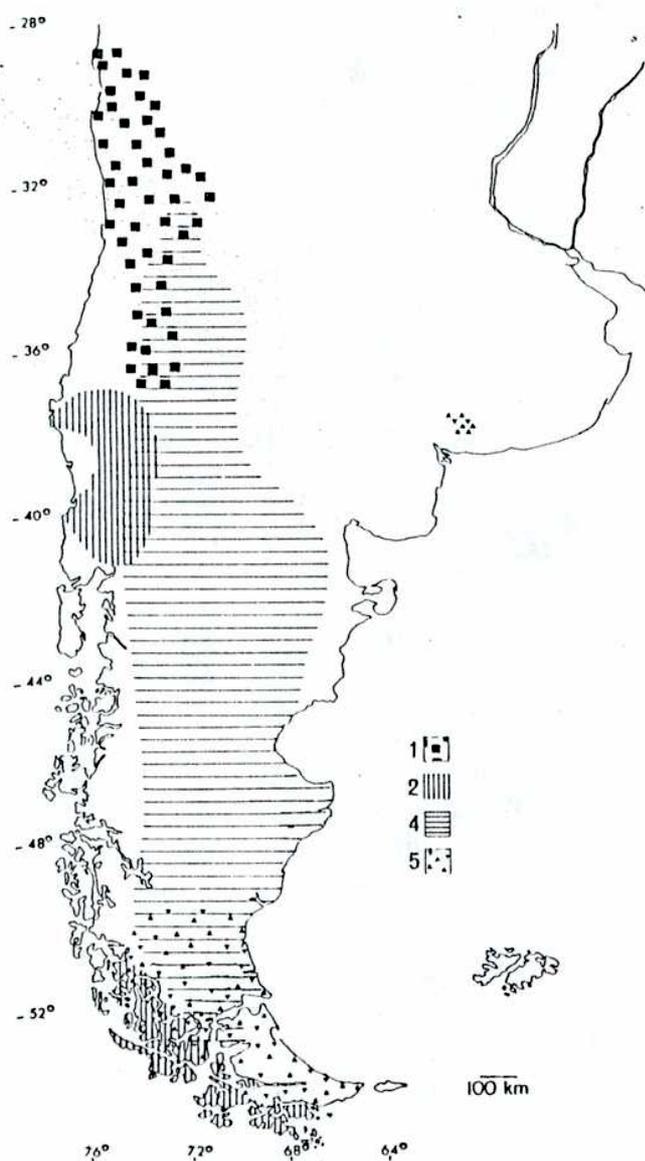


Fig. 8.2. Distribución geográfica de los subgrupos de especies afines a *F. pallescens*. 1.-*F. acanthophylla* y *F. tunicata*; 2.- *F. monticola*, *F. scabriuscula* y *F. thermarum*; 4.- *F. pallescens*, *F. pallescens* var. *scabra* y *F. kurtziana*; y 5.- *F. gracillima* y *F. ventanicola* (el subgrupo 3.- *F. cirrosa* no se halla representado).

F. gracillima y F. ventanicola presentan, no obstante sus similitudes morfológicas, marcadas diferencias cromosómicas y se hallan además geográficamente separadas. Mientras que F. gracillima habita las regiones secas y frías de las estepas patagónicas entre los 50° y 55° S, F. ventanicola vive en las cimas rocosas de Sierras de la Ventana a 400 m.s.n.m. (Fig. 8.2) No puede descartarse entonces que la similitud fenética entre ambas especies se deba a un fenómeno de convergencia en la contracción de las hojas y panojas.

Las especies patagónicas del grupo F. pallescens y especies afines, se encuentran a su vez morfológicamente relacionadas a especies que viven en las Cordillera extrapatagónica. Estudios citológicos en tres de estas especies del noroeste argentino, F. argentinensis, F. chrysophylla y F. scirpifolia, mostraron que se trata de hexaploides $2n=42$ con un máximo de 10 nucleolos por núcleo, al igual que las especies patagónicas. Aunque estos resultados son preliminares, sugieren que este grupo de especies patagónicas tendrían un origen común con estas especies del noroeste argentino. Sería apresurado todavía establecer cual ha sido el sentido migratorio de este exitoso grupo de especies. Sin embargo, la distribución geográfica de los taxones más especializados sugieren que la misma podría haber procedido de norte a sur.

CONCLUSIONES

Todas las especies patagónicas analizadas en esta Tesis son poliploides, la mayoría de los cuales son hexaploides. El comportamiento meiótico y el ordenamiento de los cromosomas en los cariotipos sugieren que se trata de alopoliploides o alopoliploides segmentarios.

Si bien los cariotipos de todas estas especies son simétricos y uniformes, el análisis estadístico, permitió detectar diferencias altamente significativas entre los mismos.

Particularmente importantes para establecer relaciones entre especies resultaron los cromosomas con constricciones secundarias, que mostraron una inusual variación tanto en número como en morfología. Además la variación en el número de cromosomas con constricciones secundarias se corresponde estrechamente con la del número máximo de nucleolos.

La presencia de 10 a 12 NOR funcionales por núcleo en más de la mitad de las especies patagónicas, es un hecho poco frecuente que se encuentra restringido al subgénero Festuca, uno de lo más especializados morfológicamente.

Tanto los parámetros que caracterizan la simetría y uniformidad de los cariotipos, como la morfología y número de cromosomas con constricciones secundarias permitieron delimitar varios grupos de especies. Este agrupamiento mostraró una alta congruencia con la clasificación morfológica y particularmente con la derivada de los caracteres reproductivos. En cambio el fenograma derivado de los caracteres vegetativos mostró una baja correlación cuando se lo comparó con aquel basado en los cromosomas como con el derivado de todos los caracteres.

Estos resultados sugieren que los caracteres vegetativos deben ser utilizados conjuntamente con los reproductivos si se intenta establecer relaciones filogenéticas entre especies. Sin embargo

estos caracteres siguen manteniendo su importancia en la identificación de las especies, aunque debería tenerse en cuenta la plasticidad de los mismos.

Los análisis de congruencia, utilizando subconjuntos independientes de caracteres, mostraron que las especies de Festuca de Patagonia constituyen un grupo heterogéneo de especies, donde se han delimitado 4 subgéneros: Mallopetalon, Drymanthele, Helleria y Festuca. Sólo el último de ellos se encuentra constituido por más de una especie, y al mismo pertenecen las especies afines a F. pallescens, que representan más de la mitad de los taxones de Patagonia. Este grupo tiene una amplia distribución geográfica y sus especies son dominantes en numerosas comunidades de esta región, constituyendo excelentes pasturas naturales.

PERSPECTIVAS

Uno de los aspectos citológicos más interesantes de las especies de Festuca estudiadas en esta Tesis, es la inusual variabilidad en el número de nucleolos por núcleo. Sin embargo la tinción argéntica utilizada sólo revela aquellos NOR potencialmente activos, obviando aquellos que se hallan reprimidos debido al fenómeno de anfiplastia diferencial. Por ello sería importante aplicar técnicas de hibridación in situ con genes ribosomales, las que se hallan actualmente facilitadas por la posibilidad de marcación con biotina (Maluszynska y Schwaizer 1989). Estas técnicas permitirían determinar la extensión del fenómeno de anfiplastia en las especies de Festuca, y aportarían nuevos datos sobre el origen poliploide de estas entidades.

También es importante dentro de este tema continuar con los estudios de variación intraespecífica e intrapoblacional del número de nucleolos, tanto en F. magellanica como en F. pallescens y especies afines, ya que podrían aportar evidencias sobre la estabilidad del elevado número de nucleolos por núcleo observado en estas especies. Además el inusual número máximo de nucleolos por núcleo (10-12) presentado por las especies afines a F. pallescens, seguramente proporcionará información sobre el origen y extensión de este grupo fuera de la Patagonia.

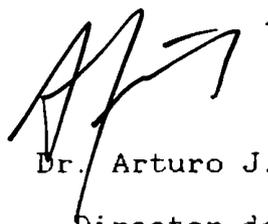
Otro aspecto muy interesante para continuar este trabajo es encarar la producción de híbridos entre diferentes poblaciones de F. pallescens y entre ésta y las especies afines. Estos híbridos aportarán datos sobre las relaciones genómicas en este complejo y permitirán además seleccionar genotipos ventajosos desde el punto de vista forrajero. Especialmente importante, en relación con estos dos últimos aspectos, sería la realización del cruzamiento entre F. pallescens y F. gracillima. En estas dos últimas especies se planea continuar con los estudios del sistema genético.

Finalmente, se espera continuar con los estudios biosistemáticos de las restantes especies sudamericanas de Festuca, ya que las especies patagónicas constituyen sólo un extremo de la variación presente en América del Sur.



Jorge Dubcovsky

Doctorando



Dr. Arturo J. Martinez

Director de Tesis

BIBLIOGRAFIA

- Adams, E. N. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Syst. Zool.* 21: 390-397.
- Aiken, S. G., J. Darbyshire & L. P. Lefkovitch. 1985. Restricted taxonomic value of leaf sections in Canadian narrow-leaved Festuca (Poaceae). *Canad. J. Bot.* 63: 995-1007.
- Alexeev, E. B.. 1980. Festuca L. Subgenera et sectiones novae ex America Boreali et Mexica. *Nov. Sist. Vyssh. Rost.* 17: 42-53.
1982. New and little-known Fescues (Festuca L.) of North America. *Bol. Soc. Moscov. Cientificos Naturalistas* 87(2): 109-118.
- 1984a. Genus Festuca L. (Poaceae) in Mexico et America Centrali. *Bol. Soc. Moscov. Cientificos Naturalistas* 2: 25-59.
- 1984b. On the new taxa and typification of some taxa of the genus Festuca (Poaceae) from South America. *Botanical Journal USSR.* 69(3):346-353.
1985. New taxa and typification of Festuca (Poaceae) of Bolivia. *Bol. Soc. Moscov. de Cientificos Naturalistas.* 70(9): 1241-1247.
1986. Festuca L. (Poaceae) in Venezuela, Colombia et Ecuador. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium* 23: 5-23.
1987. Festuca L. et genera proxima (Poaceae) in Australia et Tasmania. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium* 24: 5-17.
- Auquier, P. 1977. Biologie de la reproduction dans le genre Festuca L. (Poaceae) 1. Systèmes de pollinisation. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 110:129-150
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. En *The genetics of colonizing species.* Ed. por H. G. Baker & G. L. Stebbins. pp. 147-191. Academic Press, New York.

- Beaman, J. H.; D. C. D. De Jong & W. P. Stoutamire. 1962. Chromosome studies in the alpine and subalpine floras of Mexico and Guatemala. *Amer. J. Bot.* 49(1): 41-50.
- Bennett, M. D.; J. B. Smith & R. Kemble. 1972. The effect of temperature on meiosis and pollen development in wheat and rye. *Canad. J. Genet. Cytol.* 14: 615-624.
- Bennett, M. D.; J. B. Smith & R. I. Lewis Smith. 1982. DNA amounts of angiosperms from the Antarctic and South Georgia. *Env. and Exp. Bot.* 22: 307-318
- Bidault, M. 1968. Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur Festuca ovina L. s.l. dans le sud-est de la France. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 31: 217-356.
- Bolkhovskikh, Z; V. Grif; T. Matvejeva and O. Zakharyeva. 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Ed. A. Fedorov. Leningrad.
- Borrill M., B. F. Tyler & W. G. Morgan. 1976. Studies in Festuca VII. Chromosome atlas (part 2). An appraisal of chromosome race distribution and biology including F. pratensis var. apenina (De Not) Hack. tetraploid. *Cytologia* 41: 219-236.
- Boyle, W. S. 1950. A cytological study of Festuca kingii. *Amer. J. Bot.* 37: 291-293.
- Burkart, A. 1975. Evolution of grsses and grasslands in South America. *Taxon* 24(1) 53-66.
- Carnide, V.; J. Orellana & M. A. M. Do Valle Riveiro. 1986. Nucleolar organiser activity in Lolium and Festuca 1. Lolium multiflorum, Festuca arundinacea and Lolium-Festuca hybrids. *Heredity* 56: 311-317.
- Clayton W.D. & S.A. Renvoize. 1986. Genera Graminum. Grasses of the world. Kew Bulletin Additional Series XIII. 389pp.
- Connor, H. E. 1960. Variation in leaf anatomy in Festuca novae-zelandiae (Hack) Cockayne, and F. matthewsii (Hackel) Cheesman. *New Zealand J. Sci* 3: 468-509.

- Connor, H. E. 1979. Breeding systems in the grasses: a survey. *New Zealand J. Bot.* 17: 457-474.
- Crovello, T. J. 1969. Effects of change of characters and of number of characters in numerical taxonomy. *Amer. Midl. Naturalist* 81(1): 68-86.
- Darvey, N. L. & C. J. Driscoll. 1972. Nucleolar behaviour in Triticum *Chromosoma* 36: 131-139.
- De La Torre, C. and G. Giménez-Martin. 1982. The nucleolar cycle. En: *The nucleolus*. Ed. by E. G. Jordan and A. Cullis, pp. 153-177. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dollenz, A. O. 1978. Números cromosómicos de espermatofitos de los géneros Berberis, Ribes y Festuca. *Anales Inst. Patagónico. Punta Arenas* 9: 141-144.
- Dubcovsky, J. and A. Martinez. 1987. Cariotipos y comportamiento meiótico de los cromosomas de Festuca pallescens (Poaceae). *Darwiniana* 28(4): 153-161.
- 1988a. Phenetic relationships in the Festuca spp. from Patagonia. *Canad. J. Bot.* 66(3): 468-478.
- 1988b. Cariotipos y comportamiento meiótico de las especies de Festuca (Poaceae) endémicas de Sierra de La Ventana. *Bol. de la Soc. Arg. de Bot.* 25(3-4): 415-423.
- Dubé M.; P. Morisset & J. Murdock. 1985. Races chromosomiques chez Festuca rubra sensu lato (Poaceae) dans l'est du Québec. *Canad. J. Bot.* 63: 227-231.
- Eizenga, G. C. & M. J. Kasperbauer. 1985. Chromosome pairing in tall fescue haploids derived by anther-panicle culture. *J. Heredity* 76: 99-102.
- Foster, R.C. 1966. Studies in the flora of Bolivia. IV Gramineae. *Rhodora* 68(773): 97-120.
- Frederiksen, S. 1981. Festuca vivipara (Poaceae) in the North Atlantic area. *Nord. J. Bot.* 1: 277-292.
- Ghosh, S. 1976. Nucleolar development in induced binucleate cells of Allium cepa L. *Cytobiologie* 13:163-167.

- Goldblatt, P. 1980. Polyploidy in Angiosperms: Monocotyledons. En Polyploidy. Biological relevance. Ed. H. Lewis. Plenum Press, New York. 583 pp.
1981. Index to plant chromosome numbers for 1975-1978. Monogr. Syst. Bot. from Miss. Bot. Gard. Vol. 5.
1984. Index to plant chromosome numbers for 1979-1981. Monogr. Syst. Bot. from Miss. Bot. Gard. Vol. 8.
1985. Index to plant chromosome numbers for 1982-1983. Monogr. Syst. Bot. from Miss. Bot. Gard. Vol. 13.
1988. Index to plant chromosome numbers for 1984-1985. Monogr. Syst. Bot. from Miss. Bot. Gard. Vol. 23.
- González-Bernaldez, F.; M. Borrill; R. Lindner 1969. Variability of hexaploid Festuca arundinacea Principal component analysis of the correlation matrix. Bol. Soc. Españ. Hist. Nat. Sec. Biol. 67: 257-263.
- González, S. P. & R. M. Nardone. 1968. Cyclic nucleolar changes during the cell cycle: variations in number, size, morphology and position. Exp. Cell Res. 50: 599-615.
- Hackel, E. 1882. Monographia Festucarum Europearum. Vol. 1. Fischer Verlag. Kassel-Berlin.
- Heneen, W. K. 1963. Cytology of the intergeneric hybrid Elymus arenarius x Secale cereale. Hereditas 49: 61-77.
- Hsiao, J. A. 1975. Test of the nonspecificity hypothesis based on chemical and morphological characters of the different plant parts of Platanus. Taxon 24: 117-120.
- Hsiao, C.; R. R.-C. Wang & D. R. Dewey. 1986. Karyotype analysis and genome relationships of 22 diploid species in the tribe Triticeae. Canad. J. Genet. Cytol. 28: 109-120.
- Hsu, T. C.; S. E. Spirito & M. L. Pardue. 1975. Distribution of 18+28S ribosomal genes in mamalian genomes. Chromosoma 53: 25-36.

- Hunziker, J. H. 1977. Cytogenetics and evolution of some species of the genus Poa (Gramineae). En III Congr. Latinoam. Genética, pp. 144-149. Ed. por Drets, M. E., N. Brum Zorrilla & G. A. Folle. Montevideo. Uruguay.
- Hunziker, J. H. & G. L. Stebbins. 1988. Chromosomal evolution in the Gramineae. En Grass systematics and evolution. Ed. Soderstrom, T. R. y col.. pp. 179-187. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Jackson, R. C. 1971. The karyotype in systematics. Annual Rev. Ecol. Syst. 2: 327-368.
- Jauhar, P. P. 1975. Genetic regulation of diploid-like chromosome pairing in the hexaploid species Festuca arundinacea Scherb. and F. rubra L. (Gramineae). Chromosoma 52:363-382.
- Jessop, C.M. & N.C. Subrahmanyam. 1984. Nucleolar number variation in Hordeum species, their haploids and interspecific hybrids. Genetica 64: 93-100.
- Jordan, E. G.; P. J. Cooper; G. Martini; M. D. Bennett & R. B. Flavell. 1985. The effect of temperature and ageing on root apical meristems during seedling growth of Triticum aestivum L.: a specific effect on nucleoli. Plant, Cell and Environment 8: 325-331.
- Jordan, E. G.; P. Hide and R. Phillips. 1987. Patterns of nuclear and nucleolar growth in synchronously dividing explants from tubes of Helianthus tuberosus L.. Ann. Bot. 59: 525-532.
- Kjellqvist, E. 1961. Studies in Festuca rubra L. I. Influence of environment. Bot. Not. 114: 403-408.
- Lacadena, J. R.; M. C. Cermeño; J. Orellana & J. L. Santos. 1984. Evidence for wheat-rye nucleolar competition (amphiplasty) in triticales by silver-staining procedure. Theor. Appl. Genet. 67: 207-213.
- Levan, A.; K. Fredge & A.A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201-220.

- Levkovsky, V. P. & E. A. Tikhmenev. 1977. Pollination ecology of some arctic Festuca L.. Bot. Zh. (Leningrad) 62: 35-42.
- Lima-de-Faria, A. 1973. Equations defining the position of ribosomal cistrons in the eukaryotic chromosome. Nature New Biol. 241: 136-139.
- Linde-Laursen, I. 1984. Nucleolus organizer polymorphism in barley, Hordeum vulgare L. Hereditas 100:33-43.
- Linde-Laursen, I.; R. Von Bothmer & N. Jacobsen. 1986. Giemsa C-banded karyotypes of Hordeum taxa from North America. Canad. J. Genet. Cytol. 28:42-62.
- Linde-Laursen, I. & R. Von Bothmer. 1986. Giemsa C-banding in two polyploid, South American Hordeum species, H. tetraploidum and H. lechleri, and their aneuploid hybrids with H. vulgare. Hereditas 105: 171-177.
- Lourteig, A. & P. Cour. 1963. Essai sur la distribution géographique des plantes vasculaires de l'archipel de Kerguelen. Comité Nat. Française des Recherches Antarctiques 3: 63-70.
- Macfarlane, T. D. 1988. Poaceae subfamily Pooideae. En Grass systematics and evolution. Ed. Soderstrom, T. R. et al.. Smithsonian Institution Press, Washington. 474 pp.
- Malik, C. P. & P. T. Thomas. 1966. Karyotypic studies in some Lolium and Festuca species. Caryologia 19: 167-196.
- Malik, C. P. & P. T. Thomas. 1967. Cytological relationships and genome structure of some Festuca species. Caryologia 20: 1-39.
- Maluszynska, J. & D. Schweizer. 1989. Ribosomal RNA genes in B chromosomes of Crepis capillaris detected by non-radioactive in situ hybridization. Hereditas 62: 59-65.
- Markgraf-Dannenbergh, I. Von. 1980. In Flora Europea. Vol. 5. Ed.: T.G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters and D. A. Webb. pp.125-153. Cambridge University Press, Cambridge.

- Martini, G. M. O'Dell; and R. B. Flavell. 1982. Partial inactivation of wheat nucleolus organiser chromosomes from Aegilops umbellulata. *Chromosoma* 84: 687-700.
- Matthei, J. O. 1982. El género Festuca (Poaceae) en Chile. *Gayana* 37: 1-64.
- Moore, D. M. 1960. Chromosome numbers of flowering plants from Macquarie Island. *Bot. Not.* 113 (2): 185-191
1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Ed.: Anthony Nelson, England. Missouri Botanical Garden, USA. 396 pp.
- Moore, R. J. 1973. Index to plant chromosome numbers for 1967-71. *Regnum Vegetabile* 90: 1-539.
1974. Index to plant chromosome numbers for 1972. *Regnum Vegetabile* 91: 1-107.
1977. Index to plant chromosome numbers for 1973-74. *Regnum Vegetabile* 96: 1-257.
- Nicora, E. G. 1978. Gramineas. En *Flora Patagónica*. Ed. M. N. Correa. III. Colección Científica del INTA. Buenos Aires
- Oliva G. E. 1988. Variaciones morfológicas y ecológicas de F. pallescens (St-Yves) Parodi en el sur de Santa Cruz. Seminario de licenciatura. Universidad de Buenos Aires (FCEN).
- Ornduff, R. 1967. Index to plant chromosome numbers for 1965. *Regnum Vegetabile* 50: 1-128.
1968. Index to plant chromosome numbers for 1966. *Regnum Vegetabile* 55: 1-128.
1969. Index to plant chromosome numbers for 1967. *Regnum Vegetabile* 56: 1-129.
- Parodi, L. R. 1950. Las Gramineas tóxicas para el ganado de la República Argentina. *Revista Argent. Agron.* 17(3): 163-229.
1953. Las especies de Festuca de la Patagonia. *Revista Argent. Agron.* 20(4): 117-229.
- Parreaux, M.J. 1972. Recherches biosystematiques sur quelques Festuca du group Laevis Hack. du sud-est de la France. *Ann. Sci. Univ. Besancon* 13: 69-155.

- Pavlik, L.E. 1984. Studies on the Festuca ovina complex in the Canadian Cordillera. *Canad. J. Bot.* 62(11): 2448-2462.
1985. A new taxonomic survey of the Festuca rubra complex in Northwestern North America, with emphasis on British Columbia. *Phytologia* 57: 1-17.
- Pavlik, L. E. & J. Looman. 1984. Taxonomy and nomenclature of rough fescues, Festuca altaica, F. campestris (F. scabrella. var. major), and F. hallii, in Canada and the adjacent part of United States. *Canad. J. Bot.* 62: 1759-1749.
- Raven, P. H. & D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- Rees, H. & P. J. Dale. 1974. Chiasmata and variability in Lolium and Festuca populations. *Chromosoma* 47: 335-351.
- Rohlf, F. J.; J. Kishpaugh & D. Kirk. 1982. Numerical Taxonomy System of Multivariate Statistical Programs, Tech. Rep. State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rúgolo de Agrasar, Z. E. y E. G. Nicora. Nuevos taxones para la Argentina y Chile austral (Gramineae). *Bol. Soc. Argen. Bot.* 25(3-4): 463-476.
- Saint-Yves, A. 1927. Contribution à l' étude des Festuca (subgen. Eu-Festuca) de l' Amérique du Sud. *Candollea* 3: 151-315.
- Sampaio, M. T. S.; M. C. M. Hickenbick & H. Winge. 1979. Chromosome numbers and meiotic behavior of South American species of the Briza complex (Gramineae). *Rev. Brasil. Genet.* 2: 125-134.
- Sato, S.; M. Hizume and S. Kawamura. 1980. Relationship between secondary constrictions and nucleolus organizer regions in Allium sativum chromosomes. *Protoplasma* 105:77-85.
- Sato, S. 1981. Cytological studies on the satellited chromosomes of Allium cepa. *Caryologia* 34: 431-440.
- Schifino M. T. & H. Winge. 1983. Karyotypes and nuclear DNA content of species of the Briza complex and some other genera of Poeae. *Brazil J. Genetics* 6: 245-259.

- Schmid, M.; C. Löser; J. Schmidtke & W. Engel. 1982. Evolutionary conservation of a common pattern of activity of nucleolus organizers during spermatogenesis in vertebrates. *Chromosoma* 86: 149-179.
- Schubert, I. & U. Wobus. 1985. In situ hybridization confirms jumping nucleolus organizing regions in Allium. *Chromosoma* 92(2): 143-148.
- Schulz-Schaeffer, J. 1960. Cytological investigations in the genus Bromus. III The cytotaxonomic significance of the satellite chromosomes. *J. Hered.* 51: 269-277.
- Sears, E. R. 1976. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Ann. Rev. Genet.* 10: 31-51.
- Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco. 573 pp.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1969. *Biometry*. Ed.: R. Emerson, D. Kennedy & R. B. Park. W.H. Freeman & Company. San Francisco. 776 pp.
- Soriano, A. 1956. Aspectos ecológicos y pasturales de la vegetación patagónica relacionados con su estado y capacidad de recuperación. *Revista. Invest. Agr.* 10(4): 349-372.
- Stebbins, G. L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. E. Arnold, London. 216 pp.
- Tallowin, J. R. B. & R. I. Lewis Smith. 1977. Studies in the reproductive biology of F. contracta T. Kirk on South Georgia: I. The reproductive cycles. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 45: 63-76.
- Tovar, O. 1972. Revisión de las especies peruanas del género Festuca, Gramineae. *Mem. del Museo de Hist. Nat. "Javier Prado"* 16: 1-95.
- Türpe, A. M. 1969. Las especies argentinas de Festuca. Excluidas las patagónicas. *Darwiniana* 15: 189-283.
- Tzvelev, N. N. 1971. On the taxonomy and phylogeny of genus Festuca L. of the U.S.S.R. flora. I The system of the genus and the main trends of evolution. *Bot. Zurn. SSSR* 56: 1252-1262.

- Tzvelev, N. N. 1976. Grasses of the Soviet Union. Ed. A. A. Fedorov. Nauka Publishers, Leningrad. 1196 pp.
- Van Balgooy, M. M. J. 1971. Plant-geography of the Pacific. Blumea Supplement 6: 1-222.
- Van Steenis, C. G. G. J. & M. M. J. Van Balgooy. 1966. Pacific plant areas 2. Blumea Supplement 5: 1-310.
- Zarco, C. R. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. Taxon 35(3): 526-530
- Zuloaga, F. O. & J. Dubcovsky. Infrgeneric phenetic relations in genus Panicum (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): A numerical analysis. En preparaci3n.

APENDICE A

Tabla de ejemplares medidos. Localidades, Colector y herbario donde se encuentra depositado el material (* BAA, ** BACP).

----- Especie -----	Localidad	Colector
<u>F. acanthophylla</u>	Chile, Valparaiso, Co. del Roble	Garaventa 2261*
-	_, Prov. de Santiago, Chicauca	Espinosa s/n*
-	_, Los Andes, Los Maitenes	Zöllner 156*
-	_, _, Los Maitenes	Zöllner 162*
-	_, Colchagua	Landbeck s/n*
-	Arg., Neuquén, Lag. Epu-Lauquén	Boelcke 10943*
-	_, _, Valle A. Atreuco	Boelcke 11476 1/2*
-	_, _, Cajón de los Chenques	Boelcke 13824*
-	_, _, Laguna Varvarco Campos	Boelcke 14014*
-	_, Mendoza, Malal-Hué	Castellanos 36600*
<u>F. argentina</u>	Arg, Sta. Cruz, Cabo Blanco	Correa 3344*
-	_, _, San Julián	Correa 2707*
-	_, _, Majaredo	Maidana HP3490*
-	_, _, Lago Argentino, Co. El Calafate	Sleumer 1177*
-	_, _, L. Bs. As., Los antiguos	Correa 3619*
-	_, Chubut, Camarones	Soriano 1926*
-	_, _, Pampa del Castillo	Castellanos 7619*
-	_, _, 35 Km sur de Garayalde	Correa 3973*
-	_, Río Negro, L. Gutierrez	Boelcke-Hunz. 3366*
-	_, _, Ea. Fortin Chacabuco	Dub. # 42**

Dub.: Dubcovsky

D&M.: Dubcovsky y Martinez.

Especie	Localidad	Colector
<u>F.cirroza</u>	Arg., T.del Fuego, I. de los Estados, Puerto Crosley	Castellanos 12861*
-	_, _, _, Pt. Vancouver	Nicora 7241*
-	_, _, _, Caleta Luisa	Castellanos 12865*
-	_, I. de los Estados	Bonarelli 108*
-	_, l. de los Estados	Bonarelli 172*
-	_, I. de los Estados	Bonarelli 106*
-	Chile, Wellington Island, Pt. Eden	Godley 663*
-	_, Islas Wallaston, Pt. Caja	Vervoorst 331*
<u>F.contracta</u>	Arg., T.del Fuego, I. de los Estados, Pt. San Julián	Castellanos 12855*
-	_, _, _, Puerto Cook	Castellanos 12867*
-	_, _, dpto Ushuaia, Co.Redondo	Grondona 7228*
-	_, _, alrededores de Ushuaia	Grondona 4336*
-	_, _, Glaciar Mastiales	Correa-Raz.-Rey. sn*
-	_, _, L. Fagnano	Guiñazú 226*
-	_, _, dpto. Ushuaia, Co. Dos Banderas	Grondona 5609*
-	_, _, _, camino Mte. Cortés	Grondona 4201 1/2*
-	Chile, Magallanes, I. Riesco	Pfister-Ric. 11833*
-	_, _, Porvenir	Barros 5757*
<u>F.gracillima</u>	Arg., T.del Fuego, Lago Cami	Castellanos 7575*
-	_, _, Canal de Beagle, Remolino	Grondona 7497*
-	_, _, _, Punta Segunda	Grondona 7339*
-	_, _, 15 km. camino L, Fagnano	Grondona 7133*
-	_, _, Rio Grande	Hunziker 8277*
-	_, Sta.Cruz, dpto. Güer-Aike	
-	Ea. Moy Aike Chico	CRP 3215*
-	_, _, _, Ea.Killik Aike Norte	CRP 3197*

----- Especie	Localidad	Colector
-----	-----	-----
<u>F. gracillima</u>	Arg., Sta. Cruz, Ea. Killik Aike	Latour CRP3206*
-	_, _, _, Mina del Rio Turbio	Soriano 3376 *
-	Chile, Rio Verde, 150 km del	
	Estrecho de Magallanes	Guiñazú 58*
<u>F. magellanica</u> 8x	Arg., Neuquén, L. Huechulaufquen	D&M. # 197**
-	_, _, Co. Chapelco	D&M. 183**
-	_, Chubut, Cdón. Rivadavia	D&M. 152**
-	_, Santa Cruz, L. San Martin	
	Ea. La Tercera	BACP 2859**
-	_, _, Rio Turbio	D&M. 330**
-	_, T. del Fuego, Boquerón	Ontivero 259**
-	_, _, Boquerón	D&M. 308**
-	_, _, Ea. Moat, Estr. Magallanes	D&M. 271 **
<u>F. magellanica</u> 6x	_, _, Ea. Los Flamencos	Anchorena 3**
-	_, _, Ea. Los Flamencos	Anchorena 4**
-	_, _, Ea. Maria Beheti	Collantes 1**
-	_, _, Ea. Maria Beheti	Collantes 2**
-	_, _, Ea. Maria Beheti	Collantes 3**
<u>F. monticola</u>	Chile, Llanquihue, Sa. Sto.	
	Domingo	Reichert 4*
-	_, Cautin, dpto. Temuco	
	Volcán Llaima	Ricardi 5304*
- (TYPUS)	_, Valdivia, Cordillera Pelada	Philippi 1271*
-	Arg., Neuquén, Parque Nac. Nahuel	
	Huapi, Refugio Co. Colorado	Diem 769*
-	_, _, Co. Chapelco	Schajovskoy 130*
-	_, _, _	León-Calderón 904*
-	_, _, Lago Lacar, Co. Malo	León-Calderón 1278*
-	_, _, L. Huechulaufquen,	Dawson-Schwabe 2593*
	Co. Los Angeles	
-	_, _, Catán Lil, Sa. Chachil	Rúgolo-Agrasar 438*
-----	-----	-----

----- Especie	Localidad	Colector
-----	-----	-----
<u>F.pallescens</u>	Arg., Rio Negro, Bariloche,	
var. <u>pallescens</u>	Co. Otto	Dub. 51**
-	_, _, _, Refugio Neumeyer	Dub. 26**
-	_, _, _, Co. Lopez	Parodi 11538*
-	_, _, _, Co. Catedral	Dub. 60**
-	_, _, Ea. Fortin Chacabuco	Dub. 47**
-	_, _, El Bolsón	Parodi 13228*
-	_, Neuquén, Co. Chapelco	León-Calderón 828*
-	_, _, Zapala	Parodi 2729*
_(PARATYPUS)	_, Sta. Cruz, San Julián	Parodi 5746*
-	_, _, 10 Km. Sur de Guarumba	Ruiz Leal 27003*
<u>F.pallescens</u>	Neuquén, Junin de los Andes	Bram 2854**
var. <u>scabra</u>	_, _, Pino Hachado	Valla 3095*
-	_, _, _, Puesto Gendarmeria	Valla 3087*
_(TYPUS)	_, _, _, Bosque de <u>Araucaria</u>	Parodi 3190*
-	_, _, Catán Lil	Giacobbi 12944*
-	_, _, _	Soriano 1304*
-	_, _, Huechlaufquen, Orilla N.	D&M. 196**
-	_, _, _, Orilla S.	D&M. 198**
-	_, _, Bajada del Rahue	D&M. 211**
-	_, _, Loncopué-Copahue	D&M. 226**
<u>F.pampeana</u>	Arg., Bs. As., Sa. de	
-	La Ventana, Co. Ventana, cumbre	Hauman HP 476*
-	_, _, _, _ , faldeos inferiores	Boelcke 9600*
-	_, _, _, _ , estribaciones	Cabrera 5321*
-	_, _, _ , _	Cabrera 4724*
-	_, _, Abra de la Ventana	Boelcke 9518*
-	_, _, _, Co. Bahía Blanca	Dub. 1**
-	_, _, _, Co. Cura Malal Grande	Scala*
-	_, _, Monte Hermoso	Corette 17824*
-----	-----	-----

Espece	Localidad	Colector
<u>F.purpurascens</u>	Arg., T. del Fuego, 20 Km. ca-	
	mino Mte. Oliva	Grondona 4216*
	_, _, L. Fagnano	Guiñazú 227*
	_, Chubut, Corcovado	Soriano 3040*
	_, _'	Parodi 1872*
	_, Rio Negro, Lag. Frias	Parodi 11771*
	_, _, Bariloche	Parodi 15554*
	_, _, Lago Fonck	Dub. 53**
	_, Neuquén, Ea. Fortin	
	Chacabuco	Vallerini 2091*
	_, _, I. Victoria	Grüner 27*
	_, _, Pino Hachado	Parodi 3180*
<u>F.scabriuscula</u>	Arg., Rio Negro, Cascada Los	
	Alerces	Dub. 57**
	_, Neuquén, San Martin	
	de los Andes	Giacobbi 12974*
	_, _' -	Giacobbi 12972*
	_, _' -	Giacobbi 12977*
	_, _, Hua Hum a Lago Queñi	Cabrera 11266*
	_, _, L. Aluminé	Giacobbi 12985*
	_, _, Pino Hachado	Perez Moreau 37710*
	_, _' -	Burkart 9617*
	_, _' -	Dawson-Schwabe 2230*
	_, _, L. Tromen	Cabrera 5123*
<u>F.simpliciuscula</u>	_, Neuquén, dpto. Minas, Lag.	
	Varvarco Campos, A. Benitez	Boelcke 14238*
	_, _, dpto Norquin, Copahue	Calderón-Rùgolo 90*
	_, _' _' -	Cabrera 6157*
	_, _, Chos Malal, A. Los Tábanos	Boelcke 11344*
	_, _' _', A. Turbio	Boelcke 11322*

----- Especie	Localidad	Colector
-----	-----	-----
<u>F. simpliciuscula</u>	_, Chubut, L. Futalaufquen	Buthe-Soriano 358*
-	_, Sta. Cruz, Guer Aike,	
-	Lag. Condor	Boelcke 12449*
- (TYPUS)	_, _, Rio Fósiles	Dausen 1905*
<u>F. thermarum</u>	_, Neuquén, entre Copahue	
-	y Las Maquinitas	Calderón-Rúgolo 62*
-	_, _, Copahue	Calderón-Rúgolo 64*
-	_, ' _	Schauffele 9938*
-	_, _, Pino Hachado	Perez Moreau 37708*
-	_, ' _	Parodi 3195*
-	_, _, Cordillera del Viento,	
-	Paso de Atreuco	Ragonese 298*
-	Chile, Nuble, Termas de Chillan	Cabrera 3604*
-	_, ' _	Philippi 1351*
<u>F. tunicata</u>	Chile, Aconcagua, Litoral de	
-	Quintero	Espinosa 9927*
-	_, Coquimbo, Bosque de	
-	Fray Jorge	Muñoz-Cor. 1393(SGO)
-	_, Reg. Metropolitana, Cuesta	
-	La Dormida	D&M. 243**
-	_, _, Co. de Renca	Looser 2790*
-	_, _, Co. Manquehue	D&M. 247**
-	_, _, Embalse del Yeso	D&M. 250**
-	_, ' _	D&M. 251**
<u>F. ventanicola</u>	Arg., Bs. As., Tornquist, Sa.	
-	de la Ventana, Co. Ventana	Cabrera 5324*
-	_, ' _	Peralta 147*
-	_, ' _	Hauman*
-	_, ' _	Cabrera 4738*
-----	-----	-----

APENDICE B

CARACTERES MEDIDOS EN EL ANALISIS FENETICO Y SU CODIFICACION

Tabla 1 Codificación de los caracteres

CARACTER	ESTADO	CODIGO
CARACTERES VEGETATIVOS		
1- Rizoma.	Ausente	0
	Presente	1
2- Vernación de la hoja.	Conduplicada	0
	Convoluta	1
3- Antocianos en la vaina.	Ausente	0
	Ausente o presente	1
	Presente	2
4- Lóbulos en el cuello de la vaina.	Ausente	0
	Presente	1
5- Presencia y pilosidad del pulvínulo calloso en la base de la lámina.	Ausente	0
	Ausente o presente y glabro	1
	Presente y glabro	2
	Presente y pubescente	3
6- Angulo de divergencia entre el eje de la vaina y el primer centímetro proximal de la lámina.		
7- Longitud de la lámina (cm).		
8- Longitud de la ligula (mm).		
9- Aguijones en la epidermis abaxial.	Glabra	0
	" o aguijones infrecuentes	1
	o aguijones frecuentes	2
	Escabrosa	3
10- Presencia de pelos o papilas en epidermis adaxial.	Pelos	0
	Papilas	1
11- Presencia de células cortas en zonas intercostales de la epidermis abaxial.	Ausente	0
	Ausente o presente	1
	Presente	2

CARACTER	ESTADO	CODIGO
12- Estomas en epidermis abaxial.	Ausente	0
	Ausente o presente	1
13- Distancia entre epidermis abaxial de la costilla principal y la célula más lejana (mm) (Aiken y col. 1985).		
14- Número de haces vasculares.		
15- Trabas de esclerénquima.	Ausente	0
	Ausente o abaxial	0.5
	Sólo abaxial	1
	Sólo abaxial o adabaxial	1.5
	Adabaxial	2
16- Porcentaje de traba: (número de trabas adaxiales + número de trabas abaxiales)/(número de haces * 2).		
17- Banda de esclerénquima bajo la epidermis abaxial.	Discontinua	0
	Generalmente discontinua	0.5
	Discontinua o continua	1
	Generalmente continua	1.5
	Continua	2
18- Esclerénquima adaxial.	Ausente	0
	Generalmente ausente	1
	Generalmente presente	2
	Presente	3
CARACTERES REPRODUCTIVOS		
19- Longitud desde la base de la planta hasta el ápice de la panoja (cm).		
20- Aguijones o pelos en ramas de la panoja.	Glabras	0
	Glabras o escabrosas	1
	Escabrosas	2
	Escabrosas o pilosas	3
	Pilosas	4

CARACTER	ESTADO	CODIGO
21- Aguijones o pelos en caña bajo panoja.	Glabras Glabras o escabrosas Escabrosas Escabrosas o pilosas Pilosas	0 1 2 3 4
22- Diámetro de la caña en la base de la panoja (mm).		
23- Longitud de la panoja (cm).		
24- Número de espiguillas por panoja.		
25- Número de nudos de la panoja.		
26- Longitud de la espiguilla (mm).		
27- Número de antecios por espiguilla.		
28- Longitud del primer antecio (mm) (sin arista).		
29- Escabrosidad de la lemma.	Glabras Glabras o escabrosas Escabrosas toda la superficie	0 1 2
30- Longitud de la arista (mm).		
31- Longitud gluma 1 (mm).		
32- Longitud gluma 1 / ancho total gluma 1.		
33- Porcentaje de individuos con más de 1 nervio en gluma 1.		
34- Longitud gluma 2 en relación a la longitud del antecio.	Gluma < antecio Gluma >= antecio	0 1
35- Longitud del segundo artejo (mm).		
36- Escabrosidad de la raquilla.	Glabra Escabrosa	0 1
37- Longitud de las anteras (mm).		
38- Permanencia de las anteras junto a los cariopses maduros.	Ausentes Ausentes o presentes Presentes	0 1 2

CARACTER	ESTADO	CODIGO
39- Longitud de las lodiculas (mm).		
40- Presencia de ciliadas en el borde de las lodiculas.	Glabras Ciliadas	0 1
41- Pilosidad del ápice del ovario.	Glabro Glabro o < 10 pelos 10 a 40 pelos > de 50 pelos	0 1 2 3
42- Longitud del cariopse (mm).		
43- Longitud gluma I/longitud gluma II		

A continuación se detallan en la Tabla 2 las medias de cada uno de los caracteres, obtenidas a partir de todos los individuos medidos por especie (Apéndice A).

Tabla 2 Caracteres morfológicos

CARACT.	ACA	ARG	CER	CON	GRA	KUR	MA6	MR8	MON	PAL	PAS	PAM	PUR	SCA	STM	TBE	TUN	VEN
1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00
2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
3	5.60	5.11	2.13	0.40	3.60	57.30	5.20	4.90	9.40	22.30	15.30	0.00	14.60	5.10	15.00	1.75	17.80	2.88
4	1.46	1.11	1.05	0.74	0.63	1.12	0.49	0.58	1.04	1.12	0.94	0.68	2.32	0.89	0.53	0.93	1.49	0.92
5	28.60	21.40	26.54	7.93	8.20	9.94	3.70	4.31	15.12	13.49	18.90	37.33	15.42	16.78	3.24	11.75	29.25	8.53
6	2.00	1.00	0.00	0.00	0.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	0.00
7	0.65	0.64	3.34	0.38	0.34	0.69	0.27	0.24	0.51	0.51	0.49	0.85	0.91	0.49	0.54	0.48	0.76	0.70
8	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00
9	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00	1.00	2.00	2.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	2.00	0.00
10	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	3.00	3.00	1.00	3.00	1.00	1.00	2.00	0.00
11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12	13.60	10.80	8.13	5.70	5.00	8.30	4.80	4.75	9.44	9.50	8.00	5.00	17.20	7.60	4.00	8.13	14.70	5.00
13	2.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	0.50	2.00	2.00	0.00	2.00	2.00	0.00
14	72.30	49.40	61.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	51.50	0.00	0.00	10.00	95.30	48.00	0.00	53.20	68.60	0.00
15	2.00	0.00	2.00	0.00	1.00	2.00	0.00	1.00	1.50	1.50	2.00	0.00	0.00	2.00	0.00	2.00	2.00	1.00
16	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	2.00	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00	0.00	3.00	3.00	0.00	3.00	3.00	0.00
17	2.00	0.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00
19	77.70	53.50	40.10	23.00	34.60	43.50	13.40	26.56	41.30	46.90	54.60	56.20	58.50	47.00	18.00	35.90	95.00	35.30
20	2.00	1.90	0.00	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00	2.00	2.00	2.00	4.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
21	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	3.00	2.00	0.00	0.00	0.00	4.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00
22	1.14	0.97	0.72	0.92	0.48	0.72	0.35	0.53	0.79	0.85	0.85	0.82	0.91	0.78	0.46	0.81	1.53	0.70
23	17.30	9.21	10.56	7.00	6.69	9.92	3.04	4.91	10.05	9.91	11.43	12.58	12.57	11.52	3.35	7.41	24.60	10.96
24	56.00	16.10	24.25	22.40	4.60	17.60	7.40	12.62	18.44	17.10	23.90	23.38	33.50	21.70	9.00	15.63	84.86	10.88
25	9.60	8.30	7.75	9.00	3.60	6.80	7.40	9.00	7.11	6.66	7.80	7.25	7.40	8.10	5.00	5.63	12.20	5.25
26	11.48	12.89	13.37	8.27	12.91	10.39	8.00	8.64	10.64	12.36	11.76	11.07	10.73	11.07	6.77	11.71	12.35	14.60
27	4.50	4.90	5.00	3.50	3.70	4.56	4.13	3.80	4.22	4.60	4.70	6.00	4.90	4.20	3.12	4.88	6.00	4.88
28	6.83	9.22	9.33	6.78	8.85	6.48	5.50	5.79	7.07	8.02	6.72	7.16	6.97	7.17	5.43	7.17	6.80	10.55
29	0.00	2.00	2.00	2.00	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00
30	0.22	0.07	2.54	1.13	1.88	0.57	1.42	2.01	0.80	1.11	0.74	0.53	0.58	1.13	1.25	0.09	0.00	10.29
31	3.74	6.58	6.79	6.62	5.04	4.25	2.95	3.35	4.98	5.07	4.69	4.63	3.69	5.04	3.26	4.69	4.54	5.15
32	3.28	3.60	4.72	5.18	4.27	3.74	3.57	3.43	3.40	4.38	3.90	3.14	4.36	3.49	3.35	3.48	3.96	4.28
33	0.00	1.00	0.00	0.20	0.20	0.00	0.00	0.00	0.33	0.10	0.10	0.00	0.10	0.70	0.00	0.13	0.00	0.00
34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
35	1.88	1.47	1.71	1.38	2.28	1.48	1.16	1.27	1.63	1.72	1.66	1.39	1.41	1.52	1.24	1.57	1.45	2.26
36	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
37	4.41	4.64	3.17	0.90	4.55	2.94	0.98	1.38	3.75	4.50	3.52	3.44	3.29	3.91	0.89	3.64	3.69	4.79
38	0.00	1.00	0.00	2.00	0.00	0.00	NC	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	0.00
39	1.18	1.50	1.20	0.97	1.35	1.21	0.87	1.02	1.22	1.29	1.24	1.09	1.09	1.21	0.60	1.13	1.21	1.21
40	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
41	1.00	2.50	1.00	1.00	2.00	2.50	0.00	0.00	1.00	2.00	2.00	3.00	3.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00
42	4.02	4.20	3.57	3.10	4.19	4.15	3.30	3.15	4.17	4.67	4.49	4.00	2.67	3.93	2.91	4.08	4.04	5.25
43	0.73	0.86	0.87	0.90	0.76	0.85	0.66	0.71	0.83	0.79	0.78	0.79	0.68	0.83	0.77	0.80	0.80	0.60

NC: dato faltante

APENDICE C

RECUEENTOS CROMOSOMICOS DE Festuca POR CONTINENTE

Con el fin de analizar la distribución geográfica de los diferentes niveles de ploidía, se realizó una base de datos con los recuentos de Festuca realizados entre 1930 y 1985 en cada continente. Para ello se partió de los "Index to plant chromosome numbers", a los que se asigna un número para posterior referencia en la Tabla: 1.- Bolkhovskikh y col. 1969 2.- Ornduff 1965; 3.- Ornduff 1966; 4.- Ornduff 1967; 5.- Moore 1973; 6.- Moore 1974; 7.- Moore 1977; 8.- Goldblatt 1981; 9.- Goldblatt 1984; 10.- Goldblatt 1985 y 11.- Goldblatt 1988. Se incluyó además el atlas cromosómico de Festuca publicado por Borrill y col. (1976) al que se asignó el número 12.

Se eliminaron los recuentos pertenecientes al género Vulpia, incluidos erronemente en Festuca. Tampoco se incluyeron las especies publicadas sin nombre de autor ni aquellas en que no pudiera establecerse el origen geográfico del recuento.

Debido a la existencia de criterios contrapuestos en la nomenclatura de numerosas especies, los recuentos se indicaron bajo el nombre que fueron publicados en los catálogos de números cromosómicos. En el caso de presentar una especie más de un recuento se registró cada número diferente, por lo que el número de recuentos es mayor que el de especies reconocidas.

RECUELTOS CROMOSOMICOS DE Festuca POR CONTINENTE

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<u>AFRICA</u>		
<u>F. abyssinica</u> Hochst. ex A. Rich.	28	1 2 8 10
<u>F. arundinacea</u> Schreb.	42	5 12
	56	5 12
	70	5 12
<u>F. camusiana</u> St.-Yves	28	1 2
<u>F. coeruleascens</u> Desf.	14	5
<u>F. costata</u> Nees	28	1
<u>F. hystrix</u> Boiss.	14	11
<u>F. longipes</u> Stapf	42	1
<u>F. mairei</u> St.-Yves	28	1 3 6 12
<u>F. pilgeri</u> (L.) St.-Yves	28	1
<u>F. scabra</u> Vahl	28	1
<u>F. simensis</u> Hochst. ex A. Rich	28	8 10
<u>F. yvesii</u> Lit.	14	9
<u>AMERICA CENTRAL</u>		
<u>F. amplissima</u> Rupr. ex Hemsl.	28	1 5
	42	1
<u>F. chiriquensis</u> Swallen	28	8
<u>F. dolichophylla</u> Presl	42	5
<u>F. hephaestophila</u> Nees ex Steud	28	1
<u>F. livida</u> (H. B. et K.) Wild.	28	1
<u>F. mirabilis</u> Piper	28	6
<u>F. toluensis</u> H. B. et K.	42	1

ESPECIE	2n	BIBLIGRAFIA
---------	----	-------------

AMERICA DEL NORTE y GROENLANDIA

<u>F. altaica</u> Trin.	28	1 5 9 11
(Sub <u>F. scabrella</u> Torr. ex Hook.)*	(28)	1
<u>F. arizonica</u> Vasey	42	1
<u>F. baffinensis</u> Polunin	28	1 3 4 5
<u>F. brachyphylla</u> Schultes et Schultes	28	1 3 4 5
	42	1 3 4 5 7 9
	44	1
<u>F. californica</u> Vasey	56	1
<u>F. campestris</u> Rydb.	56	11
(Sub <u>F. scabrella</u> var. <u>major</u> Vasey)	(56)*	1
<u>F. elmeri</u> Scribn. et Merr.	28	1
<u>F. hallii</u> (Vasey) Piper	28	11
<u>F. hyperborea</u> Holmen ex Frideriksen	28	1
<u>F. idahoensis</u> Elmer	28	1
<u>F. kingii</u> (Wats.) Cassidy	56	1
<u>F. minutiflora</u> Rydb.	28	9
<u>F. obtusa</u> Bieler	42	1 9
<u>F. occidentalis</u> Hook.	28	1
<u>F. ovina</u> L.	14	1 5
<u>F. prolifera</u> (Piper) Fernald	50	1
	c. 70	5
<u>F. rubra</u> L. s.l. **	42	1 5 7 8 9 11
	49	1 3 5
	63	1
<u>F. saximontana</u> Rydb.	36	5
	42	1 5 9

* Según Pavlik y Looman 1984.

** Eliminado recuento 2n=56
1985.

Según Dubé et al.

CONTINUACION RECUEENTOS DE AMERICA DEL NORTE Y GROENLANDIA

ESPECIE	2n	BIBLIGRAFIA
<u>F. subulata</u> Trin.	28	5
<u>F. subuliflora</u> Scribn.	28	1
<u>F. thurberi</u> Vasey	28	1 2
	42	1 2
<u>F. viridula</u> Vasey	28	7
<u>F. vivipara</u> (L.) Sm.***	28	1 7
	49	7
	56	5

ASIA

<u>F. altaica</u> Trin.	28	1 4 5 8 9 10 11
<u>F. arundinacea</u> Schreb	42	8 9 12
<u>F. auriculata</u> Drob.	14	1 5 7 8 9
<u>F. azgarica</u> E. Alexeev	42	8
<u>F. baffinensis</u> Polunin	28	2 5 8
<u>F. brachyphylla</u> Schultes et Schultes	28	1 8
	42	2 7 8 9
<u>F. brevissima</u> Jurtz.	14	6 8 9
<u>F. buschiana</u> (St.-Yves) Tzvel.	14	8
<u>F. caucasica</u> (Boiss.) Hack. et trautv.	42	11
<u>F. coelestis</u> (St.-Yves) Krecz. et Bobr.	42	1
<u>F. cryophila</u> Krecz. et Bobr.	28	1
	42	1 4 5 7 8 9
<u>F. cumminsii</u> Stapf	56	8 9 10
<u>F. djimilensis</u> Boiss. et Bal.	28	8 9
<u>F. drymeja</u> Mert. et Koch	14	9

*** Eliminado recuento 2n=c.63 (Holmen 1964) según Frederiksen 1981.

CONTINUACION RECUEENTOS ASIA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<u>F. duriuscula</u> L.	14	1
<u>F. extremiorientalis</u> Ohwi	28	1 8 10 11
<u>F. gigantea</u> (L.) Vill:	28	8 9 10
	42	5 8 9
<u>F. hondoensis</u> (Ohwi) Ohwi	14	9 11
<u>F. hyperborea</u> Holmen ex Fridericksen	28	7 9
	42	8 9
<u>F. jacutica</u> Drob.	14	8 10 11
	20	8
<u>F. japonica</u> Makino	28	1 11
<u>F. jensisejensis</u> Reverd.	28	8
<u>F. kamschatica</u> (St.-Yves) Tzvel.	42	8
<u>F. kashmiriana</u> Stapf	42	8
	56	8
<u>F. kirilovii</u> Steud.	42	1
<u>F. kolymensis</u> Drob.	14	5 8
	42	11
<u>F. komarovii</u> Krivot.	28	8 11
<u>F. kronenburgii</u> Hack.	14	1 2
<u>F. kryloviana</u> Reverd.	28	9
	42	9
	70	1
<u>F. lenensis</u> Drob.	14	8
	28	9
<u>F. leptopogon</u> Stapf	28	7 8 9 10
	42	7
<u>F. litvinovii</u> (Tzvelev) E. Alexeev	28	11
<u>F. modesta</u> Steud.	14	8 9

CONTINUACION RECUENTOS ASIA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<i>F. mollisima</i> V. Krecz. et Bobr.	14	11
<i>F. nutans</i> (Malysch.) Tzvelev	14	8 11
<i>F. ovina</i> L. s.l.	14	4 5 8 9 10
	28	8 9
	42	8
<i>F. parvigluma</i> Steud.	28	1 11
<i>F. polycolea</i> Stapf	28	8 9 10
	42	8 9 10
<i>F. pratensis</i> Huds.	14	5 8 9 12
<i>F. probatoviae</i> E. Alexeev	14	11
<i>F. pseudovina</i> Hack.	14	9
	28	1
<i>F. rubra</i> L. s.l.	28	7
	35	8
	42	1 5 7 8 9 10 11
	44	9
	56	1 2 8 9 10 11
	70	1
<i>F. rupicola</i> Heuffel	14	9
<i>F. sclerophylla</i> Boiss. et Hohen	42	1
<i>F. skvortsovii</i> E. Alexeev	42	8
<i>F. sommieri</i> Litard.	14	8
<i>F. supina</i> Schur	14	1
	28	10
	42	5
<i>F. takedana</i> Ohwi	28	11
<i>F. tristis</i> Kryl. et Ivanitzk.	14	9
<i>F. tzvelevii</i> Alexeev	28	8

CONTINUACION RECUEENTOS ASIA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<u>F. undata</u> Stapf	28	7
	42	7
	56	6 8 9 10
<u>F. valesiaca</u> Schleich. ex Gaudin	14	8 9 11
	28	7 8 9
	42	8 9
<u>F. varia</u> Haenke	14	1 8
	28	1 8
<u>F. violacea</u> Schlecht.	14	5
<u>F. vivipara</u> (L.) Sm.	28	5 11
	49	7
	52	7 9
	56	7 9
----- EUROPA -----		
<u>F. airoides</u> Lam.	14	8
	28	11
<u>F. alpina</u> Suter	14	7 11
<u>F. altissima</u> All.	14	1 7 8
	42	1
<u>F. amethystina</u> L.	14	1
	28	1
<u>F. ampla</u> Hack.	23	6
	28	5 8
	42	1 6
	56	1

CONTINUACION RECUEENTOS EUROPA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<u>F. arundinacea</u> Scherb *	28	1 5 12
	42	1 5 7 11 12
<u>F. baffinensis</u> Polunin	28	9
<u>F. beckeri</u> (Hack.) Trautv.	14	9
<u>F. boissieri</u> Janka	14	11
<u>F. borderei</u> (Hack.) Kerguëlen	14	1
	42	9
<u>F. brachyphylla</u> Schultes et Schultes	28	9
	42	9
<u>F. burnatii</u> St.-Yves	14	1 5
<u>F. callieri</u> (Hack.) Markgr.	14	9
	28	9
<u>F. capillata</u> Lam.	14	5
<u>F. capillifolia</u> Dufour	14	9
<u>F. carpatica</u> F. G. Dietr.	28	5 7 8
<u>F. cinerea</u> Vill.	28	9
<u>F. clementei</u> Boiss.	14	5
<u>F. cretacea</u> T. Pop. et Proskor.	28	9
<u>F. curvula</u> Gaudin	56	9
<u>F. diffusa</u> Dumort.	42	10
	56	10
<u>F. dimorpha</u> Guss.	28	7
<u>F. distans</u> Kunth	28	1
	42	1
<u>F. donax</u> Lowe.	14	1 3 6
<u>F. drymeja</u> Mert. et Koch	14	5 8 9 10 11
<u>F. durissima</u> (Hack.) Kerguëlen	42	9
<u>F. duriuscula</u> Hack.	42	1 5
<u>F. duvalii</u> (St.-Yves) Stohr	28	9

* No se tomaron los recuentos sub F. elatior.

CONTINUACION RECUEENTOS EUROPA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<i>F. elegans</i> Boiss.	28	5
<i>F. eskia</i> Ramond ex DC.	14	5 7 9
<i>F. fallax</i> Thuill.	28	7 10
	42	1
<i>F. filiformis</i> Pourret	14	1 8
<i>F. flavescens</i> Bell.	14	1 2
<i>F. gallica</i> St.-Yves	15	5
<i>F. gautieri</i> (Hack.) K. Richter	28	9
<i>F. gigantea</i> (L.) Vill.	42	1 5 6 7 8 9 10 11
<i>F. glacialis</i> Miegerville	14	9 12
<i>F. glauca</i> Lam.	14	6 8
	28	5
	42	9
	56	5
<i>F. graeca</i> (Hack.) Markgr.-Dannenb.	14	9
<i>F. granatensis</i> Boiss.	14	5
<i>F. halleri</i> All.	14	4 5 8 11
<i>F. hervieri</i> (St.-Yves) Patzke	14	7
<i>F. heteropachys</i> (St.-Yves) Patzke ex Auquier	28	7 9
<i>F. heterophylla</i> Lam.	28	1 7 9
	42	1
<i>F. hirtovaginata</i> (Acht.) Markgr.-Dannenb.	42	10
<i>F. hyperborea</i> Holmen ex Fridericksen	28	1
<i>F. indigesta</i> Boiss.	42	9
	56	9
<i>F. intercedens</i> (Hack.) Ludi ex Becherer	28	11
<i>F. juncifolia</i> St.-Amans	56	1 7 10 11

CONTINUACION RECUEENTOS EUROPA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<u>F. laxa</u> Host	28	1 2 5
	42	6
<u>F. lemanii</u> Bast.	42	7
<u>F. longifolia</u> Thuill.	42	1
<u>F. nigrescens</u> Lam.	42	7 10
<u>F. niphobia</u> (St.-Yves) Kerguélen	28	8
<u>F. nitida</u> Kit ex Schultes	14	9
<u>F. norica</u> (Hack.) K. Richter	14	9
	28	9
	42	9
<u>F. ochroleuca</u> Timb.-Lagr.	28	9
<u>F. ophiolitica</u> Kerguélen	28	8
<u>F. ovina</u> L. s.l.	14	1 3 4 5 7 8 9 10 11
	21	1 8
	28	1 3 5 7 8 9
	35	1
	42	1 3 4 5 8
	49	1 4 5 8
	56	1 2 3 4 5
	70	1 4 5 8
<u>F. pallens</u> Host	14	7
	28	5 7
<u>F. paniculata</u> (L.) Schinz et Thell.	14	1 5 7
	28	1 5 7
	42	1 5 7
<u>F. penzasi</u> (Acht.) Markgr.-Dannenb.	14	11
<u>F. picta</u> Kit.	14	7 9 11
<u>F. picturata</u> Pils	14	9

CONTINUACION RECUENTOS EUROPA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<u>F. pirinica</u> Horvat ex Markgr.-Dannenb.	14	11
<u>F. polesica</u> Zapal.	14	1 3 9 11
<u>F. porcii</u> Hack.	28	11
<u>F. pratensis</u> Huds.	14	1 5 7 8 9 10 11 12
	28	5 8 12
<u>F. psammophilla</u> (Hack. ex Celak) Fritsch	14	5
<u>F. pseudodalmatica</u> Krajina ex Domin	28	1 4 9
<u>F. pseudodura</u> Steudel	42	11
<u>F. pseudoeskia</u> Boiss.	14	5
<u>F. pseudotrichophylla</u> Patzke	42	9
<u>F. pseudovina</u> Hack. ex Wiesb.	14	1 9
	28	1
<u>F. puccinellii</u> Parl.	42	9
<u>F. pulchella</u> Schrader	14	2
<u>F. pumila</u> Chaix	14	1
<u>F. pyrenaica</u> Reuter	28	9
<u>F. richardsonii</u> Hooker	42	1
<u>F. rivularis</u> Boiss.	14	9
<u>F. rubra</u> L. s.l.	14	1
	28	1
	42	1 4 5 7 8 9 10 11
	46	1
	47	1
	49	9
	53	1
	56	1 5 7 8 9 10
	63	9
	64	1
	70	1 9

CONTINUACION RECUELTOS EUROPA

ESPECIE	2n	BIBLIOGRAFIA
<i>F. rupicaprina</i> (Hack.) Kerner	14	1 11
<i>F. rupicola</i> Heuffel	42	9 11
<i>F. saxatilis</i> Schur	42	9
<i>F. scariosa</i> (Lag.) Ascherson et Graebner	14	11
<i>F. silvatica</i> Vill.	14	1
	42	1
<i>F. spadicea</i> L.	14	2 11
	42	5
<i>F. stenantha</i> (Hack.) K. Richter	14	11
<i>F. stricta</i> Host	28	1 10
	42	11
	56	11
<i>F. sulcata</i> (Hack.) Nym.	42	1 10
<i>F. supina</i> Schur	14	9
	28	10
	35	9
<i>F. tatrae</i> (Csakò) Degen	14	1 5
<i>F. taurica</i> (Hack.) A. Kerner ex Trautv.	42	9
<i>F. tenuifolia</i> Sibth.	14	1 7 9
<i>F. thracica</i> (Acht.) Markgr.-Dannenb.	42	10
<i>F. trachyphylla</i> (Hack.) Krajina	14	9
	28	1 9
	42	1 9
<i>F. uechtritziana</i> Wiesb.	28	7
<i>F. vaginata</i> Waldst. et Kit. ex Willd	14	1 5
<i>F. valesiaca</i> Schleich ex Gaudin	14	1 9 11
	28	1
	42	1 9 11

<u>F. varia</u> Haenke	14	1 2
	28	5 7
	42	8
<u>F. vasconensis</u> (Markgr.-Dannenb.) Auquier et Kerguelen	42	8
<u>F. versicolor</u> Tausch	14	5 8
	28	10
<u>F. violaceae</u> Bell.	14	1
<u>F. vivipara</u> (L.) Sm.	21	1 4
	27	9
	28	1 9
	42	9
	49	9
	56	9
<u>F. xanthina</u> R. et S.	14	5

OCEANIA

<u>F. coxii</u> (Petrie) Hackel ex Cheesem.	56	5 10
<u>F. littoralis</u> Lavill.	28	10
<u>F. matthewsii</u> (Hackel) Cheesem.	42	5 10
<u>F. multinodis</u> Petrie et Hackel	56	5 10
<u>F. novae-zelandiae</u> (Hackel) Ckn.	42	5 10

nia	5	0	0	20	0	40
del Norte	32	3	0	44	0	19
Central	8	0	0	62	0	38